

**Міністерство освіти і науки України  
Глухівський національний університет  
імені О. Довженка**

**Л. М. ГОРШКОВА, Л. В. КОВАЛЬ,  
А. С. ПОЛЯКОВА**

# **ОСНОВИ БОТАНІКИ І ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН**

**Навчальний посібник  
для студентів  
педагогічних  
спеціальностей закладів  
вищої освіти**



Суми  
ВВП «Мрія»  
2019

**УДК 581**  
**ББК 28.5я73**  
**О 75**

*Затверджено до друку Вченою радою  
Глухівського національного педагогічного університету  
імені Олександра Довженка  
(Протокол № 12 від 27.06.2018 року)*

***Рецензенти:***

*Рудишин С.Д.* – доктор педагогічних наук, кандидат біологічних наук, професор (Глухівський національний педагогічний університет імені Олександра Довженка)

*Хроленко М.В.* – кандидат біологічних наук, доцент (Глухівський національний педагогічний університет імені Олександра Довженка)

**Горшкова Л. М., Коваль Л. В., Полякова А. С.**

**О75** Основи ботаніки і фізіології рослин : навчальний посібник для студентів педагогічних спеціальностей закладів вищої освіти / Горшкова Л. М., Коваль Л. В., Полякова А. С. – Суми: видавничо-виробниче підприємство «Мрія», 2019. – 412 с.  
ISBN

Навчальний посібник створено у відповідності до навчальних програм курсів : «Ботаніка та мікологія», «Фізіологія рослин», передбачених програмою вищої педагогічної школи для студентів біологічних спеціальностей закладів вищої освіти.

**УДК 581**  
**ББК 28.5я73**

ISBN

© ГНПУ ім. О. Довженка, 2019  
© Горшкова Л. М., Коваль Л. В.,  
Полякова А. С., 2019  
© ВВП «Мрія», 2019

---

# ЗМІСТ

---

**Передмова** .....

## **ЧАСТИНА I. ОСНОВИ БОТАНІКИ**

**АНАТОМІЯ І МОРФОЛОГІЯ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ** .....

**Тема № 1. Ботаніка як наука** .....

Предмет, завдання, основні розділи ботаніки .....

Біосферна роль рослинного світу.

Способи живлення рослин .....

Основні етапи розвитку рослинного світу .....

Особливості морфологічної еволюції рослин .....

**Тема № 2. Рослинна еукаріотична клітина** .....

Історія вивчення клітинної будови організмів. Клітинна теорія. Відмінності рослинних клітин від тваринних .....

Протопласт та його органели .....

Пластиди. Будова хлоропласту .....

Будова і функції ядра .....

Структурна і хімічна організація, видозміни клітинної оболонки .....

Вакуоля і клітинний сік .....

Тургор, плазмоліз, деплазмоліз рослинної клітини .....

**Тема №3. Рослинні тканини** .....

Поняття про рослинні тканини, їх класифікація .....

Меристеми, їх функції, класифікація за часом

появи і місцем локалізації .....

Покривні тканини .....

Механічні тканини .....

Основні тканини .....

Провідні тканини .....

Видільні тканини .....

**Тема № 4. Вегетативні органи рослин. Корінь** .....

Поняття про органи рослин, їх класифікація .....

Корінь, види коренів, функції, кореневі системи .....

Морфологічна будова кореня .....

Первинна і вторинна анатомічна будова кореня .....

Видозміни коренів .....

## **Тема №5. Пагін як єдина листостеблова**

<b>структура. Лист</b> .....
Поняття про пагін, його функції. Метамерна будова .....
Брунька – зачатковий пагін. Класифікація бруньок за розташуванням і типом розвитку .....
Типи наростання і галуження пагонів .....
Лист, його функції, морфологічна будова .....
Анатомічна будова листка .....
Видозміни пагонів і листків .....

## **Тема №6. Стебло – вісь пагону. Типи анатомічної будови стебла** .....

Морфологічна будова стебла .....
Анатомічна будова стебла: загальні положення .....
Типи анатомічної будови стебла .....
Формування анатомічної будови стебла дерев'янистих рослин .....

## **Тема №7. Відтворення і розмноження рослин** .....

Поняття про відтворення і розмноження рослин.
Способи розмноження рослин .....
Вегетативне розмноження рослин .....
Власне статеве розмноження рослин .....
Способи статевого розмноження рослин .....
Поняття про життєвий цикл і чергування поколінь у рослин .....

## **Тема №8. Квітка – генеративний орган**

<b>Покритонасінних</b> .....
Загальна характеристика насінного розмноження .....
Біологічне значення насіння .....
Квітка – високоспеціалізований орган розмноження квіткових рослин .....
Теорії походження квітки .....
Формула і діаграма квітки .....
Поняття про суцвіття, його біологічне значення .....
Типи суцвіть .....

## **Тема №9. Подвійне запліднення у Квіткових (Покритонасінних)** .....

Андроцей квітки, мікроспорогенез і розвиток чоловічого гаметофіта .....
Гінецей квітки, макроспорогенез і розвиток жіночого гаметофіта .....
Подвійне запліднення у квіткових .....
Апоміксис та його біологічна роль .....

<b>Тема №10. Насіння і плоди</b> .....
Утворення насіння, його будова і значення .....
Типи насіння .....
Умови проростання насіння .....
Поняття про плоди, будова і класифікація плодів .....
Способи поширення плодів і насіння .....

<b>Тема №11. Онтогенез рослин</b> .....
Поняття про ріст і розвиток рослин .....
Поняття про онтогенез рослин та його стадії .....
Ростові рухи рослин .....
Життєві форми рослин .....

<b>Тема №12. Рослини і середовище</b> .....
Абіотичні, біотичні і антропогенні чинники навколишнього середовища .....
Поняття про екологічні групи рослин.
Екологічні групи рослин щодо зволоження .....
Екологічні групи рослин щодо світла .....
Екологічні групи рослин щодо температурного режиму .....
Екологічні групи рослин щодо субстрату .....
Роль рельєфу у формуванні рослинного покриву .....

## **СИСТЕМАТИКА РОСЛИН** .....

<b>Тема №13. Систематика рослин. Сучасна система органічного світу</b> .....
Предмет, завдання, основні етапи розвитку систематики рослин .....
Методи дослідження систематики рослин .....
Основні таксономічні категорії систематики рослин .....
Сучасна система органічного світу за А. Л.Тахтаджяном .....

<b>Тема №14. Альгологія як наука. Водорості</b> .....
Альгологія, її предмет, завдання. Екологічні групи водоростей .....
Структурна і хімічна організація, способи розмноження водоростей .....
Систематика водоростей .....
Прокаріотичні, або Синьо-зелені водорості .....

<b>Тема №15. Еукаріотичні водорості</b> .....
Відділ Зелені водорості .....
Відділ Евгленові водорості .....
Відділ Пірофітові водорості .....
Відділ Жовто-зелені водорості .....
Відділ Харові водорості .....
Відділ Діатомові водорості .....

Відділ Бурі водорості .....  
П/ц.Багрянки. Відділ Червоні водорості .....

**Тема №16. Вищі спорові рослини** .....

Загальна характеристика вищих спорових рослин .....  
Відділ Мохоподібні. Гаметофітна лінія розвитку  
рослин на прикладі мохоподібних .....  
Відділ Плауноподібні. Спорофітна лінія розвитку  
рослин, її еволюційне значення .....  
Відділ Хвоцєподібні .....  
Відділ Папоротєподібні .....

**Тема №17. Відділ Голонасінні** .....

Походження, еволюційне значення насінних рослин .....  
Будова, сучасне поширення, класифікація Голонасінних .....  
Клас Хвойні .....

**Тема №18. Відділ Покритонасінні.**

**Клас Дводольні** .....

Походження, характерні ознаки і ароморфози  
Покритонасінних .....  
Класифікація Покритонасінних .....  
Клас Дводольні. П/кл. Магноліїди .....  
П/кл. Ранункуліди .....  
П/кл. Гамамеліди .....  
Порядок Букоцвіті .....  
Порядок Березоцвіті .....  
Порядок Горіхоцвіті .....  
П/кл. Каріофіліди .....  
Порядок Гвоздикоцвіті .....  
Порядок Гречкоцвіті .....  
П/кл. Розиди .....  
Порядок Розоцвіті .....  
Порядок Бобовоцвіті .....  
П/кл. Діленіїди .....  
Порядок Каперцецвіті .....  
Порядок Гарбузоцвіті .....  
Порядок Мальвоцвіті .....  
Порядок Селєроцвіті .....  
П/кл. Ламіїди .....  
Порядок Пасльєноцвіті .....  
Порядок Ранникоцвіті .....  
Порядок Губоцвіті .....  
П/кл. Айстериди .....  
Порядок Айстроцвіті .....

## **Тема №19. Відділ Покритонасінні.**

### **Клас Однодольні**

П/кл. Ліліди .....
Порядок Лілієцвіті .....
Порядок Тонконогоцвіті .....
Порядок Осокоцвіті .....
П/кл. Алісматиди .....
Порядок Рдесникоцвіті .....
Порядок Сусакоцвіті .....
Порядок Жабурникоцвіті .....
Порядок Частухоцвіті .....

## **Тема №20. Природні зони України**

Поняття про флору. Рідкісні, реліктові, ендемічні види .....
Поняття про рослинність .....
Поняття про ботаніко-географічні зони .....
Природні зони України .....

## **ОСНОВИ МІКОЛОГІЇ**

### **Тема №21. Мікологія як наука.**

#### **Гриби і грибоподібні організми**

Мікологія, її предмет і завдання .....
Будова та способи розмноження грибів .....
Екологічні групи грибів .....
Значення грибів у природі й житті людини .....

### **Тема №22. Основи систематики грибних організмів**

Основні таксономічні категорії та таксономічні ознаки у класифікації грибів .....
Сучасна класифікація грибів та грибоподібних організмів .....
Відділ Оомікоти .....
Відділ Хітрідіомікоти .....
Відділ Зигомікоти .....
Відділ Аскомікоти .....
Відділ Базидіомікоти .....
Відділ Лишайники .....

## **ЧАСТИНА II. ОСНОВИ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН**

### **Тема №1. Предмет і завдання фізіології рослин**

Предмет, завдання, історія розвитку фізіології рослин .....
Сучасні напрями розвитку фізіології рослин .....
Методи та рівні дослідження фізіології рослин .....
Фізіологічні основи біотехнології .....

Зв'язок фізіології з іншими науками .....	
Аналіз і синтез (інтегратизм) у сучасній біології .....	

<b>Тема 2. Фізіологія і біохімія рослинної клітини .....</b>	
Фізико-хімічні основи енергетики рослинної клітини .....	
Хімічний склад клітини .....	
Колоїдні властивості цитоплазми .....	
Поглинання і виділення речовин і енергії клітиною .....	
Механізми поглинання і виділення речовин клітиною .....	

<b>Тема №3. Водобмін у рослин .....</b>	
Вода, її фізичні властивості і біохімічні функції .....	
Рослинна клітина як осмотична система .....	
Поняття про хімічний потенціал води і водний потенціал клітини .....	
Поглинання води рослинною клітиною .....	
Водний обмін у рослин. Механізм пересування води по рослині .....	
Водний баланс в рослинах. Транспірація .....	
Пересування води по рослині. Вплив зовнішніх умов на надходження води .....	

<b>Тема №4. Фотосинтез .....</b>	
Сучасне уявлення про фотосинтез .....	
Листок як орган фотосинтезу .....	
Хлоропласти, їх фізичні і хімічні властивості .....	
Пігменти рослин .....	
Біофізика і біохімія фотосинтезу .....	
Фотосистеми та електрон-транспортний ланцюг .....	
Компоненти окисно-відновних систем хлоропластів .....	
Модель світлової фази фотосинтезу.	
Нециклічне і циклічне фосфорилування .....	
Система фотоокиснення води і виділення кисню .....	
Механізм фосфорилування .....	
Темнова фаза фотосинтезу .....	
Цикл Кальвіна (C <sub>3</sub> -шлях фотосинтезу) .....	
Фотодихання .....	
C <sub>4</sub> -фотосинтез, цикл Хетча-Слека-Карпілова .....	
САМ фотосинтез .....	
Екологія фотосинтезу .....	

<b>Тема №5. Дихання .....</b>	
Сучасні уявлення про процес дихання .....	
Дихальний коефіцієнт .....	
Теорії механізмів біологічного окиснення .....	
Каталітичні системи дихання .....	
Анаеробне і аеробне дихання .....	



Хімізм анаеробної фази дихання (гліколіз, цикл Г. Ембдена, О. Мейергофа, Я. Парнаса) .....
Хімізм аеробної фази дихання (цикл трикарбонових кислот, цикл Г. Кребса) .....
Дихальний ланцюг .....
Окисне фосфорилування .....
Гліоксилатний цикл .....
Пентозофосфатний шлях дихання .....

<b>Тема №6. Кореневе живлення рослин</b> .....
Коренева система як орган поглинання та обміну речовин
Поглинання і транспорт мінеральних елементів
Класифікація мінеральних елементів
Фізіолого-біохімічна роль макро- і мікроелементів

<b>Тема № 7. Фізіологія росту і розвитку рослин</b> .....
Ріст і розвиток рослин .....
Типи росту у рослин .....
Періодичність росту. Біологічний годинник .....
Явище спокою у рослин .....
Явище полярності у рослин .....
Регенерація у рослин .....

<b>Тема № 8. Загальні принципи регуляції росту і морфогенезу рослин</b> .....
Фізіологічні основи морфогенезу .....
Системи регуляції росту: клітинні і міжклітинні .....
Фітогормональна регуляція процесів росту та інші регулятори .....

<b>Тема №9. Фотоморфогенез. Фітохром і фотоперіодизм</b> .....
Вплив світла на розвиток рослин .....
Поняття про фотоперіодизм .....
Рослини довгого і короткого дня .....
Фітохромна система у рослин .....

---

## ПЕРЕДМОВА

---

Ботаніка – це класична, базова біологічна наука, предметом вивчення якої є рослинні організми на всіх рівнях їх організації.

У посібнику розглянуто і подано різноманітні властивості рослинних організмів: анатомічна і морфологічна будова, хімічний склад, обмін речовин, фізіологічні процеси, історичний та індивідуальний розвиток, систематичне різноманіття, охорона рослин. Наведено основи мікології. Посібник складено з урахуванням сучасних досягнень біологічної науки, завдань освіти України. Рослинний світ розглядається як становий хребет біосфери, рослинний організм – як цілісна жива функціонуюча система, діяльність якої забезпечує життєдіяльність інших груп живих організмів. Моделлю для вивчення будови рослинного організму виступають квіткові рослини, які являють собою найвищу ступінь еволюції рослин і займають панівне положення серед інших представників фітобіоти; мають велике народногосподарське, технічне, естетичне значення.

Класифікацію рослин, відповідно до концепції еволюційної філогенетичної систематики, подано за А. Л. Тахтаджяном. Значну увагу приділено вивченню життєвих циклів представників різних відділів рослин.

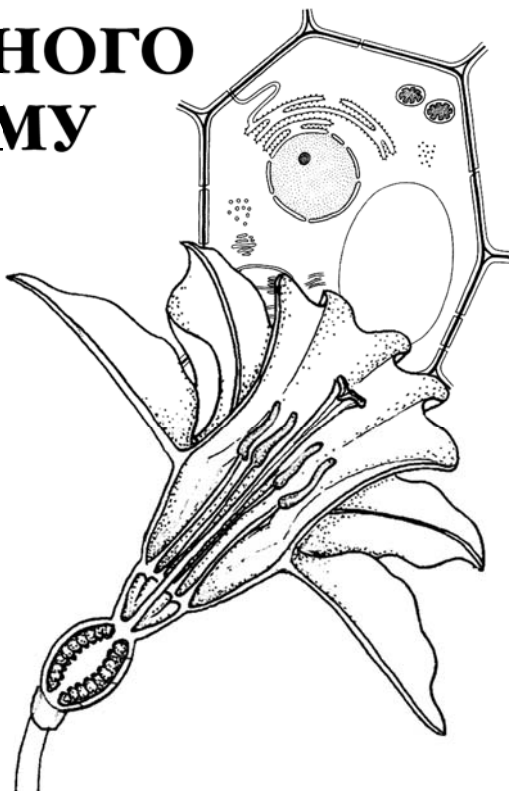
У розгляді фізіологічних процесів відображена авторська позиція про значення тематичного змісту з фізіології рослин для професійної підготовки майбутніх учителів біології.

Головні положення, основні поняття у тексті виділено курсивом і жирним текстом. Розміщення у тексті рисунків, таблиць, схем направлено на узагальнення і систематизацію навчального матеріалу.

Мета посібника – формування у майбутніх учителів необхідного рівня знань про мікро- та макроструктуру, фізіологічні процеси рослинних організмів, що стане запорукою набуття студентами умінь та практичних навичок у догляді за рослинами, у проведенні ботанічних і фізіологічних досліджень. Курс направлений на виховання вчителя біології як громадянина з активною життєвою позицією, на формування особистості з новим екоцентричним типом світогляду, що відповідає сучасній екотелеологічній парадигмі навчання і виховання.

# ЧАСТИНА І. ОСНОВИ БОТАНІКИ.

## АНАТОМІЯ І МОРФОЛОГІЯ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ



---

## ТЕМА №1. БОТАНІКА ЯК НАУКА

---

Предмет, завдання, основні розділи ботаніки  
Біосферна роль рослинного світу. Способи живлення рослин.  
Основні етапи розвитку рослинного світу  
Особливості морфологічної еволюції рослин

### **Предмет, завдання, основні розділи ботаніки**

Ботаніка (від гр. сл. «*botane*» – зелень, трава, овоч) або фітологія (від гр. сл. «*phyton*» – рослина та гр. сл. «*logos*» – знання, вчення) – класична комплексна біологічна наука, що вивчає світ рослин у всіх проявах його існування: будова, властивості, існуюче різноманіття. Предметом вивчення ботаніки є рослинні організми на всіх рівнях організації та їх різноманітні властивості: зовнішня та внутрішня будова, хімічний склад, обмін речовин, фізіологічні процеси, історичний та індивідуальний розвиток, а також географічне поширення, флористичне і ценотичне різноманіття, охорона рослин.

Ботаніка як наука сформувалася близько 2300 років тому. Основоположниками її були видатні діячі стародавнього світу – Аристотель (384-322 рр. до н. е.) і Теофраст (370-286 рр. до н. е.). Вони узагальнили накопичені дані про різноманітність рослин та їхні властивості, способи культивування, розмноження і використання, географічне поширення.

У процесі свого розвитку ботаніка диференціювалася на велику кількість окремих розділів, які тісно пов'язані між собою і в той же час можуть розглядатись як самостійні ботанічні дисципліни. *Анатомія і морфологія рослин* вивчає внутрішню анатомічну і зовнішню будову рослинних організмів, окремих органів у зв'язку з умовами середовища, закономірності утворення і зміни в процесах еволюційного розвитку.

*Цитологія рослин* вивчає будову і життєдіяльність рослинних клітин.

*Гістологія рослин* досліджує рослинні тканини та їх роль і розвиток в органах рослин.

*Ембріологія рослин* вивчає зародження і ранні етапи розвитку рослин.

*Генетика рослин* вивчає закономірності спадковості і мінливості рослинних організмів.

*Фізіологія рослин* досліджує життєві процеси (обмін речовин, ріст, розвиток тощо).

*Систематика рослин* класифікує рослини, визначає їх таксономічне положення (до якого виду, роду, родини, порядку,

відділу належить рослина), визначає споріднені зв'язки між рослинами, відтворює шляхи еволюційного розвитку.

*Палеоботаніка* – наука про викопні рослини минулих геологічних періодів.

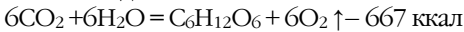
*Географія рослин (фітогеографія)* – розділ ботаніки, основним завданням якого є вивчення закономірностей географічного розповсюдження на земній поверхні, у акваторіях різних видів рослин та їх угруповань.

*Екологія рослин* – вивчає особливості будови і закономірності життя рослин у зв'язку з навколишнім середовищем.

*Палеоботаніка* – досліджує викопні рештки рослин.

## **Біосферна роль рослинного світу. Способи живлення рослин**

Космічне значення рослин було розкрито російським ученим К. Тимірязевим, який встановив, що на світлі у рослин відбувається реакція фотосинтезу за участю зеленого пігменту хлорофілу: із неорганічних речовин вуглекислого газу і води в результаті поглинання 667 ккал сонячної енергії утворюються органічні речовини – глюкоза і крохмаль та виділяється кисень:



Таким чином, рослини:

- являються продуцентами органічної речовини – першою і головною ланкою у ланцюзі живлення на планеті, щороку продукуючи близько 450 млрд. тон органічних речовин;

- виділяють необхідний для процесів дихання більшої частини живих організмів газ – кисень;

- створюють захисний екран: на висоті 10-15 км від земної поверхні молекули кисню розкладаються на атоми кисню. Окремі атоми кисню разом з молекулами кисню об'єднуються у молекули озону, створюючи захисний озоновий шар товщиною близько 3 мм:



Озоновий шар, як відомо, захищає все живе на планеті від впливу глибокого ультрафіолетового випромінення.

Отже, ***рослинний світ забезпечує нам « і стіл, і дім », а саме: «дах» (захисний озоновий шар), виділення кисто в процесі фотосинтезу, «стіл» (утворена в процесі фотосинтезу глюкоза перетворюється на крохмаль, який відкладається у тілі рослин і використовується тваринами і людиною у якості продуктів харчування).***

Саме тому співвідношення на планеті масових частин сукупностей рослинних і тваринних організмів складає відповідно 2200:1 при видовому різноманітті 500 тис. видів рослин та 1,5 млн. видів тварин.

К. А. Тимірязев у роботі «Сонце, життя і хлорофіл» писав: «Колись, десь на землю впав промінь сонця, але він упав не на пусту

землю, він упав на зелену билинку пшеничного паростка, або, краще сказати, на хлорофілове зерно. Вдарившись об нього, він згас, перестав бути світлом, але не зник. Він тільки витратився на внутрішню роботу, він розсік, розірвав зв'язок між частинками вуглецю і кисню, з'єднаними у вуглекислоті. Звільнений вуглець, з'єднуючись з водою, утворив крохмаль. Цей крохмаль, перетворившись в розчинний цукор, після довгих мандрів по рослині був відкладений, нарешті, в зерні у вигляді крохмалю ж або у вигляді клейковини. В тій чи іншій формі він увійшов до складу хліба, який послужив нам їжею. Зрештою, він перетворився у наші м'язи ... Промінь сонця, що криється в них у вигляді хімічної напруги, знову приймає форму явної сили. Цей промінь сонця зігріває нас. Він приводить нас у рух. Можливо, в цю хвилину він грає в нашому мозку.

Рослина – посередник між небом і землею. Вона – справжній Прометей, який викрав вогонь з неба. Викрадений промінь сонця горить і в мерехтливому каганці, і в сліпучому сьайві електрики. Промінь сонця приводить в рух і жакливій маховик гігантської парової машини, і пензель художника, і перо поета».

Отже, рослинні організми створюють органічну речовину із неорганічних речовин. Такий спосіб живлення називається **автотрофним**, а саме **фототрофним**. Деякі види бактерій (сіркобактерії, залізобактерії, нітрифікуючі) живляться **хемотрофно**, беручи енергію для існування із реакцій окиснення сірководню, сполук заліза, розщеплення аміаку. Явище хемосинтезу у бактерій відкрив у 1887 р. С. М. Виноградський.

Живлення уже готовими органічними речовинами називається **гетеротрофним**. Гетеротрофним способом живляться бактерії, тварини, гриби. Тут розрізняють живлення органічними залишками (відмерлими організмами) – **сапротрофне** живлення і живлення за рахунок живих організмів – **паразитичне** живлення. Серед сапротрофів представлені більшість ґрунтових грибів, бактерій, які розкладають мертві залишки і забезпечують колообіг речовин у природі. До паразитів відносять паразитичні види грибів, бактерій, які викликають різноманітні захворювання у рослин, тварин, людей. Серед рослин також представлені види-паразити, наприклад, повитиця, росичка, венерина мухоловка, пухирник. Вони мають різноманітні пристосування до паразитизму (корені-гаусторії, видозмінені листки – ловчі апарати тощо).

Деякі види рослин здатні до зміни способів живлення залежно від умов існування. Так, синьо-зелені водорості в умовах освітлення живляться фототрофно, а в умовах затінення на дні водойм переходять до сапротрофного живлення гниючими залишками у мулі. Таке чергування способів живлення називають **міксотрофним** живленням. Таким чином, загалом для рослин характерні різні способи живлення:



### Основні етапи розвитку рослинного світу

<b>Ера, її вік та тривалість</b>	<b>Період</b>	<b>Органічні форми</b>
Архейська, 3,5 млрд. р., 900 млн. років або більше		Виникло життя у водоймах, синьозелені водорості. Найпростіші
Протерозойська, 3300 млн., 2030 млн. років	Нижній протерозой, Верхній протерозой	Різноманітні водорості. Живі форми поділилися на рослинні та тваринні
Палеозойська, 530 млн., 360 млн. років	Кембрійський	Червоні водорості Бурі водорості.
	Силурійський	Вихід рослин на суходіл. Перші наземні рослини (ринієфіти, псилофіти)
	Девонський	Поява грибів. Деревовидні хвощі, плауни і папороті. Поява насінних папоротей.
	Кам'яновугільний	Клімат став більш вологим і теплим. У повітрі збільшився вміст кисню і вуглекислоти. Деревовидні папороті досягли 40 м і заввишки. Нагромадилося кам'яне вугілля.
	Пермський	Клімат став сухішим і холоднішим. Утворився грунт, багатий на перегній. Вимерли деревовидні

		плауни, хвощі. Виникли і розвинулись голонасінні: птеридосперми, бенетити, кордаїти
Мезозойська, 140 млн. років	Тріасовий Юрський	Панування голонасінних рослин. Розвинулись хвойні, гінкгові, саговникові.
	Крейдовий	Розквіт голонасінних. Вимерли насінні папороті. Поява перших покритонасінних рослин.  Розквіт хвойних (кипарисових, тисових та ін.). Розвинулися покритонасінні (дуб, верба, магнолія, фігове дерево, клен, виноград, тополя тощо). Пальми.
Кайнозойська, 60 млн. років	Третинний	Вимерло багато плазунів. Розвинулися комахи, що жили нектаром квіток. Клімат став теплішим. Ліси широколистяних порід. Розквіт ссавців. На кінець періоду почалося похолодання на півночі.
	Четвертинний	Виникнення предків людини Північна півкуля вкрилася льодом, який рухався на південь і ховав рослинний покрив. Наступне потепління призвело до танення льодовиків. Трав'янисті рослини, близькі до сучасних.  Виникнення людини і розвиток культурних рослин



## Основні напрямки морфологічної еволюції рослин

**I напрямок морфологічної еволюції рослинних організмів – галузження тіла.** Як відомо, у рослин (на відміну від тварин) живлення відбувається через поверхню тіла: чим більше поверхня, тим активніше процеси фотосинтезу, поглинання води і мінеральних розчинів. При цьому площа дотику і загальний об'єм тіла мають бути у відповідному взаємозв'язку. Відомо, що при збільшенні об'єму кулястих тіл, площа їх поверхні зростає значно менше. Так, при збільшенні розмірів кулястого тіла у 2 рази поверхня збільшується у 4 рази, а об'єм аж у 8 разів. Зрозуміло, що розміри такої поверхні не можуть забезпечити живлення об'єму тіл кулястої і близької до неї форм. Пропорційний зв'язок між площею поверхні і об'ємом тіла має місце лише у випадку *галуження* тіла. При цьому, при незначному зростанні об'єму, площа поверхні тіла пропорційно збільшується. Саме такий напрямок розвитку морфологічної організації тіла спостерігається у рослинних організмів. Прикріплення спосіб життя також сприяє розгалуженню тіла з метою захвату території існування. Галузяться у рослин надземні і підземні органи: стебло, кореневі системи.

**II напрямок морфологічної еволюції тіла рослин – симетричність тіла.** Більшість наземних організмів, включаючи рослини, перебувають під впливом постійно діючих фізичних сил: сили тяжіння (гравітації) та магнітних сил, зумовлених впливом магнітних полюсів Землі. Для досягнення стану рівноважності в таких умовах тіла рослинних організмів набули симетричних форм. **Симетрія** – явище у будові тіла, коли одна частина тіла є ніби віддзеркаленням іншої. У рослин розрізняють декілька форм симетрії:

- моносиметричність, коли через тіло або орган можна провести лише одну площину симетрії (листки більшості видів рослин, квітки бобових, фіалок);
- бісиметричність, коли через тіло або орган можна провести дві площини симетрії (квітка хрестоцвітних, плоске стебло кактуса опунції);
- полісиметричність, або радіальна симетрія, коли через тіло або орган можна провести багато площин симетрії (циліндричні стебла рослин, чотириохгранні стебла рослин, корінь);
- асиметричність, коли через тіло або орган неможливо провести жодної осі симетрії (квітка канни, лист в'яза), досить рідкісне явище у рослинному світі.

**III напрямок еволюції тіла рослин – полярність тіла.** Полярність – явище у будові тіла, коли верхня і нижня частини тіла морфологічно і фізіологічно різні. Виникає під впливом постійно діючих сил гравітації, а також під впливом сонячної енергії, необхідної для живлення рослин. Нижній (базальний) полюс виконує функції прикріплення до субстрату, поглинання води і мінеральних розчинів (корені, їх видозміни, кореневі системи). Верхній (термінальний)

поліос виконує функції автотрофного живлення (надземна частина тіла рослин: стебло з листками, бруньками; їх видозміни). Явище полярності характерно переважно для багатоклітинних організмів, хоча зустрічається і у одноклітинних, наприклад, у одноклітинної водорості хламідомонади. Відомо, що полярність характерна не лише для організму в цілому, але і для окремих органів і навіть частин органів. Так, у досліді з двома пророслими у вологій кімнаті гілочками верби, одна з яких була розташована у звичайному положенні, а інша – верхньою частиною донизу, спостерігалось проростання коренів лише у базальній частині. Бруньки у розташованій донизу гілочці розвернулися у напрямку доверху (у термінальному напрямку). Вважають, що полярність закладається на клітинному рівні і не змінюється за будь-яких умов. Дійсно, при будь-якому положенні насінини у ґрунті із зародкового корінчика розвивається корінь, який росте вниз, а із зародкової бруньки – пагіт, який росте вгору.

**IV напрямок морфологічної еволюції тіла рослин – ускладнення будови тіла.** Одноклітинні безядерні форми (синьо-зелені водорості) → одноклітинні ядерні форми (одноклітинні зелені, пірофітові, діатомові і т.д. водорості) → одноклітинні багатоядерні розгалужені (сифональна водорість каулерпа) → колоніальні водорості (вольвокс) → багатоклітинні сланеві (таломні) рослини (нижчі рослини: високоорганізовані бурі водорості) → багатоклітинні тканинні із спеціалізованими органами (вищі рослини).

---

## ТЕМА №2. РОСЛИННА ЕУКАРІОТИЧНА КЛІТИНА

---

Історія вивчення клітинної будови організмів. Клітинна теорія.  
Відмінності рослинних клітин від тваринних  
Протопласт та його органели  
Пластиди. Будова хлоропласту  
Будова і функції ядра  
Структурна і хімічна організація, видозміни клітинної оболонки  
Вакуоля і клітинний сік  
Тургор, плазмоліз, деплазмоліз рослинної клітини

### **Історія вивчення клітинної будови організмів. Клітинна теорія. Відмінності рослинних клітин від тваринних**

Основною формою життя на Землі є організми, що мають *клітинну будову*.

Неклітинна будова характерна лише для *вірусів*, розміри яких у кілька разів перевищують розміри молекул: від 10 до 275 нм. Віруси легко проникають через спеціальні фільтри, які затримують усі види

бактерій та одноклітинних еукаріотичних організмів. Віруси були відкриті у 1892 році фізіологом Д. І. Івановським. У 1917 році французький учений Ф. д'Ерелл відкрив ще одну форму життя неклітинної будови – віруси бактерій – *бактеріофаги*.

Історія вивчення клітинної будови організмів рослин і тварин розпочинається з періоду винайдення мікроскопа в Європі наприкінці XVI ст. та на початку XVII ст.

Уперше дрібні комірочки, відмежовані оболонками, в покривній тканині бузини – корку (а пізніше і в інших тканинах) спостерігав англійський природодослідник Роберт Гук (1665 р.). Свої спостереження він описав у праці «Мікрографія» і назвав ці комірочки клітинами.

У процесі подальшого вивчення клітини були виокремлені оболонка і її внутрішній вміст, якому в 1880 р. німецький вчений Й. Ганштейн дав назву «протопласт». У 1833 р. англійський ботанік Р. Броун виявив і описав у клітині ядро. У 1839 р. чеський фізіолог Я. Пуркин'є назвав слизовий вміст клітини цитоплазмою. У 1846 р. німецький ботанік Г. Моль розмежував поняття «протопласт» і «клітинний сік», а в 1862 р. А. Келлікер визначив поняття «цитоплазма» як частину протоплазматичного вмісту клітини без ядра. Німецькі вчені ботанік М. Шлейден та зоолог Т. Шванн у 1838-1839 рр. сформулювали клітинну теорію, згідно з якою доведено єдність походження, будови та еволюції рослинних і тваринних організмів. У другій половині XIX ст. було зроблено нові відкриття, які збагатили клітинну теорію. Так, І. Д. Чистяков, Е. Страсбургер, Р.Вірхов, довели, що клітини здатні до поділу, чим було спростовано уявлення про самозародження клітин з неклітинної речовини. Виявлений роботами Е. Русова, І. М. Горожанкіна цитоплазматичний зв'язок між клітинами підтвердив цілісність організму. На кінець XIX ст. цитологія остаточно сформувалася як самостійна наука. Методом світлової мікроскопії були встановлені основні компоненти клітини та їх функції.

У подальшому клітинна теорія сприяла розвитку цілого ряду наук: ембріології, гістології, фізіології. Клітинна теорія дала пояснення еволюційному взаємозв'язку організмів, а також особливостей індивідуального їх розвитку. Основні положення клітинної теорії полягають у наступних тезах.

1. Клітина – основна елементарна структурна і функціональна одиниця всіх живих організмів.

2. Клітини різних організмів гомологічні за своєю будовою.

3. Розмноження клітин здійснюється шляхом поділу материнської клітини.

4. Багатоклітинні організми – це складні комплексні об'єднання клітин, з'єднані між собою в інтеграційні системи тканин і органів і пов'язані між собою міжклітинними формами регуляції.

Однак, рослинна клітина, на відміну від тваринної, має особливості у будові:

- наявність міцної целюлозної оболонки, що виконує роль цитоскелету рослини;
- наявність пластид: хлоропластів, хромопластів, лейкопластів, які виконують специфічні функції. Хлоропласти – забезпечують процес фотосинтезу, хромопласти беруть участь в окисно-відновних реакціях, лейкопласти слугують для накопичення запасних речовин в клітинах рослин;
- наявність вакуолі, заповненої клітинним соком – розчином продуктів життєдіяльності клітини.

Розміри рослинних клітин варіюють залежно від форми і функцій, від 10-500 мкм до 50-60 мм. За формою розрізняють *паренхімні* клітини, які мають приблизно однакові довжину і ширину, а також *прозенхімні*, у яких довжина більше, ніж у 5 разів, перевищує ширину.

### Протопласт та його органели

Жива рослинна еукаріотична клітина складається із трьох основних частин: вкрита міцною целюлозною *оболонкою*, що обмежує внутрішній живий вміст клітини – *протопласт*, у центрі якого обмежується *вакуоля* – простір, заповнений клітинним соком. Клітинна оболонка і вакуоля – первинні похідні протопласту, виникають у процесі життєдіяльності клітини.

Протопласт – внутрішній живий вміст клітини, що складається із *цитоплазми*, *ядра* і багаточисельних *органойдів*, які виконують специфічні функції.

**Цитоплазма** – високоорганізована безбарвна багатофазна колоїдна гідрофільна система субмікроскопічних структур, що перебувають у стані постійної взаємодії.

У ній проходять всі найважливіші життєві процеси – синтез, дихання, ріст, рух та ін. Хімічний склад цитоплазми: вода (80-90%), білки (10-20%), ліпіди (2-3%), цукри (1-2%), мінеральні речовини (1-1,5%).

Цитоплазма має мембранну організацію. Її структуру утворюють тонкі (4-10 нм), досить щільні плівки – біологічні мембрани, основу яких становлять ліпіди. Молекули ліпідів розташовані впорядковано – перпендикулярно до поверхні, у два шари, так, що їхні гідрофільні частинки, які активно взаємодіють з водою, направлені назовні, а гідрофобні, які інертні до води – спрямовані всередину. Молекули білка розташовані несупільним шаром на поверхні ліпідного каркасу з обох боків. Частина їх заглиблена в ліпідний шар, а деякі проходять крізь нього, утворюючи ділянки, проникні для води.

Мембрани утворюють пограничний шар цитоплазми, а також зовнішню межу її органел і беруть участь в утворенні їхньої внутрішньої структури. Вони поділяють цитоплазму на ізольовані відсіки, в яких одночасно і незалежно один від одного можуть проходити біохімічні процеси, причому часто в протилежному

напряму (наприклад, синтез і розпад). Цитоплазма має три шари: *плазмалема, тонопласт, гіалоплазма*,

Відносно тонкий пристінний шар цитоплазми відмежований від оболонки клітини називається *плазмалемою*. Зовнішня поверхня плазмалеми вкрита зануреними вглиб гранулами, їх вважають за ферментативні комплекси, що відповідають за синтез мікрофібрил клітинної стінки. Крім того, плазмалема координує обмін речовин між клітиною та зовнішнім середовищем, передає гормональні та зовнішні сигнали, які контролюють ріст та диференціацію клітин. Вона буває хвилястою або утворює глибокі складки. Плазмалема регулює обмін речовин клітини з навколишнім середовищем, а також бере участь у синтезі речовин.

Від внутрішніх порожнин, заповнених клітинним соком, цитоплазму відокремлює *тонопласт* (вакуолярна мембрана). Однією з основних властивостей біологічних мембран є її вибіркова проникність, або напівпроникність, завдяки чому деякі речовини проникають крізь них погано, а інші – легко і навіть у напрямку більшої концентрації. Таким чином мембрани визначають хімічний склад цитоплазми.

Відрізняють також мембрани ядра, мітохондрій, пластид, субодиниць апарата Гольджі, а також внутрішні мембрани цитоплазми (ЕПС).

В 1972 р. С. Зінгер і Г. Ніколсон запропонували рідинно-мозаїчну модель мембрани, згідно з якою молекули білків в ліпідах утворюють щось подібне до мозаїки. Основу мембрани складає подвійний шар ліпідів, його прошивають білкові молекули. Серед них розрізняють три види білків:

- інтегральні, які пронизують всю товщу мембрани,
- напівінтегральні, які занурені наполовину в мембрану,
- периферичні, які розташовані на поверхні мембрани, але не утворюють суцільного шару.

Ліпіди в мембранах представлені фосфоліпідами, гліколіпідами, стіролами.

На відміну від ліпідів білки є досить різноманітними: кожному типу мембран властивий свій тип білка, відповідно до тих фізіологічних функцій, які дана мембрана виконує в клітині.

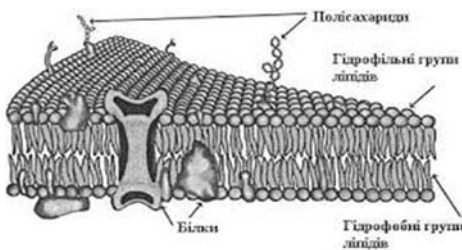


Рис. 1. Рідинно-мозаїчна модель мембрани

*Гіалоплазма, або цитозоль* – це середній шар цитоплазми, основна її речовина, що заповнює простір між клітинними органелами. На долю води в ній припадає до 90% всього вмісту. Тут у розчиненому вигляді знаходяться всі основні біомолекули (цукри, амінокислоти, жирні кислоти, вітаміни,

солі, розчинені гази); проходять такі важливі процеси метаболізму як гліколіз, синтез жирних кислот, нуклеотидів та деяких амінокислот.

Гіалоплазма є насамперед матриксом для органел, забезпечуючи просторове розташування і їх взаємодію. Вона здатна до активного руху і бере участь у внутрішньоклітинному транспортуванні речовин. Гіалоплазма відіграє важливу роль в життєдіяльності клітини завдяки вмісту розчинних білків-ферментів вуглеводного, ліпідного та азотного обміну.

Цитоплазма всіх еукаріотичних клітин пронизана мікротрубочками, філаментами та мікрофіламентами білкової природи, які утворюють її цитоскелет. *Цитоскелет* – динамічна, опорно-рухова система клітини, що слугує як механізм стабілізації гіалоплазми. З ним пов'язана зміни форми клітини, переміщення внутрішньоклітинних структур, певна локалізація органел.

*Мікротрубочки* – надмолекулярні цитоплазматичні структури, які є субмікроскопічними циліндриками діаметром до 25 нм. Складаються із сферичних білкових субодиниць, розміщених спіральними рядами. У клітинах виконують механічну функцію.

*Мікрофіламенти*, на відміну від мікротрубочок, мають менший діаметр, складаються з білкових субодиниць, які формують спіралізовану стрічку. В гіалоплазмі вони формують особливі цитоплазматичні волокна, в яких розташовуються паралельно і щільно. Припускають, що філаменти, скорочуючись, ковзають один відносно одного, чим генерують рух цитоплазми.

У рослинній клітині цитоплазма – обов'язкова складова частина, в якій відбуваються життєві процеси – синтез і дихання, проникність і ріст, подразливість і рух та ін.

Одномембранні структури клітини: *ендоплазматична сітка, апарат (комплекс) Гольджі, лізосоми, сферосоми*.

**Ендоплазматичний ретикулум, або ендоплазматична сітка** – це складна тримірна мембранна система, форма і протяжність якої визначаються типом клітини, стадією її диференціювання. Є два типи ендоплазматичного ретикулуму:

*Гранулярний* – має пластинчасту будову і складається з багатьох мембранних мішечків – цистерн, на поверхні яких розміщені численні рибосоми, які забезпечують синтез білка.

*Гладкий* – розгалужений, гладенький, трубчастий, де відбувається синтез ліпідів.

Канальці ЕПС безпосередньо зв'язані з зовнішньою оболонкою ядра, і через них ядро сполучається з цитоплазмою. Частина каналців проходить із однієї клітини в іншу, забезпечуючи зв'язок між ними. Стінки цих трубочок і каналців сформовані мембранами, які морфологічно й функціонально пов'язані з пограничними мембранами цитоплазми, ядерною оболонкою та іншими органелами клітини. ЕПС підтримує структуру цитоплазми і є основною внутрішньоклітинною транспортною мережею, по якій рухаються речовини. Обидва типи ЕПС можуть бути одночасно в одній клітині, між ними існує взаємозв'язок.

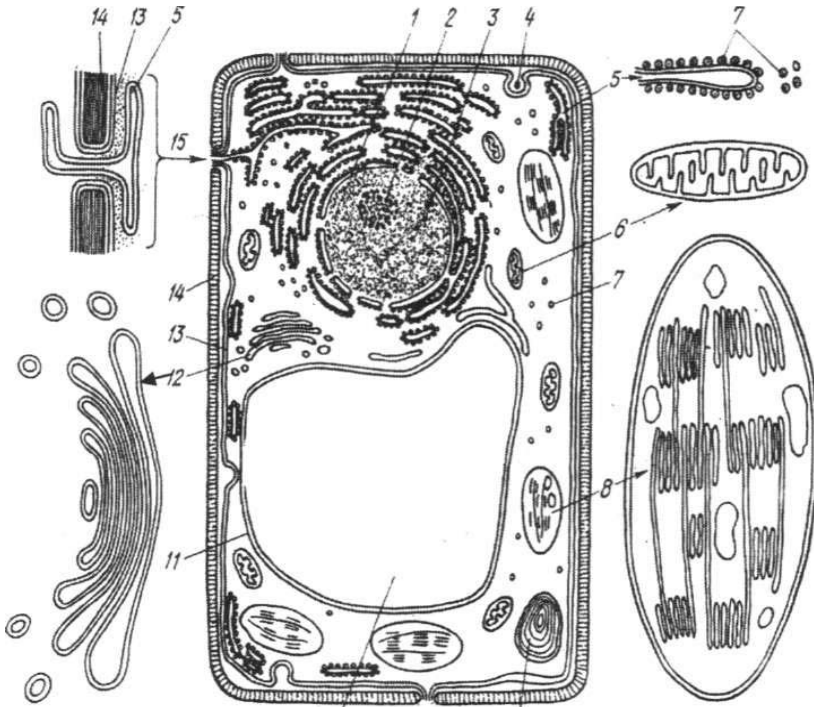


Рис. 2. Схема будови рослинної клітини: 1 – ядро; 2 – ядерце;  
 3 – ядерний сік; 4 – кристал; 5 – ендоплазматична сітка;  
 6 – мітохондрії; 7 – рибосоми; 8 – хлоропласти; 9 – вакуоля;  
 10 – крохмальне зерно; 11 – тонопласт; 12 – комплекс Гольджі;  
 13 – плазмалема; 14 – целюлозна оболонка; 15 – плазмодесма.

**Апарат (комплекс) Гольджі** – багатоярусна система плоских порожнистих дископодібних цистерн (диктіосом), які до периферії потовщуються і утворюють трубчасті відростки. В диктіосомі міститься кілька (4-8) мембранних плоских мішечків, або цистерн, між якими розташовується гіалоплазма. Крім того, до складу апарату Гольджі входить система дрібних пухирців, які відшнуровуються від диктіосом і направляються до периферії клітин. Цистерни АГ – остання ділянка багатьох обмінних реакцій. Тут накопичуються продукти обміну речовин, які мають бути виведені із клітини – включення, отруйні речовини. Упаковані у пухирці вони надходять у вакуоль. До АГ надходять і речовини, які перетворюються на вуглеводи, зокрема на полісахариди (пектин, геміцелюлозу, слизи), котрі витрачаються на побудову клітинної стінки. Ці речовини також упаковані у пухирці; що прямують до

цитоплазми, проривають її і викидають у простір між плазмалеюю і клітинною стінкою свій вміст, який використовується для її побудови. У рослинних клітинах, особливо меристематичних, буває до 15 апаратів Гольджі, які беруть участь у формуванні первинної клітинної оболонки. Крім цього, АГ здійснює накопичення і транспорт білків, жирів, вуглеводів.

**Лізосоми** – це цитоплазматичні структури (0,2-0,8), вкриті одношаровою мембраною. Вони мають вигляд пухирців і містять гідролітичні ферменти, які руйнують частини клітини, що відмирають у процесі життєдіяльності.

**Сферосоми** – дрібні сферичні утворення (1-1,5 мкм), що зустрічаються в рослинних клітинах. У сферосомах виявлено ферменти ліпідного обміну та значну кількість жирів.

**Рибосоми** – дрібні сферичні частинки діаметром 0,2 мкм, які складаються з високомолекулярної ДНК (до 60 %) та білка. В кожній клітині їх декілька десятків тисяч. Рибосоми відповідають за синтез білку у клітині. Складаються із двох – великої і маленької субодиниць, між якими знаходиться ділянка для прикріплення іРНК і тРНК. Зосереджені рибосоми на поверхні мембран гранулярної ендоплазматичної сітки.

Двомембранними органοїдами рослинних клітин являються *пластиди, мітохондрії*. Наявність двох мембран пояснюється, згідно теорії симбіогенезу, їх походженням від прокаріотичних організмів.

**Мітохондрії** (від греч. «mitos» – нитка і «chondrion» – зернятко, крушинка), – двомембранні органοїди різної форми, що виконують роль енергетичних станцій клітини завдяки синтезуванню молекул АТФ із АДФ. Розміри їх варіюють від 0,5 до 5-7 мкм, кількість в клітині становить від 50 до 1000 і більше. Внутрішня мембрана має вирости кристи різної форми – дископодібні, трубчасті, пластинчасті, які загалом збільшують внутрішню синтезуючу поверхню. Матрікс мітохондрій містить РНК, ДНК, рибосоми, білки, ліпіди, фосфати. Мітохондрії рухаються у бік ділянок клітини, де відбуваються активні фізико-хімічні процеси для забезпечення їх енергією. Розмножуються поділом, часто автономно. Тривалість життя мітохондрій – декілька днів.

**Пластиди** – живі білково-нуклеїново-ліпідні тільця, характерні лише для автотрофних рослин. За складом пігментів і функціями у рослинних клітинах розрізняють три види пластид.

**Хлоропласти** – пластиди зеленого забарвлення, головною функцією яких є фотосинтез. У водоростей мають різноманітну форму, у вищих рослин – сферичну форму тіла. Розмір: близько 4-6 мкм. Кількість у клітині варіює в межах 25-50. Містять зелені пігменти хлорофілового ряду, що у хімічному відношенні являють собою магнієвімісні тетрапіроли:

- хлорофіл А (синьо-зелений) – 70% (у вищих рослин і зелених водоростей);
- хлорофіл В (жовто-зелений) – 30% (там же);



- хлорофіл С, D і Е зустрічається рідше – в інших груп водоростей.

Тіло хлоропласта – строма, вкрите двома мембранами. Внутрішня мембрана хлоропластів, як і інших пластид, утворює складчасті інвагінації всередину строми. У зрілому хлоропласті вищих рослин видно два типи внутрішніх мембран: мембрани, що утворюють плоскі, протяжні паралельні пластинки-ламели та мембрани тилакоїдів.

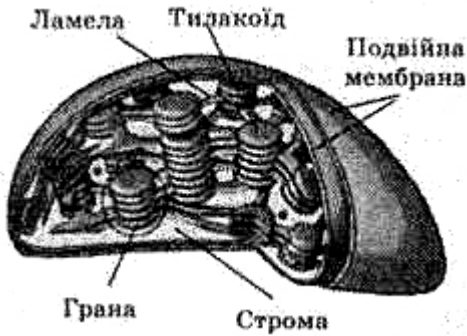


Рис. 3. Будова хлоропласту

*Тилакоїди* – плоскі замкнуті мембранні мішки дисківидної форми. Їх стовпчасті скупчення утворюють *грані*. Число тилакоїдів на одну грану варіює: від декількох штук до 50 і більше. Розмір гран може сягати 0,5 мкм, тому грані видно в деяких об'єктах в світловому мікроскопі. Кількість гран у хлоропластах вищих рослин може досягати 40-60. Саме на

поверхні гран за участю хлорофілу відбуваються світлові реакції фотосинтезу – поглинання хлорофілом квантів світла – фотонів і перетворення їх енергії в енергію збуджених електронів. Збуджені електрони віддають свою надлишкову енергію на розкладання води і синтез АТФ. При розкладанні води утворюються кисень і водень. Кисень виділяється в атмосферу, а водень зв'язується білком ферредоксином. Ферредоксин знову окислюється, віддаючи цей водень речовині-відновнику, що скорочено позначається НАДФ. НАДФ переходить у відновлену форму – НАДФ-Н<sub>2</sub>. Таким чином, підсумком світлових реакцій фотосинтезу є утворення АТФ, НАДФ-Н<sub>2</sub> і кисню. Далі, за допомогою ферментів строми хлоропластів, тобто поза гранами, відбувається темнова стадія реакції: водень і енергія АТФ використовуються для відновлення атмосферного вуглекислого газу (СО<sub>2</sub>) і включення його до складу органічних речовин. Ці перетворення відбуваються тут же, в стромі хлоропласта, де є ферменти для утворення вуглеводів, жирів, білків.

У стромі хлоропластів містяться молекули ДНК, рибосоми; відбувається первинне відкладення запасного крохмалю у вигляді крохмальних зерен.

*Хромопласти* – пластиди жовтого, оранжевого або червоного забарвлення, різноманітні за формою. Хромопласти, як правило, розвиваються з хлоропластів і не мають внутрішньої мембранної системи. Містять каротиноїди, що мають жовте, червоне або буре забарвлення і являють собою ізопреноїдні полієнові пігменти. До

каротиноїдів належать каротини та їх окислені похідні – ксантофіли. За своєю внутрішньою структурою хромопласти поділяють на 5 типів:

- глобулярний – характерний для більшості пелюсток квіток, у вигляді пластоглобул з каротиноїдами діаметром до 150 нм;
- мембранний – у вигляді 25 різних типів концентричних мембран, зустрічається в пелюстках квіток;
- трубчастий – характеризується наявністю волокон 15-80 нм, які містять білково-каротиноїдні комплекси;
- ретикулотрубчастий – у вигляді густої мережі розгалужених непаралельних трубочок;
- кристалічний – містить каротиноїди у формі кристалів (наприклад, у плодах помідорів, де каротин – лікопін, знаходиться в кристалічних трубочках довжиною 15-48 мкм).

Функція хромопластів – участь в окисно-відновних реакціях клітини. Крім того, вони забезпечують яскраве забарвлення квіток, плодів рослин, що сприяє приваблюванню комах для запилення та поширенню достиглих плодів і насіння тваринами, птахами.

*Лейкопласти* – безбарвні двомембранні пластиди, які не мають пігментів. Внутрішня мембрана в росте в строму, утворюючи малочисельні тилакоїди. У стромі є ДНК, рибосоми, а також ферменти, які здійснюють синтез і гідроліз запасних речовин. Грунуються біля ядра клітини. Лейкопласти можуть перетворюватися в хлоропласти, рідше у хромопласти. Основна функція – запасання органічних речовин: білків, жирів, вуглеводів. За типом запасних речовин розрізняють:

- амілопласти – накопичують крохмаль у вигляді крохмальних зерен; зустрічаються в запасних тканинах, а саме: сім'ядолях, ендоспермі, бульбах, а також у кореневому чохлаку;
- протеїнопласти – нагромаджують білок у вигляді алейронових зерен;
- елайопласти – синтезують і накопичують олії.

Усі пластиди здатні до взаємоперетворення.

### **Будова і функції ядра**

**Ядро** – найважливіша клітинна структура усіх еукаріотичних організмів, котра регулює її життєдіяльність. У прокаріотів (бактерій і ціанобактерій) ядро не сформоване, речовини, які входять до його складу, містяться прямо в цитоплазмі.

Ядро завжди оточене цитоплазмою і функціонує лише в цитоплазматичному середовищі. Воно є місцем збереження й відтворення спадкової інформації, яка визначає ознаки цієї клітини і всього організму в цілому, а також є центром керування синтезом білка. Якщо з клітини видалити ядро, то вона швидко загине. Форма ядра різноманітна, але, як правило, вона відповідає формі клітини: в паренхімних клітинах ядро найчастіше кулеподібне, в паренхімних – лінзо- або веретеноподібне. Діаметр ядра клітин

вегетативних органів покритонасінних рослин звичайно дорівнює 10-25 мкм. У процесі онтогенезу форма, розмір і місце розташування ядра в клітині можуть змінюватися. В рослинній клітині здебільшого є лише одне ядро; виняток становлять лише клітини багатьох видів водоростей; в яких (як і в клітинах грибів) може бути кілька ядер.

Порівняно з цитоплазмою ядро містить більше ДНК, в якій зосереджена спадкова інформація клітин та РНК. У ньому виявлені також ліпіди, білки і багато мінеральних речовин.

Ядро вкрите ядерною оболонкою, містить безмембранні структури – *ядерце, хромосоми, нуклеоплазму, рибосоми*.

**Ядерна оболонка** оточує ядро, відмежовуючи його вміст від цитоплазми. Вона складається з двох мембран з проміжком між ними, який називають *перинуклеарним простором*. Товщина мембран – 10 нм, а товщина перинуклеарного простору варіює. Загальна товщина оболонки – 40-80 нм. Внутрішня мембрана її агранулярна, до зовнішньої мембрани прикріплені рибосоми. За структурою і хімічним складом ядерна оболонка подібна до ендоплазматичного ретикулула. Зовнішня мембрана утворює вирости, які переходять у ретикулум цитоплазми. Однак ядерна оболонка має особливі утворення – ядерні пори, що є складними структурами. По межі пори, яка утворилася в результаті злиття двох мембран, розташовані гранули, від яких відходять фібрили. Частина фібрил збігається в центрі, формуючи діафрагму. Діаметр пори – 80-90 нм. Крізь пори макромолекули рухаються з нуклеоплазми в гіалоплазму і в зворотному напрямку. Ядерна оболонка контролює обмін речовин між ядром і цитоплазмою, здатна синтезувати білки та ліпіди.

**Ядерний сік**, або *нуклеоплазма*, або *каріолімфа* являє собою колоїдний розчин, в якому розташовані хромосоми і ядерця. Вона містить одне або кілька ядерць, нуклеїнові кислоти, зокрема значну кількість молекул ДНК, з'єднаних зі специфічними білками (гістонами), і ферменти ядра. В ній не лише відбувається зв'язок між органами ядра, а й трансформуються речовини, які рухаються по ній.

**Ядерце** – це білкова структура, в якій здійснюється синтез ДНК і з'єднання її з білками.

**Хроматин** – місце транскрипції різних видів РНК. Під час мітозу він конденсується, утворюючи компактні структури – хромосоми.

**Хромосоми** забезпечують збереження спадкової інформації, її подвоєння і передачу дочірнім клітинам у процесі клітинного поділу. Вони виникають з хроматину перед поділом ядра і побудовані з молекул ДНК.

### **Структурна і хімічна організація, видозміни клітинної оболонки**

Рослинні клітини, на відміну від тваринних, мають добре розвинену звичайно тверду клітинну стінку – оболонку клітини. Сукупність клітинних стінок утворює міцний скелет рослини.

Оболонка виконує певні функції під час поглинання й руху речовин. Вона обмежує розмір протопласта, надає клітині певної форми, міцності, захищає плазмалему, відіграє істотну роль у поглинанні, транспорті та виділенні речовин. Після руйнування внутрішнього вмісту клітини вона часто зберігається довше, ніж протопласт, завдяки чому й мертві клітини продовжують виконувати різноманітні (механічну, покривну, захистну) функції. За походженням є продуктом діяльності цитоплазматичного вмісту, властива клітинам майже всіх органів і тканин вищих рослин. Лише статеві клітини рослин та деякі водорості не мають оболонки. У вищих рослин клітинна оболонка має три шари: серединна пластинка, первинна та вторинна стінки. Клітинну оболонку, яка формується під час поділу клітини називають *первинною*. Пізніше в результаті потовщення формується *вторинна оболонка*.

**Первинна оболонка.** Еластична первинна оболонка утворюється під час поділу клітини. Наприкінці телофази в екваторіальній площині клітини виникає клітинна пластинка, яка потім перетворюється на серединну пластинку. Вона складається переважно з пектинових речовин (вуглеводів). На клітинну пластинку протопласт кожної з дочірніх клітин відкладає первинну стінку завтовшки 0,1-0,5 мкм. До складу первинної стінки входять пектинові речовини, геміцелюлози і целюлоза (всього 10-12%), а також багато води.

Побудова стінки та її ріст пов'язані з діяльністю апарату Гольджі і плазмалемі. Ріст первинної стінки відбувається внаслідок занурення молекул целюлози, які синтезуються на зовнішній поверхні плазмалемі і аморфних пектинових речовин, що доставляються пухирцями Гольджі. В результаті товщина залишається постійною, а поверхня первинної стінки збільшується доти, доки не перестануть змінюватись розміри клітини.

У більшості клітин з часом під первинною утворюється вторинна оболонка.

**Вторинна оболонка.** Утворюється накладанням зсередини на первинну стінку нових шарів, внаслідок чого відбувається ріст стінки у товщину, а об'єм порожнини зменшується. Товщина вторинної стінки залежить від спеціалізації клітин і коливається від 1 до 10 мкм. Найтовща вона в клітин, які виконують механічну функцію. В клітин, по яких рухається вода, вторинна стінка відкладається у вигляді кілець чи спіралі або має нерівномірну товщину.

Вторинна оболонка в основному складається з целюлози (до 90%) і геміцелюлози. Пектинових речовин і води в ній значно менше, ніж у первинній стінці. Завдяки паралельному розташуванню молекул целюлози створюється тонка впорядкованість внутрішньої структури стінки. Кілька десятків ниткоподібних молекул об'єднуються в *міцели*, з яких формуються *мікрофібрили* – основні структурні одиниці стінки. Діаметр їх дорівнює 10-30 нм, а довжина досягає кількох мікрометрів.

Мікрофібрили можуть об'єднуватись у *фібрили* – волокна пластинки завтовшки 0,4-0,5 мкм, які видно у світловому мікроскопі.

У первинних оболонках паренхімних клітин мікрофібрили розташовані або паралельно поздовжній осі клітин (волокниста текстура), або перпендикулярно до неї (кільчаста текстура), або під певним кутом (спіральна текстура). У процесі росту оболонки орієнтація мікрофібрил може змінюватись, що спричиняється до шаруватості стінки. Між мікрофібрилами знаходиться рідкий матрикс, який складається з води, пектинових речовин і геміцелюлози.

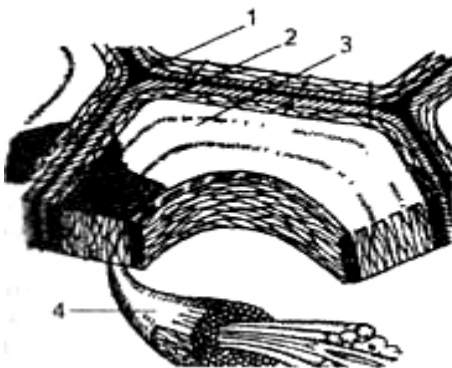


Рис. 4. Будова клітинної оболонки:  
1 – серединна пластинка; 2 – первинна оболонка; 3 – вторинна оболонка; 4 – фібрили і мікрофібрили

Оболонки клітин, які складаються з целюлози, еластичні й дуже міцні. Однак, у процесі життєдіяльності через специфічність функції хімічний склад оболонки клітини може змінюватись, унаслідок змінюються також її фізичні властивості. Такі зміни називаються видозмінами клітинної оболонки. Існує кілька типів видозмін клітинної оболонки рослин.

*Інкрусція* – просочення оболонки різними речовинами. Часто в матриксі первинної і вторинної оболонок та в серединній пластинці

накопичується *лігнін*, що веде до *здерев'яніння* оболонок. У деяких водоростей оболонки клітин можуть бути просочені сполуками заліза, кремнію, кальцію. Це призводить до втрати еластичності оболонок, підвищення їх міцності та зниження проникності. Вони виконують скелетну (механічну) функцію.

*Адкрусція* – нашарування зверху на оболонці ліпідів: воску, кутину, суберину. Ці речовини не змішуються з матриксом оболонки, а утворюють самостійні шари. Як правило, кутин і суберин відкладаються із воском у вигляді паралельних шарів, що чергуються: кутин на зовнішній поверхні клітинних оболонок, що межують із зовнішнім середовищем (кутикула); суберин на внутрішній поверхні, що межує із плазмалемою. Завдяки ліпідам зменшується випаровування води з поверхні клітин. Суберин не проникний для води і газів, тому після його відкладання протопласт відмирає. Оболонки, які містять суберин, називаються *зкорковілими*.

*Ослизнення* оболонок відбувається внаслідок пошкодження клітин. Оскільки *серединна пластинка* з'єднує оболонки сусідніх

клітин і складається із клейких, драглистих пектинових речовин та не містить целюлози, то її руйнування супроводжується роз'єднанням клітин і ослизненням. Це явище називають *мацерацією*.

Систему поєднаних одна з одною клітинних оболонок називають **апопласт**. По апопласту здійснюється рух води і розчинених речовин по рослині. Через пори в клітинних оболонках проходять цитоплазматичні тяжі, які зв'язують вміст окремих клітин та об'єднують їх протопласти в єдину систему – **симпласт**.

### **Вакуоля і клітинний сік**

**Вакуоля** – компартмент всередині протопласта, заповнений водним розчином (клітинним соком) та відокремлений від цитоплазми мембраною – *тонопластом*. Утворюється в процесі росту і життєдіяльності клітин шляхом відокремлення від цистерн ендоплазматичної сітки. На початку розвитку клітини представлена окремими вкрапленнями, які впродовж існування клітини поступово збільшуються в об'ємі, заповнюючись продуктами метаболізму клітини. У зрілих клітинах вакуолі зливаються разом.

Меристематичні клітини мають багато мілких вакуолей, тоді як паренхімні – одну або кілька, які займають 90% її об'єму. Вакуолярний сік відрізняється не лише у різних рослин, а й в клітинах різних тканин. Найбільше міститься у клітинному соці води. До складу клітинного соку входять солі, вуглеводи, органічні кислоти, фенольні сполуки, білки. Деякі із компонентів клітинного соку відіграють роль запасуючих поживних речовин, які за необхідності використовуються цитоплазмою. Це цукри, мінеральні речовини, інулін. Часто присутні пігменти – антоціани, що мають червоне, синє чи пурпурове забарвлення. У вакуолях накопичуються продукти життєдіяльності і деякі вторинні продукти метаболізму: кристали оксалатів кальцію, алкалоїди, таніни, латекс (молочний сік рослин).

### **Тургор, плазмоліз, деплазмоліз рослинної клітини**

Вакуолі виконують опорну функцію, створюючи *тургор* – пружний стан клітини. Від концентрації речовин вакуолярного соку значно залежать *осмотичні* властивості клітини. *Осмоз* – дифузія молекул води (розчинника) через напівпроникну клітинну мембрану у бік більшої концентрації солей. Так, якщо клітини помістити у розчин солей більшої, ніж усередині клітин, концентрації, вода із клітин переміститься у навколишній простір за законом рівності концентрацій. Протопласт зменшиться в об'ємі, відокремиться від стійкої клітинної оболонки, пружний стан оболонки буде втрачено. Це явище відставання протопласту від клітинної оболонки внаслідок втрати води називається *плазмолізом*.

За формою плазмоліз може бути округлий, увігнутий, спазматичний. Якщо після цього клітини помістити у чисту воду, то концентрація солей буде вищою всередині клітин і вода із навколишнього простору за законом рівності концентрацій буде активно надходити у клітини. Протопласт збільшиться у об'ємі, збільшиться тиск на клітинну оболонку і повернеться пружний тургорний стан. Таке явище повернення протопласту у попередній пружний стан внаслідок повернення води в клітини називається *деплазмолізом*.

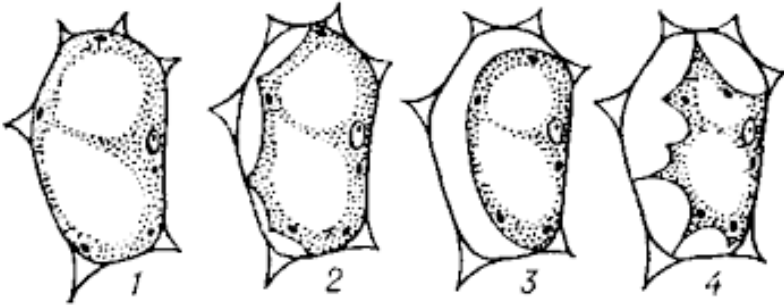


Рис.5. Плазмоліз у рослинній клітині: 1 – тургорний пружний стан клітини; 2 – увігнутий плазмоліз; 3 – округлий плазмоліз; 4 – спазматичний плазмоліз.

---

## ТЕМА №3. РОСЛИННІ ТКАНИНИ

---

Поняття про рослинні тканини, їх класифікація  
 Меристеми, їх функції, класифікація за часом появи і місцем локалізації  
 Покривні тканини  
 Механічні тканини  
 Основні тканини  
 Провідні тканини  
 Видільні тканини

### Поняття про рослинні тканини, їх класифікація

З виходом рослин на суходіл відбувається поступове ускладнення будови тіла рослинних організмів. У результаті пристосування до мінливих наземних умов спостерігається диференціація тіла рослин на тканини і органи.

**Тканина** – це сукупність клітин, що мають спільне походження, будову та виконують однорідні функції. Виділяють шість типів рослинних тканин: твірні, покривні, механічні, провідні, основні, видільні.

## Меристеми, їх функції, класифікація за часом появи і місцем локалізації

**Твірні тканини**, або меристеми з'являються на початку розвитку рослинного організму і функціонують впродовж усього життя. З меристематичних клітин твірної тканини формуються всі інші типи тканин.

Меристеми складаються з паренхімних клітин з тонкою оболонкою і великим ядром, які щільно прилягають одна до одної без міжклітинних просторів. За розташуванням на тілі рослин розрізняють меристеми

- верхівкові (апикальні)
- бічні (латеральні),
- вставні (інтеркалярні)
- раневі (травматичні).

Апикальні меристеми зумовлюють ріст рослин у довжину і локалізовані на верхівці стебла у конусі наростання пагону, а також на кінчику кореня у зоні ділення. Латеральна меристема закладається всередині тіла рослин у товщі стебла й кореня і зумовлює наростання стебла і коренів у товщину. Інтеркалярна меристема зустрічається в певних ділянках стебла і листка (наприклад, біля основи міжвузля стебла злакових рослин), її клітини забезпечують вставний, або інтеркалярний, ріст стебла. Травматична меристема виникає у місцях пошкодження рослин і сприяє заростанню травмованих ділянок.

За часом появи твірні тканини бувають *первинними* і *вторинними*. Первинна твірна тканина зумовлює розвиток проростка і первинний ріст органів, тобто, це клітини зародкових стебельця і корінчика, що активно діляться і формують *конус наростання*. Серед них розрізняють:

- *ініціальні клітини* з необмеженим поділом впродовж усього життя, локалізовані на кінчику кореня або стебла;
- *основна меристема*, розташована нижче ініціальних клітин, має обмежений поділ, формує основні, механічні тканини стебла;
- *прокамбій*, закладається у стеблах тяжами або циліндром і формує провідні тканини ксилему і флоему;
- *періцикл*, бічна латеральна меристема, що утворюється у центральному циліндрі кореня і стебла, формує бічні корені, механічні тканини.

*Вторинні* твірні тканини виникають в уже сформованих рослинах. До них відносять:

- *камбій* – латеральна меристема, поділ клітин якої зумовлює наростання стебла і кореня в товщину у Дводольних і Голонасінних рослин;
- *фелоген*, або *корковий камбій*, що закладається під епідермою і формує вторинні покривні тканини.



## Покривні тканини

**Покривні тканини** вкривають усі надземні і підземні органи рослин і забезпечують їх захист та зв'язок з навколишнім середовищем.

За часом появи розрізняють первинні, вторинні і третинні покривні тканини. *Епідерма* — первинна покривна тканина пагонів розвивається з апікальної меристеми і представлена переважно одним шаром живих, щільно розташованих клітин без хлоропластів. Оболонки клітин звивисті і мають різну товщину. Зовнішні оболонки потовщені і часто вкриті товстим шаром воску або кутину. Захисні властивості епідерми можуть підсилюватися різноманітними виростами: трихомами, залозистими і жалкими волосками. У коренів первинна покривна тканина *епіблема*, виконує, крім захисної, поглинальну функцію.

Як правило, епідерма функціонує на рослині впродовж одного вегетаційного періоду. З часом, найчастіше під осінь, під епідермою закладається корковий камбій — *фелоген*, який продукує назовні клітини корку, а до центру живу тканину *фелодерму*. Разом — корок, фелоген і фелодерма складають вторинну покривну тканину — *перидерму*. Оболонки клітин корка потовщені і просочені речовиною, за складом близькою до жирів, майже непроникною для води й повітря. Ці клітини щільно зімкнені між собою і виконують основні захисні функції. Клітини корка мертві, наповнені повітрям або смолистими чи дубильними речовинами. Кожний рік утворюється один шар перидерми. Із часом вони накопичуються і утворюють третинну покривну тканину — *кірку*. Для взаємодії з навколишнім середовищем породи епідерми замінюються на *сочевички*.

Типова кірка спостерігається у деревних рослин. Перидерма під натиском розростання стебла в товщину через 2-3 роки розривається. В глибших шарах кори закладаються нові ділянки коркового камбію, які утворюють нові шари перидерми. Ці нові відмерлі шари тканин ущільнюються, деформуються і утворюють кірку (блок різнорідних відмерлих тканин).

Функції покривних тканин — захист рослинного організму від надмірного випаровування, висихання, охолодження, різноманітних механічних пошкоджень. Разом з тим клітини епідерми забезпечують газообмін (продихові клітини) і всмоктування води та розчинених у ній речовин (клітини епілеми з кореневими волосками).

## Механічні тканини

Механічні тканини — група спеціалізованих тканин, які надають міцності органам рослин, забезпечують певне положення у просторі рослинних організмів. Характерні ознаки: потовщені клітинні оболонки, щільне розташування і міцне з'єднання клітин, наявність

нечисленних дрібних пор. Розрізняють три основні групи механічних тканин: *коленхіма*, *склеренхіма*, *склерейди*.

*Коленхіма* представлена клітинами паренхімної форми з живим вмістом та частково (у кутах або тангентально) потовщеними клітинними оболонками. Коленхіма у більшості рослин розташована на периферії органу і утворюється раніше, ніж інші механічні тканини. Розміщується вона по-різному: увигляді суцільного кільця, як це спостерігається в стеблах гарбуза, канатника, або групами, як це характерно для стебел моркви, конопель та ін. Коленхіма надає міцності органам рослин і одночасно дозволяє їм збільшуватись в об'ємі. Зустрічається переважно у Дводольних рослин.

*Склеренхіма* представлена клітинами прозенхімної форми з повністю потовщеними клітинними оболонками і відмерлим внаслідок ізоляції внутрішнім вмістом. Довжина їх коливається від 1-2 до 400 мм, а діаметр становить соті долі міліметра. Склеренхіма за будовою та місцем розташування поділяється на *луб'яні волокна* та *деревні волокна* (лібриформ). *Луб'яні волокна* локалізуються у межах лубу — це видовжені клітини, оболонка яких переважно складається з целюлози та пектинових речовин. Вони розміщуються групами вздовж органів рослини. Луб'яні волокна зустрічаються в корі стебла та кореня, в листових черешках і пластинках, квітконіжках і плодоніжках, в окремих випадках у плодах. Луб'яні волокна частіше зустрічаються у трав'янистих рослин. Довжина луб'яних волокон не однакова не тільки у різних рослин, але навіть у межах одного і того ж виду. Наприклад, довжина луб'яних волокон льону становить в середньому 40-60 мм (інколи до 120 мм), у текстильної рослини рамі — 80 мм (в окремих випадках до 350 – 420 мм). Луб'яні волокна залежно від походження бувають первинні та вторинні. Первинні утворюються з прокамбію, входять до складу первинної флоєми судино-волокнистих пучків і тому їх називають флоємні луб'яні волокна. Вторинні луб'яні волокна утворюються з камбію судино-волокнистих пучків, входять до складу вторинної флоєми. У Дводольних трав'янистих рослин переважають первинні луб'яні волокна, у деревних рослин — вторинні. У Голонасінних рослин луб'яні волокна розвиваються дуже рідко, наприклад, в кипарису. Цінні властивості луб'яних волокон (міцність, еластичність, пружність, довжина волокон, відсутність здерев'яніння) дозволяють використовувати рослини, в яких добре розвинені ці тканини, в текстильній промисловості для виробництва різноманітних тканин.

*Деревні волокна*, або лібриформ — це механічна тканина, яка входить до складу первинної ксилеми. Утворюється лібриформ з прокамбію та камбію. Лібриформ (від лат. liber — луб, lico і forma — вигляд) — спеціалізовані механічні елементи деревини, які складаються з прозенхімних, загострених на кінцях, клітин. Клітини лібриформу мають товсті, здерев'янілі стінки з щилиноподібними порами, їх живий вміст рано відмирає, і вони виконують механічну функцію. Деревні волокна значно коротші (1-2 мм), ніж луб'яні

волокна і тому не використовуються в текстильній промисловості. Оскільки вони входять до складу деревини, то головне їх застосування в будівельній промисловості та для виготовлення меблів. Деревні волокна після спеціальної хімічної обробки деревини використовують для виготовлення целюлози, з якої виробляють папір. З деревини виробляють спирт та еластичні тканини.

*Склерейди* (від грец. skleros – твердий і eidos – вид, вигляд) – група паренхімних клітин різної форми з рівномірно та дуже потовщеними стінками. Залежно від форми клітин розрізняють: астеросклерейди, брахісклерейди і остеосклерейди. Оболонки склерейдів просочені лігніном, інколи кремнеземом та вапном. Всередині склерейди часто заповнені повітрям. Виникають склерейди з клітин камбію, фелогену, перициклу. Зустрічаються у вигляді кам'янистих клітин плодів груші, у складі ендокарпію кісточкових (вишня, слива), у покривах плодів фундука, ліщини, а також у листових пластинках чая, обліпихи, малини для надання міцності. Таким чином, елементи механічних тканин розміщуються в тілі рослини в певній закономірності, що в цілому створює міцну систему – арматуру рослинного організму.

## Провідні тканини

**Провідні тканини** виникли ще у ринієфітів і мохів, спеціалізувалися у Хвощеподібних і Папоротеподібних, найбільш розвинені у Покритонасінних рослин.

Провідні тканини забезпечують рух поживних речовин у тілі рослин. Як відомо, рослинний організм має два полюси живлення: нижній – кореневі системи, що всмоктують з ґрунту воду й мінеральні елементи живлення; верхній – стебла і листки, що поглинають із повітря вуглекислий газ і за рахунок світлової енергії шляхом фотосинтезу утворюють органічні речовини. Відповідно існує два типи комплексних провідних тканин:

- *ксилема* – забезпечує висхідний рух води і мінеральних речовин від коренів до пагонів по трахеїдах і трахеях (судинах).
- *флоема* – здійснює низхідний потік органічних речовин від листків до коренів, генеративних органів. Представлена ситоподібними трубками і клітинами-супутницями.

*Трахеїди* – одноклітинні, еволюційно старіші за трахеї провідні елементи ксилеми у вигляді довгих мертвих прозенхімних клітин із скошеними кінцями і потовщеними здерев'янілими, просоченими лігніном, оболонками довжиною від 1 до 10 мм. Оболонка трахеїд має пори і вторинні потовщення різної форми, що визначає їхню назву (спіральні, кільчасті, драбинчасті). Сполучаються між собою трахеїди скошеними кінцями за допомогою драбинчастих пор. У Голонасінних рослин трахеїди, завдяки потовщенню вторинної оболонки, виконують також механічну функцію. Трахеїди характерні для Папоротеподібних, Голонасінних рослин.

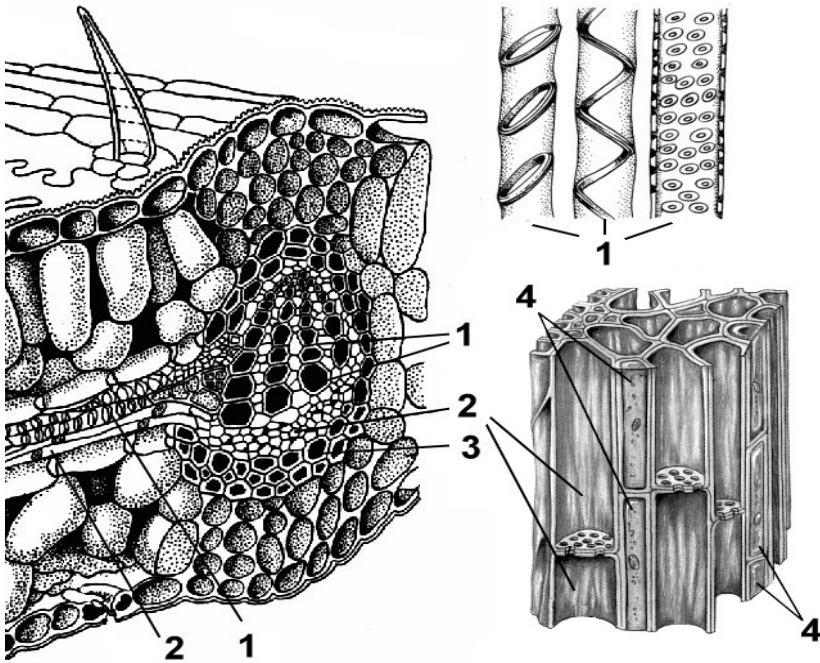


Рис. 6. Провідні тканини та провідний пучок у листку:  
 1 – трахеї; 2 – ситоподібні трубки; 3 – склеренхіма;  
 4 – клітини-супутниці.

*Трахеї* – судини, що утворюються із вертикального ряду камбіальних клітин внаслідок розсмоктування поперечних перегородок клітин. Це вертикальний ряд мертвих клітин-члеників, які сполучаються між собою за допомогою однієї або декількох перфорацій. Діаметр і довжина членика судини складає 0,2 – 0,7 мм, а довжина самої судини – від декількох сантиметрів до 5 метрів. Гігантських розмірів досягають вони у витких рослин (ліан). В еволюційному плані трахеї є більш досконалішими провідними елементами, оскільки поперечні перегородки між клітинами-члениками відсутні і водні розчини вільно рухаються судинами знизу вгору. Трахеї зустрічаються у Покритонасінних рослин.

Трахеїди і трахеї в трав'яних рослин відмирають разом з ними наприкінці вегетації, а в деревних залишаються на все життя. У деревних рослин через декілька років трахеї і трахеїди закупорюються тилами – виростами сусідніх паренхімних клітин, а також органічними або неорганічними речовинами. Вони перестають виконувати провідну функцію і надають міцності стеблу.

*Ситоподібні трубки* – вертикальний ряд живих без'ядерних клітин-члеників, поперечні стінки яких перфоровані у вигляді сита.

Членики ситоподібних трубок у Покритонасінних рослин супроводжуються клітинами-супутницями, які мають ядро і мітохондрії. Вважають, що клітини-супутниці забезпечують енергію для просування органічних речовин по ситоподібних трубках. Ситоподібні трубки утворюються із меристематичних клітин прокамбію (первинні) або камбію (вторинні). У трав'яних рослин ситоподібні трубки відмирають разом із рослиною, а в деревних наприкінці вегетаційного періоду отвори ситоподібних пластинок затягуються вуглеводом *кальозою* і утворюється *мозолисте тіло*, яке закриває ситоподібну трубку. Навесні під дією ферментів кальоза може розчинитися, і діяльність ситоподібної трубки відновлюється.

Крім провідних елементів, до складу ксилеми і флоєми входять механічні волокна (луб'яні і деревні волокна) і запасуюча паренхіма (м'який луб, деревина).

У тілі рослин провідні тканини, як правило, розташовуються у центрі кореня, стебла у межах центрального циліндру, а також у черешках листків та листових пластинках. Часто групуються у судино-волокнисті пучки: колатеральні, радіальні, концентричні.

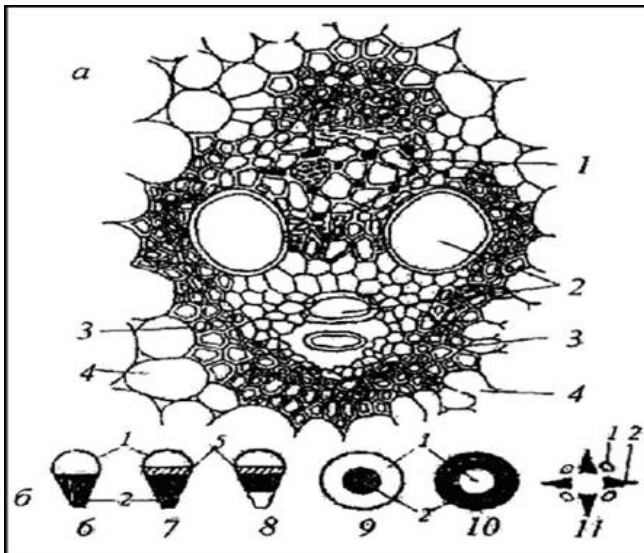


Рис. 7. Будова і типи судино-волокнистих пучків: а – судино-волокнистий пучок; б – типи судино-волокнистих пучків;  
 1 – флоєма, 2 – ксилема, 3 – склеренхіма, 4 – основна паренхіма, 5 – камбій, 6 – колатеральний закритий;  
 7 – колатеральний відкритий; 8 – біколлатеральний;  
 9 – концентричний амфікрибральний; 10 – концентричний амфівазальний; 11 – радіальний тетраархний.

## Основні тканини

**Основні тканини** вивопнюють всі органи рослин, простір між провідними й механічними тканинами. Розрізняють три групи основних тканин: асиміляційну, запасну і повітроносну.

*Асиміляційна паренхіма* (хлоренхіма) розташована в усіх зелених частинах рослин. Її клітини містять хлоропласти, в яких здійснюється процес фотосинтезу.

*Запасаюча паренхіма* заповнює м'які частини листків, плодів, серцевину стебел та коренів. У її клітинах відкладаються запасні речовини: крохмаль і білок у вигляді крохмальних і алейронових зерен, гранул, кристалоїдів. У клітинному соці – розчини цукрів, органічних кислот, мінеральних солей.

*Аеренхіма* багата, як правило, на міжклітинні проміжки, заповнені повітрям. Міжклітинники, сполучаючись у загальну сітку, забезпечують газообмін рослин. Представлена у рослин з плаваючими листками, стеблами.

## Видільні тканини

**Видільні тканини** слугують для виведення різноманітних продуктів метаболізму із обігу речовин у рослинних організмів. Існують зовнішні і внутрішні видільні тканини. До зовнішніх відносять: *зовнішні залозки, залозисті волоски, нектарники, гідатоди, осмофори*.

*Зовнішні залозки* – особливі структури з епідерми і нижчерозташованих шарів клітин, де синтезуються і накопичуються ефірні олії (бруньки і молоді стебла берези), сольові розчини (тамарикс), липкий слиз у комахоїдних рослин (росичка, непентес).

*Залозисті волоски* – одно-, багатоклітинні волоски, які не тільки виділяють, а й нагромаджують різні секреторні сполуки. Складаються з багатоклітинної ніжки і одно- або багатоклітинної головки (коноплі, герань).

*Нектарники* – багатоклітинні спеціалізовані залозки, функцією яких є виділення нектару. Виникають в квітці як метаморфозовані тичинки чи стамінодії, ямки, диски, трубочки. Рідше з'являються на стеблах, листках, квітконіжках, прилистках. Як і залозисті волоски, нектарники епідермального або субепідермального походження.

*Гідатоди* – багатоклітинні утворення, водяні продири, що забезпечують виділення краплино-рідкої вологи у рослин гігрофітного ряду (монстера, верба). Явище виділення водії в краплинно-рідкому стані одержало назву гутації.

*Осмофори* – спеціалізовані органи, які виділяють ефірну олію з клітин епідерми оцвітини, чим приваблюють комах, які здійснюють перехресне запилення рослин.

Внутрішні видільні тканини локалізують усередині тіла рослини продукти метаболізму, які нагромаджуються в окремих клітинах чи

вмістищах. За походженням розрізняють вмістища виділень *схизогенні* та *лізигенні*.

**Схизогенні вмістища** розміщені в зовнішніх шарах паренхіми кори. Виникають внаслідок нагромадження продуктів виділень в міжклітинниках і розсування прилеглих клітин під впливом зростаючого внутрішнього тиску. Клітини, що вистилають вмістище, стають епітеліальними. Це великі живі клітини з ядрами і густим цитоплазматичним вмістом. Їх особливістю є виділення в середину вмістищ екскреторних речовин. Схизогенні вмістища характерні для звіробійних, миртових, зонтичних, айстрових. Вони функціонують і як внутрішні ходи. Такими є смоляні ходи ялини, модрина, сосни, в них нагромаджується живиця, яку заготовляють для хімічної промисловості.

**Лізигенні вмістища** виникають внаслідок нагромадження екскреторних речовин в середині окремих клітин чи груп клітин і наступного розчинення їх клітинних оболонок. Такі вмістища властиві листкам і плодам лимонів, мандаринів.

**Молочники** – групи з'єднаних між собою клітин, що виділяють клітинний молочний сік (латекс). Утворені живими клітинами з тонкими целюлозними оболонками. Цитоплазма з ядром займає пристінне положення, а всю внутрішню частину клітини заповнює молочний сік, латекс. За будовою розрізняють членисті і нечленисті молочники. **Членисті**, або складні молочники складаються з великої кількості взаємозв'язаних клітин, що утворюють розвинену систему молочників. Вони тягнуться від коренів до листків, квіток і плодів, пронизуючи всю рослину (мак, цикорій, латук, осот польовий). Часто вони локалізовані в корі (гевея). **Нечленисті**, або прості молочники виникають ще в зародку і дуже розростаються в процесі розвитку рослин, проникають в різні тканини (молочаї, фікус).

---

## ТЕМА №4. ВЕГЕТАТИВНІ ОРГАНИ РОСЛИН. КОРІНЬ

---

Поняття про органи рослин, їх класифікація  
Корінь, види коренів, функції, кореневі системи  
Морфологічна будова кореня  
Первинна і вторинна анатомічна будова кореня  
Видозміни коренів

### Поняття про органи рослин, їх класифікація

**Орган** – частина тіла рослини, що виконує певну функцію. Як і тканини, органи рослин виникли в результаті пристосування до наземних умов існування. У рослин розрізняють *вегетативні* і

*генеративні* органи. Вегетативні органи (корінь, стебло, листки) забезпечують процеси життєдіяльності, росту і розвитку рослинного організму.

Функції розмноження і розповсюдження у рослин виконують генеративні органи різного рівня організації – спорангії, гаметангії. Найвищого рівня організації генеративних органів досягли квіткові (Покритонасінні), у яких в процесі еволюції утворились квітка та її похідні – плід і насіння. Диференціація тіла рослинних організмів на органи відбувалась протягом тривалого історичного часу під дією постійнодіючих чинників – сили тяжіння, сонячної радіації, впливу магнітних полів. Це сприяло формуванню загальних особливостей будови тіла і окремих органів рослинних організмів та їх властивостей.

Так, явище *полярності*, тобто спадково закріпленого поділу тіла і окремих його частин на два полюси – нижній базальний і верхній апікальний, забезпечує правильне орієнтування у просторі проростаючого насіння, вегетативних органів та їх фрагментів при вегетативному розмноженні. Органи, що розвиваються у напрямі до сонячної енергії, називають *позитивно фототропічними* (пагін). Органи, які наростають у напрямі до земної поверхні, називають *позитивно геотропічними* (корені).

Важливою особливістю органів є здатність до видозмін (*метаморфозів*), що найбільш широко представлена у Покритонасінних рослин. За походженням і функціями метаморфози розрізняють аналогічні і гомологічні.

*Аналогічні* органи виконують однакову додаткову функцію, подібні за будовою, але різні за походженням: вусики гороху (видозміна листка) і вусики винограду (видозміна пагону) виконують додаткову функцію закріплення у просторі.

*Гомологічні* органи мають однакове походження, але різні за будовою. Так, кореневище, бульба, цибулина – похідні пагону, хоча відрізняються за будовою.

## **Корінь, його будова та функції**

***Корінь*** (*radix*) – осьовий підземний вегетативний орган рослини, на якому не ростуть листки. Характеризується необмеженим ростом, позитивним геотропізмом, радіальною будовою, наявністю кореневого чохла.

Основні функції коренів:

- закріплення рослин у ґрунті (субстраті);
- поглинання і транспорт води і мінеральних речовин;
- вегетативне розмноження;
- запасання органічних і мінеральних речовин;
- виділення в ґрунт продуктів обміну – ферментів, вітамінів, що використовуються мікроорганізмами ґрунту.



У насінних рослин корінь розвивається із зародкового корінчика насінини. Види коренів:

- головний корінь, який розвивається із зародкового корінчика насінини;
- бічні корені – розгалуження головного кореня першого, другого і т.д. порядків;
- додаткові корені – формуються на інших органах рослин (стеблах і листках).

У спорових рослин (Хвощеподібних, Папоротеподібних) на підземних пагонах (кореневищах) формуються кореневі мички із додаткових коренів.

Сукупність усіх коренів рослини формує такі морфологічні типи кореневих систем рослин:

- стрижнева, що складається із добре вираженого головного кореня і бічних його розгалужень (характерна для Голонасінних і Дводольних);
- мичкувата, що складається із додаткових коренів, оскільки головний корінь рано відмирає і з зародкового стебельця розвиваються додаткові корені (характерна для Однодольних рослин, а також Хвощеподібних і Папоротеподібних, які розвиваються із зиготи).

### **Морфологічна будова кореня**

У морфологічній будові молодого кореня розрізняють наступні елементи (зони).

1. Кореневий чохлак – паренхіматичне утворення, що вкриває кінчик кореня, виконує захисну функцію і сприяє, завдяки ослизненню, просуванню кореня через тверді шари ґрунту. У клітинах чохлака містяться крохмальні зерна, що виконують роль статолітів і реагують на гравітаційне подразнення, направляючи ріст кореня у геотропічному напрямі.

2. Зона ділення містить меристематичні клітини, що активно діляться протягом всього життя, утворюючи конус наростання кореня. Новоутворені клітини диференціюються у три шари: *дерматоген*, *періблему* і *плерому*. *Дерматоген* започатковує покривну тканину кореня епіблему і кореневий чохлак. *Періблема* закладає первинну кору, а *плерома* – центральний циліндр. Довжина зони – близько 1 мм.

3. У зоні росту (розтягування) новоутворені клітини ростуть, збільшуються в довжину і стають циліндричними, в них з'являються великі вакуолі. Сукупний ріст цієї зони створює силу, завдяки якій корінь заглиблюється в ґрунт. Довжина зони – декілька міліметрів.

4. Зона поглинання (всисна) характеризується наявністю *кореневих волосків* – виростів клітин епіблеми, що збільшують всисну поверхню кореня і, виділяючи слизисту речовину *апектин*, забезпечують щільне прилипання ґрунту і активне поглинання ґрунтових розчинів. Кореневі волоски функціонують 10-20 днів,

потім злущуються. У сухому ґрунті кореневі волоски розвиваються інтенсивніше, ніж у вологому. У рослин-мікоризоутворювачів роль корневих волосків виконує грибниця гриба, з яким вони перебувають у симбіозі.

5. *Зона проведення* розташовується вище зони поглинання, де вже сформовані провідні тканини і бічні корені. Тут починається транспортування мінеральних розчинів у висхідному напрямку.

Судини коренів у надземній частині рослини стають судинами стебла. Місце переходу кореня в стебло потовщене і називається *кореневою шишкою*.

### Первинна і вторинна анатомічна будова кореня

У кореня розрізняють первинну і вторинну анатомічну будову. **Первинна анатомічна будова** кореня характерна для Однодольних рослин впродовж всього життя. У Голонасінних і Дводольних первинна будова спостерігається на початку розвитку рослини і з часом замінюється на вторинну.

Диференційована анатомічна будова спостерігається на рівні зони поглинання. Особливість первинної анатомічної будови кореня полягає в тому, що корінь ділиться на дві чітко відмежовані частини: *первинна кора* і *центральный (осьовий) циліндр*. Корінь вкритий *ризодермою*, або *епіблемою*, що складається із клітин з тонкими целюлозними оболонками і виростами – корневими волосками довжиною 0,15-1,5мм. Ядро в корневих волосках знаходиться на їх кінчику і стимулює ріст волоска.

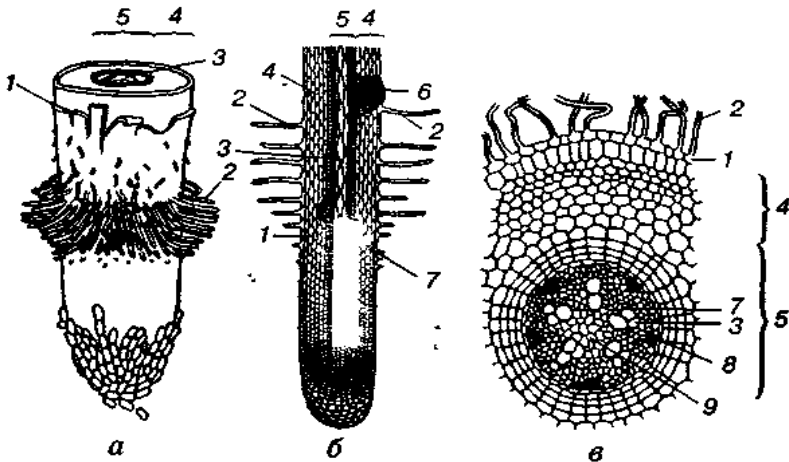


Рис. 8. Схеми будови кореня: а – морфологічна будова кореня; б – повздовжній розріз молодого кореня; в – первинна анатомічна будова кореня. 1 – епілема; 2 – кореневі волоски; 3 – ендодерма; 4 – первинна кора; 5 – центральний циліндр; 6 – розвиток бічного кореня; 7 – ксилема; 8 – флоема; 9 – основна паренхіма.

**Первинна кора** звичайно досить добре розвинена. На її частку припадає основна маса первинних тканин кореня. В первинній корі чітко виділяються три частини: зовнішня – екзодерма, середня – мезодерма, або коро́ва паренхіма, і внутрішня – ендодерма. *Екзодерма* – це зовнішній шар первинної кори, який знаходиться безпосередньо під епіблемою і утворює один-два шари щільно розташованих клітин, що слугують для проведення розчинів із епіблеми до внутрішніх шарів первинної кори. *Мезодерма* – багат шарова тканина у складі паренхімних клітин з тонкими клітинними оболонками, розташованих пухко з великими міжклітинниками. Функціонально мезодерма призначена для накопичення і зберігання мінеральних розчинів. *Ендодерма* – це внутрішня частина кори, переважно одношарова, що облямовує центральний осьовий циліндр.

Особливість клітин ендодерми полягає в тому, що їх оболонки мають потовщення, так звані, *пояски Каспари*, котрі перешкоджають вільному пересуванню води і мінеральних речовин від мезодерми до центрального осьового циліндра. Рух речовин регулюють і забезпечують особливі тонкостінні *пропускні* клітини в ендодермі, через які розчини поступово проходять до центрального циліндру у необхідній для рослини кількості.

Первинна кора здійснює поглинання і запасання мінеральних розчинів.

**Осьовий циліндр** – комплекс із твірної, провідної і основної тканин, що виконує функції проведення мінеральних розчинів у висхідному напрямі. За ендодермою знаходиться шар твірної тканини – перициклу, який дає початок бічним кореням, додатковим брунькам у коренепаросткових, камбію, фелогену, забезпечуючи розгалуження кореня, вегетативне розмноження, розвиток вторинної анатомічної будови. У деяких видів тут формуються молочні ходи.

Далі у циліндрі розташовуються провідні тканини *первинна ксилема* і *первинна флоема*, що групуються у *радіальні судино-волокнисті пучки*, кількість яких варіює залежно від виду рослин. Міжпучковий простір і подекуди центр циліндру заповнений основною паренхімою. У деяких видів у центрі формується серцевина або розвиваються молочні і видільні канали (кульбаба, полин)

**Вторинна анатомічна будова** розвивається у Голонасінних і Дводольних рослин внаслідок діяльності камбію, який закладається під первинною флоемою і продукує у напрямку до центру елементи *вторинної ксилеми*, а до периферії – *вторинної флоєми* у співвідношенні 4:1, тобто вторинної ксилеми утворюється приблизно у чотири рази більше. Так формуються потужні колатеральні судино-волокнисті пучки вторинного походження. Над первинною ксилемою утворюються паренхімні клітини, що формують серцевинні паренхімні промені. Центральний циліндр значно збільшується у діаметрі. Одночасно з цим перицикл продукує

корковий камбій *фелоген*, який формує вторинну покривну тканину *перидерму*, що охоплює центральний циліндр і перешкоджає зв'язкам з первинною корою. Первинна кора поступово відокремлюється і злущується. Таким чином, у вторинній будові кореня переважає центральний циліндр. У старих рослин перидерма з часом нашаровується і формує кірку.

## Видозміни коренів

**Видозміни коренів** виникають як результат пристосування до виконання певних додаткових функцій.

1. Коренеплоди – видозміни, що виконують функцію відкладання поживних речовин у головному корені. Складаються із шийки, головки і власне кореня. Наприклад, морква – солодкий коренеплід флоевого типу, редька – гірко-солоний коренеплід ксилемного типу, буряк – солодкий коренеплід полікамбіального типу.

2. Кореневі бульби – видозміни, що виконують функцію відкладання поживних речовин у бічних коренях (жоржини).

3. Повітряні корені зустрічаються у рослин – епіфітів, наприклад, у тропічних орхідей. Вони поглинають воду із повітря, фотосинтезують, вкриті особливою покривною тканиною – *веламеном*.

4. Дихальні корені, або пневматофори, характерні для болотних рослин тропіків, наприклад, болотний кипарис. Ці корені частково піднімаються над поверхнею і мають особливі отвори, які поглинають кисень із повітря і забезпечують процеси дихання у болотних рослин.

5. Опорні корені – додатково розвинені корені, що утворюються на стеблах і утримують рослину від полягання одночасно з додатковим поглинанням речовин (кукурудза).

6. Корені-присоски, або гаусторії, розвиваються у паразитичних рослин (повитиця).

7. Корені-причіпки закріплюють рослини на деревах, скелях; характерні для ліан, наприклад, плющ, дикий виноград.

8. Мікориза – видозміна, що виникає внаслідок симбіозу коренів дерев з гіфами грибів. Гіфи проникають всередину коренів, і гриб поглинає органічні речовини одночасно забезпечуючи рослину важкодоступними мінеральними сполуками ґрунту.

9. Бактеріориза – симбіоз, характерний лише для представників бобових рослин. Азотфіксуючі бактерії роду *Rhizobium* проникають у корені бобових, живляться органічними речовинами, розростаючись у бактеріюїдну тканину. Ці бактерії, що здатні поглинати азот із повітря, забезпечують рослини азотом, що сприяє накопиченню його в усіх органах рослини і синтезу білку. Саме тому серед бобових представлені важливі білкові культури – соя, квасоля, боби, горох, а також рослини, що виконують роль природного азотного добрива (конюшина, люпин, люцерна), якими засівають сільськогосподарські поля у сівозміну.

---

## ТЕМА №5. ПАГІН ЯК ЄДИНА ЛИСТОСТЕБЛОВА СТРУКТУРА. ЛИСТ

---

Поняття про пагін, його функції  
Брунька – зачатковий пагін. Класифікація бруньок за розташуванням і типом розвитку  
Типи наростання і галузнення пагонів  
Лист, його функції, морфологічна будова  
Анатомічна будова листка  
Видозміни пагонів

### Пагін, його будова і функції

**Пагін** (*cotylis*) – комплексний вегетативний орган рослини, який складається зі стебла, листків і бруньок та характеризується необмеженим верхівковим ростом, позитивним фототропізмом, радіальною будовою.

Функції пагону:

- опора і захоплення території;
- транспорт поживних речовин у висхідному і низхідному напрямках;
- фотосинтез;
- запасання поживних речовин;
- вегетативне розмноження;
- утворення репродуктивних органів.

У трав'янистих рослин пагоном називається уся надземна частина рослини. У дерев'янистих – лише молода нерозгалужена частина стебла, що утворилась протягом одного вегетаційного періоду. Пагін розвивається із *апексу* – верхівкової меристеми. Перший пагін – головний, бере початок із зародкової бруньки насінини і складається із гіпокотила, сім'ядолей і верхівкової бруньки. У подальшому на ньому розвиваються бічні пагони другого, третього і т.д. порядків.

На осі пагона – стеблі розрізняють повторювані ділянки: *вузли* та *міжвузля*. *Вузол* – місце, де листки та бруньки з'єднані зі стеблом. Вузол і міжвузля складають *метамер*, тобто, загалом пагін має *метамерну* будову. Довжина міжвузля варіює у різних видів рослин від видовжених (злакові) до вкорочених (подорожник, кульбаба). Кут між стеблом і листком називається *пазухою* листка.

### Брунька – зачатковий пагін. Класифікація бруньок за розташуванням і типом розвитку

Характерною особливістю пагонів є наявність на них бруньок – зачаткових пагонів. Брунька складається із осі – *апексу*, на

верхівці якого знаходиться *конус наростання*, зачаткових листків, зачаткових бруньок, покривних лусочок. За розташуванням бруньки розрізняють верхівкові та бічні. Серед бічних розрізняють *пазушні*, що розвиваються у пазухах листків та *додаткові*, які можуть утворюватись у будь-якій частині стебла або кореня внаслідок діяльності меристем ендогенного походження (камбію, перициклу).

За типом розвитку бруньки поділяють на вегетативні, вегетативно-генеративні та генеративні. З *вегетативних* бруньок розвиваються нові пагони або листки. *Генеративні* бруньки, або бутони, дають початок квіткам та суцвіттям (троянда). Змішані *вегетативно-генеративні* містять зачаткове суцвіття і листки (бузок).

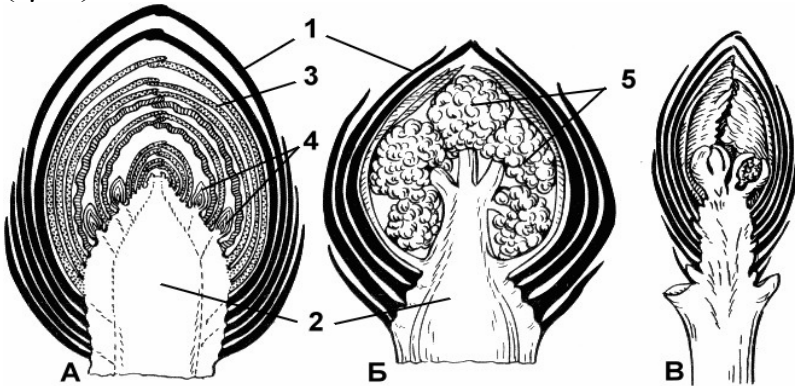


Рис. 9. Типи бруньок: А – вегетативна Б – генеративна  
В – вегетативно-генеративна: 1 – покривні лусочки; 2 – вісь бруньки; 3 – зачаткові листки; 4 – зачаткові бруньки; 5 – суцвіття.

За ритмічністю росту серед бруньок переважають зимуючі, або *бруньки відновлення*, які закладаються з літа, перезимовують і навесні розвиваються у молоді пагони. Значна частина бруньок, переважно додаткових, навесні не розкривається і перебуває в стані спокою довготривалий час. Повштовхом для їх розвитку є пошкодження верхівкової бруньки внаслідок стихії, обрізування і т.д. Такі бруньки називають *сплячими*, їх призначення полягає у збереженні життєздатності рослини у випадку тих чи інших несприятливих умов. *Виводкові* бруньки мають додатковий запас поживних речовин і сприяють вегетативному розмноженню рослин. Наприклад, у суцвітті цибулі, крім квіток, утворюється багато потовщених виводкових бруньок.

### Лист, його будова і функції

**Лист** (*folium*) – бічний плагіотропний орган пагону з обмеженим ростом.

Функції листа:

- фотосинтез;
- газообмін;
- транспірація;
- вегетативне розмноження;
- запасання речовин.

Перші листки розвиваються із зародку насінини (зародкові листки), а наступні формуються в бруньках головного і бічних пагонів. У однорічних рослин лист живе один вегетаційний період, у багаторічних 1-1,5 року, у вічнозелених – кілька років. У деяких (вельвічія) вік листків сягає до 100 років.

### Морфологічна будова листа

Лист складається із *листової пластинки* і *черешка*. Листки без черешків називають *сидячими*. Існують наступні способи листкорозташування:

- чергове – по одному листку у вузлах стебла;
- супротивне – по два листка у вузлах стебла;
- мутовчате – по три і більш листки у вузлах стебла.

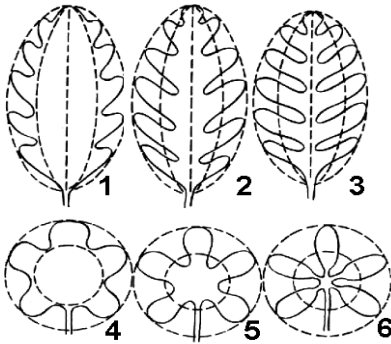


Рис.10. Форми простих листків залежно від ступеня розчленування листової пластинки:

- 1 – перистолопатовий,
- 2 – перистороздільний,
- 3 – перисторозсічений;
- 4 – пальчатоопатовий,
- 5 – пальчатороздільний,
- 6 – пальчаторозсічений.

Складні листки мають від трьох і більше листових пластинок, кожна з яких має свій черешок. Разом вони прикріплюються до загального черешка – *рахіса*. За кількістю

Листки за кількістю листових пластинок бувають прості і складні. *Прості* листки мають одну пластинку і один черешок. Форма листових пластинок і ступінь її розчленування надзвичайно різноманітні. За формою: лінійні, овальні, еліптичні, серцевидні, нирковидні, стріловидні, списовидні, голчасті тощо.

За ступенем розчленування розрізняють листки:

- лопатеві – ступінь розчленування не більше 1/2 площі пластинки;
- роздільні – ступінь розчленування майже сягає половини площі пластинки;
- розсічені – ступінь розчленування сягає майже серединної жилки.

Складні листки мають від трьох і більше листових пластинок, кожна з яких має свій черешок. Разом вони прикріплюються до загального черешка – *рахіса*. За кількістю

листових пластинок складні листки бувають: трійчasto-, пальчasto-, перистоскладні.

У листків спостерігаються різні типи жилкування. Кількість жилок листа, їх товщина, розміри варіюють залежно від виду рослин. Основні типи жилкування: *сітчасте, пальчате, дугове, паралельне, дихотомічне* (рідко).

### Анатомічна будова листа

Загальна анатомічна будова листа складається із наступних груп тканин. *Верхня епідерма* – щільний шар клітин без хлоропластів, у яких часто зовнішні оболонки потовщені. На поверхні епідерми зустрічаються *волоски, продихи*.

*Мезофіл* листа має два комплекси клітин:

- *стовпчата* паренхіма, де клітини розташовані щільними рядами, заповнені хлоропластами і виконують фотосинтетичну функцію;

- *губчата* паренхіма, клітини якої часто мають неправильну форму, розташовані пухко з крупними міжклітинниками, заповненими повітрям. Функціонально тут здійснюється газообмін.

*Нижня епідерма* складається із одного ряду щільнорозташованих клітин, між якими зустрічається багато продихів для проведення газообміну. Провідні пучки листка мають типову будову: колатеральні, закриті, оточені шаром склеренхіми. Камбій відсутній або недієвий. Ксилема розташована у верхній частині листової пластинки, а флоема – у нижній.

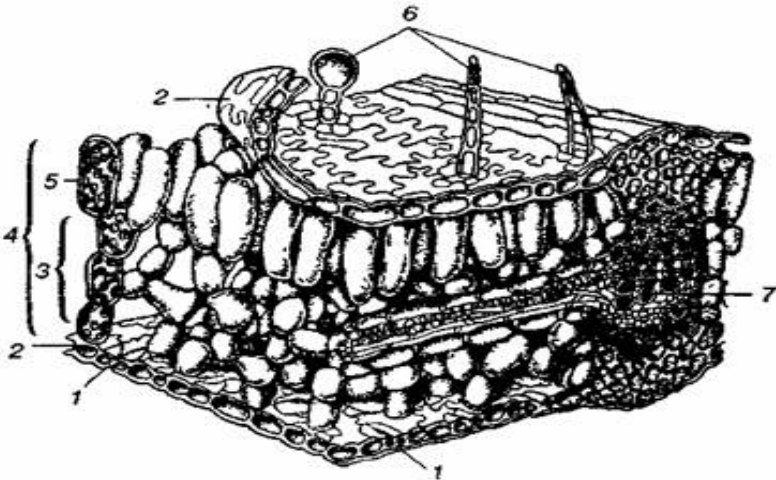


Рис. 11. Анатомічна будова листка: 1 – продих; 2 – епідерма; 3 – губчата паренхіма; 4 – мезофіл листа паренхіма; 5 – стовпчата паренхіма; 6 – покривні і залозисті волоски; 7 – провідний пучок.



### **Видозміни листків**

- *вусики* для закріплення і опори (горох);
- *колючки* для захисту від поїдання тваринами (шипшина);
- *захисні лусочки* бруньок;
- специфічні видозміни – *ловчі апарати* у комахоїдних рослин (венерина мухоловка, росичка).

### **Видозміни пагонів**

Видозмінюватись можуть як надземні, так і підземні пагони, виконуючи додаткові функції.

*Вусики* (виноград, гарбуз, диня, огірок) – виткі пагони, які обкручуються навколо різних опор і підтримують стебло в певному положенні (опорна функція).

*Колючки* – видозміна надземного пагона (терен, дика груша, глід). Колючки захищають рослину від поїдання тваринами, розташовані у пазухах листків.

*Столони* – однорічні подовжені повзучі пагони, часто з лускоподібними листками, які дають початок новим особинам (кропива, суніці).

*Філокладії* – сплюснені пагони у вигляді листків, що фотосинтезують, і несуть на своїй поверхні квітки (рускус понтійський)

*Кореневище* – видозмінений багаторічний підземний пагін, що нагадує корінь; від кореня відрізняється наявністю вузлів і міжвузлів, бруньок, лусковидних листків та відсутністю кореневого чохла. Наростає кореневище кінчиком – місцем, де розташована верхівкова брунька. Щорічно з бруньок кореневища розвиваються нові надземні пагони. Кореневище виконує функції запасання, вегетативного розмноження і розповсюдження рослини, забезпечує виживання за несприятливих умов зовнішнього середовища (пірій, осот, півники, купина, конвалія).

*Цибулина* – вкорочений плоский пагін-денце зі зближеними соковитими листками. Від денця відходять додаткові корені. Цибулина характерна для лілій, пролісок, цибулі ріпчастої. Пазушні бруньки видозмінюються і перетворюються на дочірні цибулини. Цибулина виконує запасну функцію, забезпечує вегетативне розмноження рослин та сприяє виживанню у несприятливий період.

*Бульба* – потовщення одного чи кількох міжвузлів стебла. Такі потовщення можуть бути як підземними (картопля, топінамбур), так і надземними (капуста-кольрабі). Виконують функції запасу поживних речовин; вегетативного розмноження, перенесення несприятливого періоду.

*Бульбоцибулина* – видозмінений підземний пагін, зовнішнім виглядом подібний до цибулини, а будовою – до бульби. У бульбоцибулини листові луски сухі, а запасні поживні речовини відкладаються в м'ясистій стебловій частині – денці (шафран, гладіолус).



Рис.12. Видозміни пагонів: 1 – бульба; 2 – цибулина; 3 – вусики; 4 – кореневище; 5 – філокладії; 6 – колючки.

---

## ТЕМА №6. СТЕБЛО – ВІСЬ ПАГОНУ. ТИПИ АНАТОМІЧНОЇ БУДОВИ СТЕБЛА

---

Морфологічна будова стебла

Анатомічна будова стебла: загальні положення

Типи анатомічної будови стебла

Формування анатомічної будови стебла дерев'янистих рослин

### Морфологічна будова стебла

**Стебло** (*caulis*) – осьова частина пагона рослини, що має вузли та міжвузля і є опорою для листків, бруньок і генеративних органів. Основна функція стебла – провідна. По провідних елементах відбувається рух речовин: органічних (від листків до всіх органів) і мінеральних розчинів (з коренів до надземних органів). У стеблі накопичуються запасні речовини; зелені стебла фотосинтезують; через продихи у шкірці стебла та сочевички у корку здійснюється функція газообміну.

За напрямком росту та розміщенням у просторі стебла поділяють на прямостоячі (соняшник), виткі (берізка польова), повзучі (коношина біла), чіпкі (виноград). За наявністю деревини стебла поділяють на трав'яністі (спориш, подорожник) та дерев'яністі (береза, дуб, смородина).

За формою поперечного зрізу стебла варіюють і можуть мати різноманітні форми: циліндра (злакові), чотиригранника (шавлія, м'ята), тригранника (осока), багатогранника (валеріана) або бути сплюсненими (кактус опунція) тощо.

Довжина пагонів і стебел у рослин варіює від одного міліметра у водної рослини вольфії до 300 метрів у пальми ротанг.

### Анатомічна будова стебла: загальні положення

Анатомічна будова стебла характеризується більш складною будовою, ніж у кореня. Це обумовлено тим, що наземні умови існування дуже різноманітні, з різкими коливаннями температур, вологості тощо. Як і у коренів, в анатомічній будові стебла розрізняють два комплекси тканин: первинну кору і центральний циліндр. Однак, головна функція стебла – транспорт органічних і мінеральних речовин обумовлює переважаючий розвиток центрального циліндру, його більшу масову частку, ніж первинної кори. Як і у коренів, у стебел рослин має місце первинна і вторинна анатомічна будова.

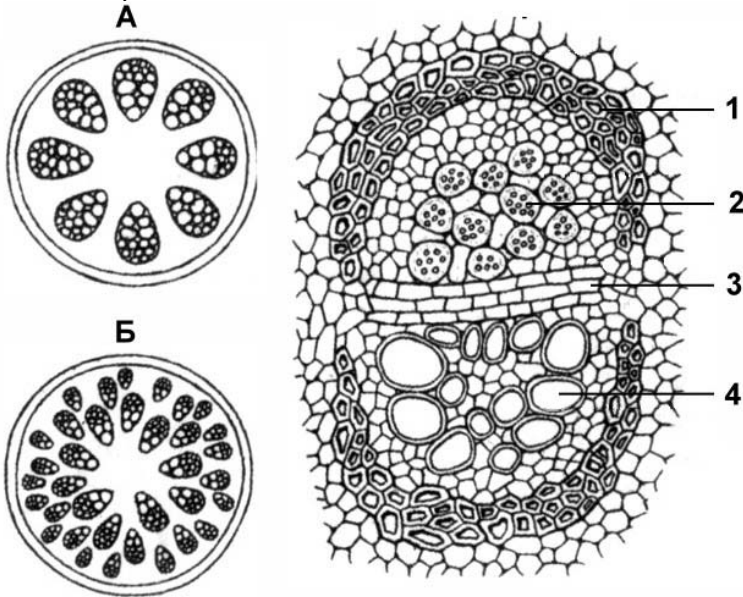


Рис. 13. Схема анатомічної будови стебла: А – у Дводольних рослин провідні пучки розташовані чітко по колу; Б – у Однодольних рослин провідні пучки розташовані хаотично. Будова типового провідного пучка: 1 – склеренхіма, 2 – флоєма; 3 – пучковий камбій; 4 – ксилема.

**Первинна будова** формується на верхівці стебла, де розташована первинна меристема (конус наростання). Тут відбувається диференціація майбутніх тканин. Поверхневі клітини *протодерми* диференціюються у *епідерму*. *Основна меристема*

диференціюється у механічні і основні тканини. На рівні зачаткових листків закладається *прокамбій*, який диференціюється у первинні флоему і ксилему, формуючи провідні судино-волокнисті пучки.

Структурні відмінності первинної будови стебла у різних груп рослин залежать від способів закладання прокамбію.

**У Голонасінних і Дводольних Покритонасінних** прокамбій закладається двома способами:

- прокамбій закладається окремими тяжами, розташованими по колу. Отже, провідні тканини за первинної будови також розташовуються окремими пучками по колу і розділені ділянками паренхіми, які утворюють первинні серцевинні промені.
- прокамбій закладається циліндром, і тоді провідні тканини за первинної будови також розташовуються циліндром.

**У Однодольних** тяжі прокамбію, і відповідно судинно-волокнисті пучки, що диференціюються з нього, розташовуються хаотично по усій товщі центрального циліндра. Прокамбій весь витрачається на формування провідних тканин. Такі сформовані пучки, що не містять камбію, називаються закритими, протягом життя вони не збільшуються.

## **Типи анатомічної будови стебла**

**I. У Однодольних** рослин первинна будова зберігається протягом всього життя. Первинна кора майже не виражена. Зовні стебло вкрите епідермою, за нею щільний шар механічної тканини – *склеренхіми*, що надає міцності стеблу. Тут же містяться окремі тяжі *хлоренхіми* для забезпечення фотосинтетичної діяльності стебла. Далі хаотично розташовані колатеральні закриті судино-волокнисті пучки, оточені захисним шаром склеренхіми. Між пучками – основна паренхіма. Часто (у злакових) внутрішня частина відмирає і утворюється порожнисте стебло – соломину.

**II. У Дводольних рослин** за первинної будови первинна кора складається з таких тканин: механічної тканини – *коленхіми*, розташованої під епідермою; *хлоренхіми*; *ендодерми* – внутрішнього шару первинної кори, клітини якого часто містять крохмальні зерна, і тоді його називають *крохмаленосною піхвою*.

Далі йде *центральный циліндр*. Його зовнішній шар представлений *перициклом*, що складається з одного або кількох рядів паренхімних клітин, з яких можуть утворюватися додаткові корені, додаткові бруньки, вторинні меристеми – камбій і фелоген. Іноді перицикл поруч з паренхімою містить і *склеренхіму* (перициклічні волокна). В середину від перициклу розташовані провідні елементи. У центрі розташована серцевина, яка представлена, переважно, запасуючою паренхімою.

**Головні відмінності первинної будови кореня від первинної будови стебла:**

- у кореня переважає у первинній будові первинна кора;
- у кореня епідерма замінена епіблемою, відсутня механічна тканина коленхіма;
- провідні пучки завжди радіального типу і розташовані у центрі центрального циліндра;
- у центральному циліндрі кореня рідко утворюється серцевина.

**III. Вторинна будова** стебла розвивається у Голонасінних і Дводольних Покритонасінних рослин.

**Загальні положення.** Як і у кореня, вторинна будова пов'язана з діяльністю вторинної меристеми – камбію. *Камбій* закладається у центральному циліндрі між первинною флоемою і первинною ксилемою. У відцентровому напрямку камбій відкладає елементи вторинної флоєми, а до центру – елементи вторинної ксилеми. Вторинної ксилеми утворюється приблизно у 4 рази більше, ніж вторинної флоєми.

Залежно від способу закладання прокамбію: тяжами або суцільним циліндром (див. вище) відповідно формується три типи вторинної анатомічної будови стебла у Дводольних.

**Пучкова будова:** камбій закладається тяжами у судиноволокнистих пучках. У результаті діяльності *пучкового камбію* і утворення вторинних елементів флоєми і ксилеми судиноволокнисті пучки значно збільшуються. При цьому між пучками відкладається *міжпучковий камбій*, що продукує *паренхіму серцевинних променів*. Стебло збільшується в об'ємі. Характерна для Дводольних трав'янистих рослин – конюшини, маку, гороху, копитняка, чебреця, жовтеця, хвилівника, а з деревних рослин – саксаулу, винограду.

**Непучкова будова:** камбій закладається у вигляді суцільного циліндру і продукує до центру елементи вторинної ксилеми, а до периферії стебла – елементи вторинної флоєми. Стебло збільшується в об'ємі. Непучковий тип вторинної будови стебла характерний для більшості деревних рослин, а також льону, щиряці, барвінку, березки польової, лободи.

**Перехідна будова:** камбій закладається тяжами у судиноволокнистих пучках. У подальшому *пучковий камбій* продукує типові елементи вторинної ксилеми і вторинної флоєми. Пучок розростається. *Міжпучковий камбій* спочатку формує елементи паренхіми серцевинних променів, але згодом, у момент об'єднання з пучковим камбієм, починає продукувати елементи ксилеми і флоєми, утворюючи нові, молодші і менші за розмірами, судиноволокнисті пучки. З часом усі судиноволокнисті пучки розростаються, об'єднуються і зливаються у єдине коло. Пучкова будова згодом переходить у непучкову. Зустрічається перехідна будова у соняшника, жоржини, рицини.

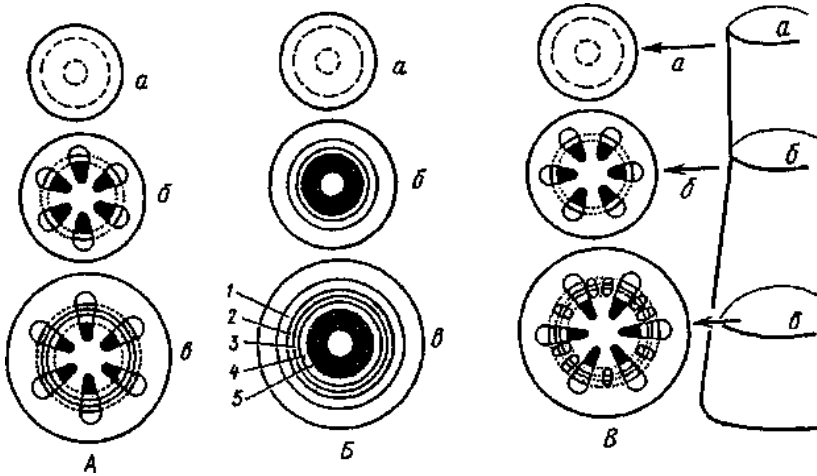


Рис. 14. Типи анатомічної будови стебла Дводольних рослин:  
 А – пучкова будова; Б – непучкова будова; В – перехідна будова:  
 а – закладання прокамбію; б – розвиток первинної будови стебла;  
 в – формування вторинної будови стебла: 1 – центральний циліндр;  
 2 – перичикл; 3 – флоема; 4 – камбій; 5 – ксилема

### Формування анатомічної будови стебла дерев'янистих рослин

У дерев'янистих рослин розвиток стебла відбувається переважно за типом непучкової будови. Камбій працює протягом всього життя, відкладаючи до центру елементи вторинної ксилеми, а до периферії – елементи вторинної флоєми у співвідношенні 4:1. У помірній зоні внаслідок весняного пробудження рослин і активного сокоруху впродовж весни і літа утворюються елементи ксилеми крупного діаметру. Восени, у зв'язку з уповільненням фізіологічних процесів, формуються мілкі ксилемні судини у незначній кількості. Разом вони утворюють широке і вузьке кільця одного року. Залежно від кліматичних умов товщина кілець варіює. З часом стебло набуває кільчастої будови, за якою можна визначити вік рослини.

Із віком найстаріші елементи ксилеми закупорюються мінеральними і органічними речовинами. Оболонки клітин дерев'яніють, просочуються консервуючими речовинами, надаючи міцності стеблу. Клітини стискаються під тиском новоутворених елементів ксилеми і припиняють проведення водних розчинів. Ця непрохідна, часто забарвлена у різні кольори, частина стебла називається *ядрою деревини*. Функцію проведення водних розчинів виконують молодші за віком елементи ксилеми, які називають *заболонню*. Разом ядро деревини і заболонь утворюють міцну центральну частину – *деревину* стебла.

У деяких видів дерев (липа, верба) у центрі залишається *паренхіма (серцевина)*, яка з часом руйнується, утворює порожнини – дупла.

Деревина оточена камбіальним кільцем. Внаслідок діяльності камбіального кільця у периферійному напрямі стебла накопичуються елементи флоєми різного віку: провідні судини, запасуюча *луб'яна паренхіма*, міцні *луб'яні волокна*, які разом формують так званий *луб*, або *вторинну кору*. Тут можуть відкладатися продукти метаболізму у вигляді кристалів, формуються молочні або смоляні ходи.

Для проведення речовин у радіальному напрямі із центру стебла до периферії проходять радіальні тяжі паренхімних клітин – первинні і вторинні *серцевинні промені*.

Під епідермою уже наприкінці першого вегетаційного періоду відкладається корковий камбій *фелоген*, який утворює щорічно один шар *перидерми*. З віком шари перидерми накладаються і утворюють третинну покривну тканину – *кірку*. Кірка у різних видів дерев може бути гладкою, тріщинуватою, різної товщини. Кірка і луб разом складають кору дерева.

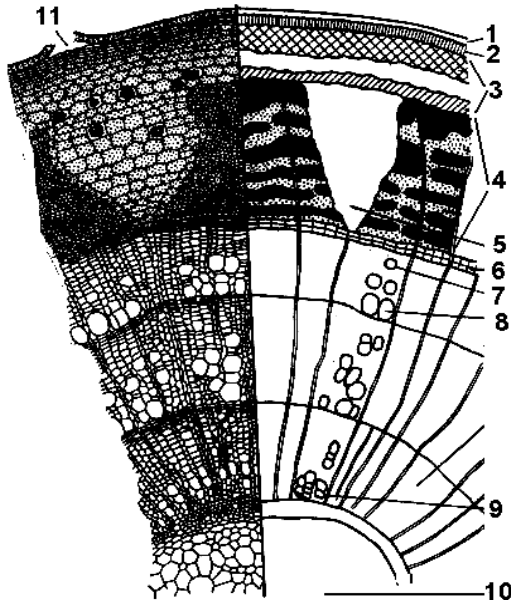


Рис. 15. Анатомічна будова стебла липи: 1 – зовнішній шар кірки; 2 – корок; 3 – первинна кора (коленхіма, паренхіма, ендодерма); 4 – вторинна кора (луб); 5 – серцевинний промінь; 6 – камбій; 7 – ксилема осіння; 8 – ксилема весняно-літня; 9 – первинна ксилема; 10 – серцевина; 11 – сочевичка.

---

## ТЕМА №7. ВІДТВОРЕННЯ І РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН

---

Поняття про відтворення і розмноження рослин.  
Способи розмноження рослин  
Вегетативне розмноження рослин  
Власне нестатеве розмноження рослин  
Способи статевого розмноження рослин  
Поняття про життєвий цикл і чергування поколінь у рослин

### Поняття про відтворення і розмноження рослин. Способи розмноження рослин

**Відтворення** – утворення потомства, що чисельно не переважає кількість батьківських особин (наприклад, у одноклітинної водорості дуналієли солоновидної після злиття двох батьківських особин утворюється лише одна дочірня особина).

**Розмноження** – утворення потомства, що чисельно переважає кількість батьківських особин.

У рослинних організмів розрізняють нестатеве і статеве розмноження.

**Нестатеве розмноження** здійснюється двома способами:

- **вегетативне** розмноження: за допомогою вегетативних органів та їх видозмін (кореня, пагону, листка, кореневищ, бульб, цибулин, надземних стolonів тощо), а також їх частин. У природних умовах так розмножується переважна більшість багаторічних трав'янистих рослин (суниці лісові, тюльпани, жоржини, пирій). Штучне вегетативне розмноження широко використовує людина за допомогою живцювання, щеплення та ін.;

- **власне нестатеве** розмноження здійснюється за допомогою спеціалізованих клітин (*спор*), що утворюються у спеціалізованих органах рослин – *спорангіях* шляхом мітозу або мейозу. Спори є діаспорами материнського організму. Це мікроскопічні клітини різних форм, вкриті міцною оболонкою.

У водоростей спори, як правило, рухливі, мають джгутики і називаються *зооспорами*.

У *нижчих рослин* (водоростей), а також грибів спорангії одноклітинні. Спори утворюються шляхом *мітозу*. Із таких спор розвивається дочірня особина, що є копією материнської особини.

У *вищих рослин* спорангії багатоклітинні, з оболонкою. Спори утворюються шляхом *мейозу*, завжди гаплоїдні. Із таких спор виростає *гаплоїдне покоління* рослини.

**Статеве розмноження** – це розмноження в результаті злиття двох гаплоїдних статевих клітин – *гамет* з утворенням



диплоїдної *зиготи*. За статевого розмноження, на відміну від нестатевого, із зиготи виростає дочірня особина, яка має ознаки двох особин: материнської і батьківської, що сприяє більш ефективній адаптації до умов мінливого навколишнього середовища і є прогресивним явищем з еволюційної точки зору. У рослин розрізняють кілька типів статевого розмноження:

- кон'югація – злиття вмісту двох вегетативних клітин, наприклад, у деяких водоростей (спірогіра);
- гологамія – злиття двох одноклітинних організмів (дуналієла солонovidна);
- ізогамія – злиття двох однакових, недиференційованих на статі, рухливих гамет, зустрічається переважно серед водоростей, грибів;
- гетерогамія – злиття двох рухливих гамет, із яких одна маленька (чоловіча), а інша – велика (жіноча);
- оогамія – злиття двох диференційованих на статі гамет, із яких одна маленька і рухлива (*сперматозоїд*), а інша – велика і нерухома із запасом поживних речовин (*яйцеклітина*). Це найпрогресивніший спосіб статевого розмноження, характерний переважно для вищих рослин.

Гамети утворюються у спеціалізованих статевих органах – *гаметангіях*. У водоростей, грибів гаметангії одноклітинні. У вищих рослин гаметангії багатоклітинні.

Гаметангій, в якому розвиваються чоловічі гамети – рухливі сперматозоїди, – називається *антеридій*.

Гаметангій, в якому розвивається жіноча гамета яйцеклітина, називається *оогоній*, або *архегоній*. В архегоніях розвивається всього по одній, але великій, із запасом поживних речовин, яйцеклітині. Архегоній має колбовидну форму і сприяє внутрішньому заплідненню яйцеклітини із подальшим її захистом. У насінних рослин (Голонасінних і Покритонасінних) статеві органи вторинно редуковані.

Таким чином, для рослин характерне різноманіття способів розмноження, кожен з яких виконує певну функцію.

Так, **нестатеве розмноження** веде до *спадкового закріплення уже існуючих ознак у дочірніх поколіннях. Як правило, рослини розмножуються вегетативно і спорами мітозу в разі, коли навколишні умови стабільні, а отже, слід поширювати місця зростання і немає потреби у перемінах.*

**Статеве розмноження** *направлене на появу у дочірніх поколіннях нових мінливих ознак, що сприятимуть кращому пристосуванню до навколишнього середовища.*

Вдале поєднання цих двох функцій розмноження забезпечується у рослин специфічним способом – **чергуванням поколінь і ядерних фаз протягом одного життєвого циклу.**

## Поняття про життєвий цикл і чергування поколінь у рослин

**Життєвий цикл** – це цикл відтворення рослинного організму від материнської до дочірньої особини. У життєвому циклі рослин відбувається послідовне чергування нестатевого і статевого поколінь.

**Спорофіт** – нестатеве покоління рослини, має диплоїдний набір хромосом ( $2n$ ), являє собою диплофазу рослини. На ньому розвиваються спорангії, де шляхом мейозу (редукційного поділу) утворюються гаплоїдні спори. Із гаплоїдних спор виростає гаплоїдне покоління – гаметофіт.

**Гаметофіт** – статеве покоління рослини, має гаплоїдний набір хромосом ( $n$ ), являє собою гаплофазу рослини. На ньому розвиваються статеві органи – гаметангії (антеридії і оогонії), в яких утворюються гамети і відбувається статевий процес (запліднення). Із утвореної диплоїдної зиготи розвивається оновлене дочірнє диплоїдне покоління – спорофіт.

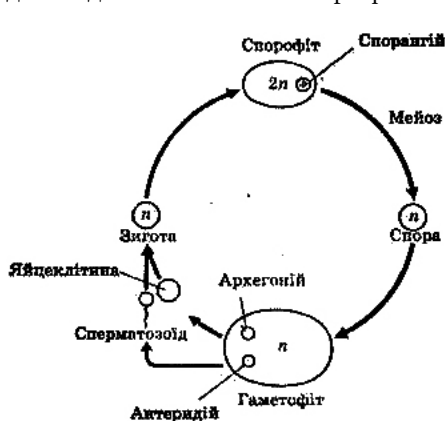


Рис.16. Схема чергування поколінь у рослин

представлений у вигляді коробочки з ніжкою-гаусторією, він розвивається і паразитує на гаметофіті. Мохоподібні, як відомо, найпримітивніші із вищих рослин. Являють собою гаметофітну лінію еволюції, яка не набула подальшого розвитку і є її сліпою гілкою. У всіх інших вищих рослин в життєвому циклі домінує диплоїдна стадія розвитку – спорофіт. Спорофітна лінія еволюції зазнала успішного розвитку від спорових рослин до насінних.

На рисунку видно, що гаметофіт в процесі еволюції редукується від трав'янистої форми (у Мохоподібних) та зеленої пластинки (у Папоротепоподібних) до мікроскопічних розмірів (у насінних рослин). Спорофіт, навпаки, еволюціонує у бік

У водоростей часто спорофіт і гаметофіт морфологічно однакові, різняться лише на цитогенетичному рівні (набором хромосом). Така зміна поколінь називається **ізоморфною**.

У вищих рослин спорофіт і гаметофіт морфологічно різні (**гетероморфна** зміна поколінь). Одна із фаз є домінуючою у життєвому циклі, а інша короточасна. Лише у Мохоподібних в життєвому циклі домінує гаплоїдна стадія розвитку – гаметофіт. Спорофіт у мохів

ускладнення будови від спороносно́ї коробочки (у Мохоподібних) до трав'янистих і дерев'янистих форм у насінних рослин.

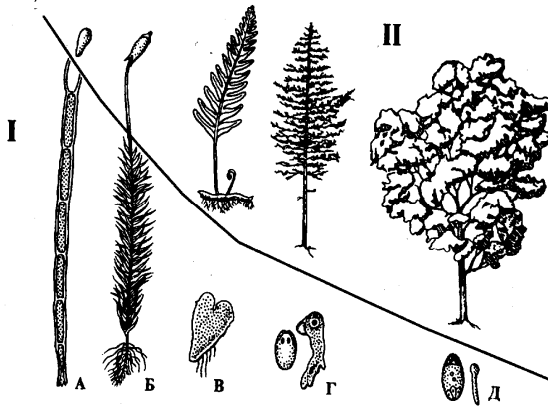


Рис. 17. Співвідношення гаметофітної і спорофітної стадій у життєвому циклі рослин: I – гаметофіт, II – спорофіт: А – водорості; Б – Мохоподібні, В – Папоротеподібні, Г – Голонасінні, Д – Покритонасінні.

---

## ТЕМА №8. КВІТКА – ГЕНЕРАТИВНИЙ ОРГАН ПОКРИТОНАСІННИХ

---

Загальна характеристика насінного розмноження.  
Біологічне значення насіння  
Квітка – високоспеціалізований орган розмноження квіткових рослин  
Теорії походження квітки  
Формула і діаграма квітки  
Поняття про суцвіття, його біологічне значення  
Типи суцвіть

### **Загальна характеристика насінного розмноження. Біологічне значення насіння**

Кліматичні зміни на Землі наприкінці палеозойської ери у бік похолодання і сухості сприяли появі якісно нової групи рослин, які не потребували крапельно-рідкої вологи для запліднення. У цих рослин формується нова одиниця (діаспора) розмноження – *насінина*.

У циклі розвитку насінних рослин, як і у Папоротеподібних, домінує *спорофіт*. На спорофіті розвиваються два типи видозмінених спорангіїв: чоловічі (мікроспорангії) і жіночі (макроспорангії). У спорангіях після редуційного поділу спорогенної тканини утворюються гаплоїдні мікроспори і макроспори. Отже, насінні рослини є *різноспоровими*.

У подальшому мікро- і макроспори проростають не покидаючи меж спорангіїв у чоловічий і жіночий гаметофіти.

Розвиток гаметофітів на спорофіті в процесі еволюції сприяв їх захисту від несприятливих кліматичних умов, але супроводжувався їх зменшенням, *редукцією* до мікроскопічних розмірів.

У насінних рослин виникає особливий видозмінений макроспорангій – *насінний зачаток*, із якого утворюється *насінина*. Насінний зачаток складається з *нуцелуса* (гомологічний макроспорангій), *інтегумента*, або покриву (одного або двох), *мікропіле* – пилковходу для доступу до жіночих гамет.

Насінне розмноження порівняно зі споровим має низку переваг, а саме: насінина, на відміну від спори,

- є багатоклітинним утворенням;
- має захисну шкірочку;
- має уже сформований зародок майбутньої рослини;
- має запас поживних речовин для проростання зародку.

Із близько 500 тис. видів сучасних рослин переважну частину складають саме насінні рослини. З них 800 видів складають Голонасінні рослини і близько 300 тис. видів – Покритонасінні, або Квіткові, рослини, у яких в процесі еволюції сформувався якісно новий високоспеціалізований орган розмноження – квітка.

Поява квітки та її похідних – плоду і насіння, забезпечили квітковим рослинам еволюційний успіх і сучасне панування на Землі.

### **Квітка – високоспеціалізований орган розмноження квіткових рослин**

***Квітка*** – видозмінений укорочений, нерозгалужений пагін з обмеженим ростом, метаморфізованими листками, пристосований до утворення спор, гамет, запилення і статевого процесу, в результаті якого утворюється плід і насіння.

Це складна система елементів, що забезпечує насінневе розмноження Покритонасінних (квіткових) рослин. Першим дав визначення квітки, вказав на її природне походження як метаморфізованого пагону відомий німецький поет і натураліст Й.В.Гете.

Квітка розвивається на кінці головного або бічного пагону. Безлиста частина стебла під квіткою називається *квітконіжкою*. У сидячих квіток квітконіжка вкорочена або відсутня. Квітконіжка переходить у вкорочену вісь квітки, її стеблову частину –

*квітколоже*. Форма квітколожа може бути різною, на ньому розташовані усі інші частини квітки: чашолистки, що утворюють *чашечку*, пелюстки, які формують *віночок*, а також головні репродуктивні елементи квітки *андроцей* і *гінецей*. У повній квітці є усі названі елементи. Чашечка і віночок разом утворюють *оцвітину*, що виконує захисну і приваблювальну функції. Усі елементи квітки можуть розташовуватись спіралью, циклічно або геміциклічно. За ступенем зростання чашолистків чашечка може бути роздільна (якщо чашолистки не зростаються між собою: вишня, редька) і зрослолиста (картопля, квасоля). За ступенем зростання пелюсток віночок відповідно розрізняють вільнопелюстковий (шипшина, тюльпан) і зрослопелюстковий (дзвоники, м'ята).

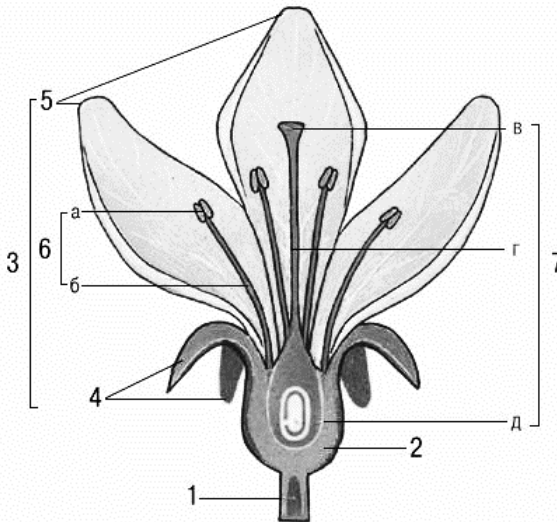


Рис. 18. Будова типової квітки: 1 – квітконіжка; 2 – квітколоже; 3 – оцвітину; 4 – чашечка; 5 – віночок; 6 – тичинка; а – пиляк, б – тичинкова нитка; 7 – маточка; в – приймочка, г – стовпчик, д – зав'язь.

Забарвлення пелюсток обумовлене наявністю у клітинах пелюсток різноманітних пігментів. Так, білий колір вказує на відсутність пігментів. Жовте забарвлення забезпечує пігмент антохлор, червоне і синє – антоціан. У деяких рослин (медунка) квітки змінюють забарвлення протягом часу: на початку до запилення мають рожево-червоний колір завдяки кислій реакції клітинного соку, а після запилення і запліднення реакція клітинного соку змінюється на лужну, і квітка стає синьою.

Якщо у квітці чітко диференціюються чашечка і віночок, таку оцвітину називають *подвійною*. Однак, у деяких рослин листки оцвітини забарвлені у один колір. Так, наприклад, у тюльпанів, лілій

мають місце лише забарвлені листочки оцвітини. Таку оцвітину називають *простою віночкоподібною*. У буряка, лободи листочки оцвітини зелені, малопомітні. Таку оцвітину називають *простою чашечковидною*.

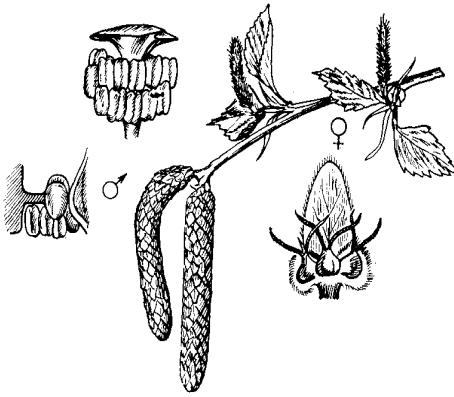


Рис.19. Одностатеві маточкові і тичинкові квітки берези

У більшості рослин квітки мають тичинки і маточки, тому називаються *двостатевими*. Бувають квітки і *одностатеві* – тичинкові (чоловічі) або маточкові (жіночі). Якщо чоловічі й жіночі квітки знаходяться на одній особині, таку рослину називають *однодомною* (огірок, кукурудза, дуб, береза), якщо ж на різних особинах – *дводомною* (коноплі, верба, тополя). Одностатеві квітки і дводомні рослини – це одне з пристосувань до перехресного запилення.

**За типом симетрії** серед квіток розрізняють:

- актиноморфні, або правильні: якщо через квітку можна провести одну площину симетрії (дзвоники, тюльпан, лілія, конвалія, шипшина, жовтець);
- зигоморфні, або неправильні: якщо через квітку можна провести лише одну площину симетрії (орхідея, шавлія, сокирки, льонок, фіалка);
- асиметричні: якщо через квітку не можна провести жодної площини симетрії (канна)

У двостатевій квітці проходять мікро- і макроспорогенез, мікро- і макрогаметогенез, запилення, запліднення, розвиток зародка, утворення плоду з насінням. Поява квітки в процесі еволюції – ароморфоз, який забезпечив широке розселення Покритонасінних на Землі.

### Теорії походження квітки

Загалом, появу квіткових рослин в процесі еволюції, А. Л. Тахтаджян називав «жахливою таємницею». Насьогодні існує декілька теорій походження квіткових рослин.

**Теломна теорія** (В.Цимерманн, 30-ті роки ХХ ст.) пояснює походження усіх органів вищих рослин з теломів – простих осьових циліндричних органів перших наземних рослин – ринієфітів. Теломи зросталися між собою, сплющувались, що сприяло

виникненню стебел, коренів, листків. На верхніх дихотомічно розгалужених кінцях теломів розташовувались спорангії, які з часом дали початок тичинкам і маточкам.

**Псевдантова теорія** (А. Генріх, Г. Енглер, Р. Веттштейн, початок ХХ ст.) вказує на походження квіткових від гнетоподібних із відділу Голонасінних рослин. Згідно цієї теорії чоловічі і жіночі елементи квітки виникли незалежно у чоловічих і жіночих стробілах гнетових (ефедра, гнетум). Первинними є одностатеві вітрозапильні квітки з чітко визначеною кількістю елементів, які з часом ускладнювались.

**Стробилярна, або евантова, теорія** (Й. В. Гете, О. П. Декандоль, Н. Арбер, Дж. Паркін, кінець ХVІІІ ст.) передбачає, що першими квітковими рослинами були магнолієві, які виникли від вимерлої групи бенетитовидних із відділу Голонасінні. Бенетити мали двостатеві проантостроби, де розвивались мікроспорофіли з мікроспорангіями, що дали початок тичинкам, і макроспорофіли з макроспорангіями, що дали початок плодолисткам квіткових рослин. Згідно цієї теорії, первинними були комахозапильні двостатеві квітки з неозначено великою кількістю елементів. Подальша еволюція відбувалась у бік редукції елементів.

**Чоловіча теорія** (Фролич, Паркер, квітень 2000 року): за даними проведенного авторами генетичного аналізу гена *Floricaula/Leafy (LFY)*, котрий відповідає за розвиток квітки в рослині, встановлено, що у квіткових рослин зникає одна із двох копій цього гена. Ймовірно, еволюційний контроль над організацією квітки здійснюється в активній системі чоловічої репродуктивної структури. Отже, квіткові походять від вимерлого мезозойського голонасінного предка проангіосперма.

### Формула і діаграма квітки

Під час біоморфологічного опису і визначення рослин користуються скороченим описом квітки рослини. Для цього використовують формулу і діаграму квітки. **Формула квітки** – умовне позначення будови квітки за допомогою знаків, літер, цифр. У формулі прийнято використовувати перші літери латинських назв частин квітки.

- \* – квітка актиноморфна
- ↑ – квітка зигоморфна
- ♀ – квітка жіноча
- ♂ – квітка чоловіча
- ∞ – багато, неозначена кількість
- ˉ зав'язь нижня
- ˘ зав'язь верхня
- Ca – calyx, чашечка
- Co – corolla, віночок
- A – androceum, андроцей

G – gineceum, гінецей

P – perigonium,

\*♀♂Ca5 Co5 A∞ G∞ – формула квітки адонісу весняного

**Діаграма квітки** – схематична проекція квітки на площину, перпендикулярну осі квітки, що проходить через криючий листок і вісь суцвіття або пагін, на якому розташована квітка.

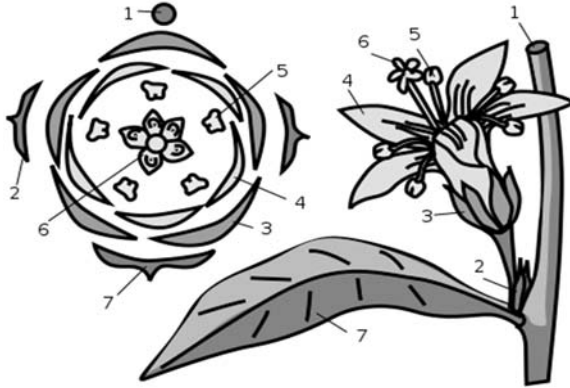


Рис. 20. Діаграма квітки: 1 – вісь суцвіття, 2 – приквітки, 3 – чашолистки, 4 – пелюстка, 5 – тичинка, 6 – маточка, 7 – криючий листок.

### Поняття про суцвіття, його біологічне значення

**Суцвіття** (*inflorescentia*) – це система видозмінених пагонів, що несуть квітки. Квітки рідко бувають розміщені на пагонах поодинокі (наприклад, магнолія, тюльпан), найчастіше вони зібрані у групи, що утворюють суцвіття. Біологічна роль суцвіття полягає у підвищенні шансів на запилення. Зібрані разом дрібні квітки (калина, редька, горобина) добре помітні для комах-запилювачів. У вітрозапильних рослин дрібні квітки, зібрані у суцвіття, краще вловлюють пилок з повітря (верба, тополя, кукурудза). У суцвітті утворюється більша кількість плодів, ніж в окремих квітках. Це сприяє зростанню чисельності виду та його поширенню. Будь-яке суцвіття має головну вісь (*вісь суцвіття*) та бічні осі, які можуть або розгалужуватись, або бути нерозгалуженими, їхні кінцеві відгалуження (квітконіжки) несуть квітки. Усі суцвіття поділяються на вузли і міжвузля. На вузлах розміщуються *приквітки*, а на вузлах квітконіжки – *приквітнички*.

### Типи суцвітть

**За наявністю чи відсутністю приквіток, їх характером**

**Фрондозні** – з розвиненими зеленими приквітками (меліса лікарська, собача кропива п'ятилопатева);



*Фрондулозні* – з маленькими зеленими приквітками (льонок звичайний, фіалка);

*Брактеозні* – з лусковидними приквітками (конвалія, бузок, вишня, полин);

*Антодій* – із забарвленими великими або маленькими, сухими чи соковитими приквітками (шавлія мускатна, цмин пісковий, артишок колючий);

*Голі* – з редукованими приквітками або без них (капуста, дзвоники).

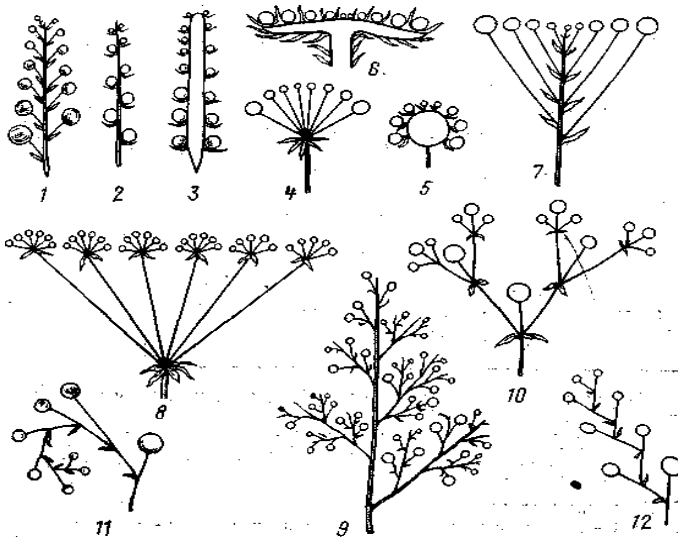


Рис. 21. Схеми суцвіть: 1 – китиця; 2 – колос; 3 – початок; 4 – зонтик; 5 – головка; 6 – кошик; 7 – щиток; 8 складний зонтик; 9 – волоть; 10 – дихазій; 11 – монохазій-завійка; 12 – монохазій-звивина.

### **За типом наростання і напрямком розпускання квіток**

*Моноподіальні*, або *рацемозні*, *ботріюідні*, *ботричні* (від лат. *racētus* і грец. *ботріон* – китиця, гроно) – суцвіття, які характеризуються моноподіальним типом наростання осей і акропетальним (від низу до верху) розкриттям квіток (наприклад, іван-чай, грицики, капуста, редька та ін.);

*Симподіальні*, або *цимоїди* (від лат. *сута* – напівзонтик) – суцвіття, які характеризуються симподіальним типом наростання осей і базипетальним (тобто спрямованим від верхівки осі до її основи) розкриттям квіток.

За кількістю осей поділяють суцвіття на *прості* (одна нерозгалужена вісь) і *складні* (вісь розгалужується).

**Моноподіальні прості:** колос, китиця, головка, зонтик, щиток, початок, кошик

**Моноподіальні складні:** волоть, складний колос, складний зонтик, складний щиток

**Симподіальні прості:** монохазій – завійка, звивина

**Симподіальні складні:** дихазій, плеюхазій

---

## ТЕМА №9. ПОДВІЙНЕ ЗАПЛІДНЕННЯ У ПОКРИТОНАСІННИХ

---

Андроцей квітки, мікроспорогенез і розвиток чоловічого гаметофіта

Гінецей квітки, макроспорогенез і розвиток жіночого гаметофіта

Подвійне запліднення у квіткових

Апоміксис та його біологічна роль

Поняття про цвітіння і запилення. Способи запилення

### **Андроцей квітки, мікроспорогенез і розвиток чоловічого гаметофіта**

*Андроцей (androecium)* – сукупність усіх тичинок квітки, що несе ознаки чоловічої статі. Кількість тичинок варіює у різних видів рослин від однієї до безкінечності. Кожна тичинка складається із *тичинкової нитки, в'язальця* и *пиляка*. За походженням пиляк є видозміненим мікроспорангієм. Пиляк найчастіше чотиригніздий, заповнений археспоріальною тканиною. Клітини археспорію диплоїдні і з часом діляться редуційно з утворенням тетрад гаплоїдних клітин – мікроспор. Цей процес утворення мікроспор в результаті редуційного поділу називається *мікроспорогенезом*.

Мікроспори зовні мають вигляд пилкових зерен, а всередині проростають у чоловічий гаметофіт шляхом кількох внутрішніх поділів. Спочатку мікроспора ділиться на дві клітини: *вегетативну* і *генеративну*. Потім генеративна ділиться на два спермії. В результаті формується мікроскопічне утворення – чоловічий гаметофіт, редукований до трьох клітин (вегетативна клітина і два спермії). Цей процес розвитку чоловічого гаметофіту із мікроспори називається *мікрогаметогенезом*. Зовні чоловічий гаметофіт являє собою *пилкове зерно, або пилочок*. Пилочок вкритий двома оболонками – *екзиною* і *інтиною*, його поверхня має пори. Форма, забарвлення, розміри пилкових зерен є специфічними для кожного виду рослин. Сформований чоловічий гаметофіт (пилочок) готовий до запилення і запліднення.

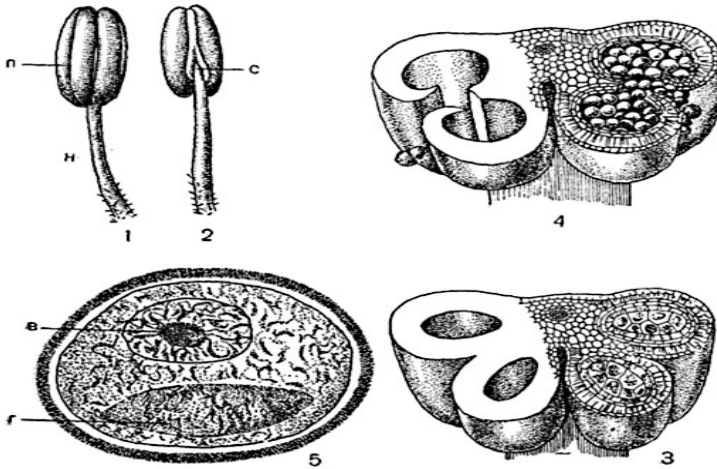


Рис.22. Будова тичинки, пиляка і пилкового зерна. 1 и 2 – тичинки (с двох боків): *n* – тичинкова нитка, *n* – пиляк, *c* – в'язальце; 3 – схематичний зріз незрілого пиляка з археоспорієм у гніздах; 4 – схематичний зріз зрілого пиляка з пилком (мікроспорами); 5 – оптичний зріз пилкового зерна на стадії першого поділу: *в* – вегетативне ядро, *г* – генеративна клітина

### Гінецей квітки, макроспорогенез і розвиток жіночого гаметофіта

**Гінецей** (*gynaecium*) – сукупність усіх плодолистків квітки, або маточка, що несе ознаки жіночої статі. Розміщується як правило, у центральній частині квітки. Кожна маточка утворена одним чи багатьма зрослими плодолистками. У квітці може бути одна, кілька або багато маточок, тому розрізняють основні типи гінецею: *простий апокарпний* – маточка складається з одного плодолистка; *складний апокарпний* – маточка складається з кількох незрослих плодолистків; *ценокарпний (синкарпний)* – маточка представлена кількома плодолистками з різним ступенем зростання, що зумовлює утворення багатогніздої зав'язі. Крім того, розрізняють *лізікарпний* гінецей – плодолистки повністю зрослися, але у центрі залишилася центральна колонка; *паракарпний* гінецей – відбулося повне зростання плодолистків з утворенням одностійової зав'язі.

Плодолисток складається з трьох частин: приймочки, стовпчика і зав'язі.

**Приймочка** – більш або менш розширена верхня частина маточки. Вона може бути головчаста, видовжена, пірчаста. Функція приймочки – сприйняття пилку під час запилення квітки.

*Стовпчик* – звужена, іноді значно видовжена (наприклад, у кукурудзи) частина маточки. Є рослини (гарбузові), в яких стовпчик майже не розвинений, і тоді приймочка сидяча.

*Зав'язь* – нижня, розширена частина маточки, що містить насінний зачаток. Кількість насінних зачатків у зав'язі, способи їх розташування і прикріплення до стінок зав'язі варіюють залежно від виду рослин. Розрізняють типи зав'язей:

- верхня – зав'язь розташовується над квітколоже і не зростається з ним;
- нижня – зав'язь занурена у квітколоже і зростається з ним;

На нижньому боці зав'язі формуються *плаценти*, від яких розвиваються насінні зачатки. Розрізняють кілька типів *плацентації* насінних зачатків:

- *осьова (колончаста)* – насінні зачатки прикріплені до центральної колонки у одногніздій зав'язі, гінецей лізікапрний (гречкові, гвоздичні)

- *центральнo-кутова* – насінні зачатки на загорнутих внутрішніх кутах плодолистиків. Гінецей синкарпний (лілійні, пасльонові, дзвоникові);

- *парієнтальна (пристінна)* – насінні зачатки прикріплені до стінок зав'язі у паракарпному гінецеї (бобові, злакові, айстрові);

- *базальна* – насінні зачатки розташовані в основі зав'язі;

- *ламінальна* – насінні зачатки містяться на бічних стінках перегородок зав'язі;

- *маргінальна* – насінні зачатки прикріплюються у місці зростання країв черевного шва плодолистика (примітивний тип, характерний для апокарпного гінецея).

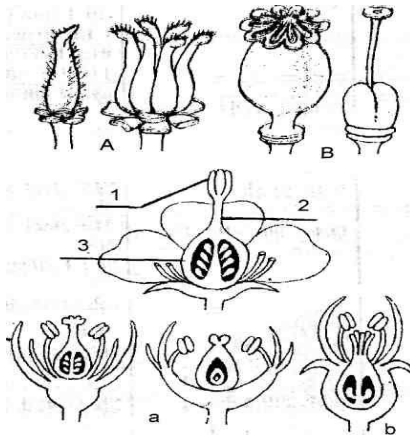


Рис. 23. Схема будови маточки квітки. А – простий і складний апокарпний гінецей; В – види ценокарпного гінецею;

1 – приймочка; 2 – стовпчик; 3 – зав'язь; а – верхня зав'язь;  
б – нижня зав'язь

*Насінний зачаток* за походженням є видозміненим макроспорангієм і складається із *нуцелусу*, *інтегументу* і *пилковходу*. Всередині нуцелусу виокремлюється одна материнська клітина, яка ділиться редукційно з утворенням чотирьох гаплоїдних клітин – макроспор. Три з них відмирають, а одна макроспора залишається, збільшуючись в об'ємі. Цей процес формування макроспор називається *макроспорогенезом*.

У подальшому макроспора ділиться тричі мітозом, тобто проростає, з утворенням восьми клітин, які мігрують всередині насінного зачатка:

- три клітини направляються до нижнього полюса халази і диференціюються у *антиподи*;
- три клітини направляються до пилковходу і диференціюються на дві *синергіди* і одну *яйцеклітину*;
- дві клітини залишаються в центрі насінного зачатка, зливаються і утворюють *центральне диплоїдне ядро*.

Таким чином, формується *восьмиядерний зародковий мішок* – жіночий гаметофіт. Цей складний процес формування жіночого гаметофіту називається *макрогаметогенезом*.

У такому стані сформований жіночий гаметофіт – восьмиядерний зародковий мішок, готовий до запліднення.

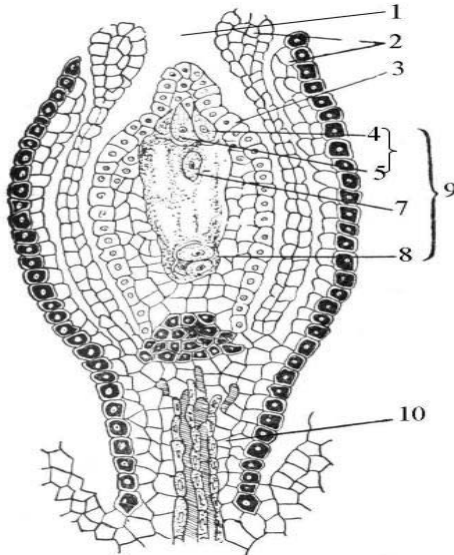


Рис.24. Будова насінного зачатку: 1 – пилковхід (мікропіле); 2 – інтегумент; 3 – нуцелус; 4 – синергіда; 5 – яйцеклітина; 7 – диплоїдне ядро; 8 – антиподи; 9 – восьмиядерний зародковий мішок (жіночий гаметофіт)

## Подвійне запліднення у квіткових

Пилок (чоловічий гаметофіт) за допомогою вітру, комах, птахів тощо потрапляє на приймочку маточки. Його вегетативна клітина проростає у пилову трубку і, виділяючи розчинні ферменти, рухається через стовпчик маточки до насінного зачатку. Обидва спермії направляються по пиловій трубці до насінного зачатку і через мікропіле проникають всередину восьмиядерного зародкового мішка. Далі відбувається *подвійне запліднення*: один спермії зливається з яйцеклітиною, утворюючи диплоїдну *зиготу*, а другий – з центральним диплоїдним ядром з утворенням *триплоїдного ядра*. Із зиготи розвивається *зародок* майбутньої рослини, із триплоїдного ядра – *триплоїдний ендосперм*, поживна речовина насінини. Із інтегументу утворюється *шкірочка* насінини, а стінок зав'язі – *плід*. Плід захищає насіння і сприяє його поширенню.

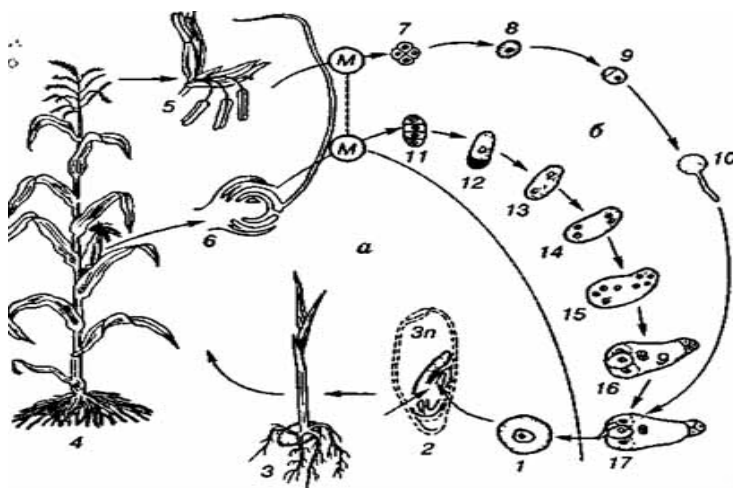


Рис. 25. Розвиток жіночого (а) і чоловічого (б) гаметофітів та подвійне запліднення у квіткових рослин на прикладі кукурудзи: 1 – насінини; 2 – проростання зародку насінини; 3 – молодий проросток; 4 – доросла рослина (спорофіт); 5 – чоловіча квітка; – жіноча квітка; 7 – редукційний поділ і утворення гаплоїдних мікроспор; 8 – мікроспора (пилок); 9 – проростання мікроспори у чоловічий гаметофіт у складі вегетативної клітини і двох сперміїв; 10 – проростання вегетативної клітини у пилову трубку; 11 – редукційний поділ материнської клітини всередині насінного зачатка; 12 – макроспора; 13-15 – проростання макроспори у жіночий гаметофіт шляхом трикратного поділу; 16 – сформований жіночий гаметофіт (восьмиядерний зародковий мішок); 17 – подвійне запліднення.

## Апоміксис та його біологічна роль

Періодично у рослин спостерігаються явища відхилення від нормального статевого процесу, обумовлені впливом середовища. Їх об'єднують поняттям **апоміксису**.

**Апоміксис** – розмноження рослин без статевого процесу за наявності статевих органів, однак, у разі їх недорозвинення. У вищих рослин розрізняють кілька типів апоміксису:

- *партеногенез* – утворення зародка з незаплідненої яйцеклітини;

- *апогамія* – розвиток зародка з будь-якої клітини статевого покоління (наприклад, у папоротей із клітин заростка, у покритонасінних рослин- із синергід або антипод зародкового мішка).

- *апоспорія* – паргеногенетичний або апогамний розвиток зародка, поєднаний з утворенням статевого покоління у вищих спорових рослин або зародкового мішка у покритонасінних рослин не із спори, а з соматичних клітин (диплоїдних клітин нуцелусу, халази).

Плоди, які розвинулись в результаті апоміксису, називають апоміктичними. Такі плоди часто не мають насіння. Для гастрономічних потреб такі плоди високо цінуються (наприклад, виноград без кісточковий). Апоміксис можна вважати способом вегетативного розмноження. У природних умовах апоміксис сприяє швидкому розселенню рослин (жовтцеві, злакові, лілійні).

---

## ТЕМА №10. НАСІННЯ І ПЛОДИ

---

Утворення насіння, його будова і значення

Типи насіння

Умови проростання насіння

Поняття про плоди, будова і класифікація плодів

Способи поширення плодів і насіння

### Утворення насіння, його будова і значення

**Насіння** (*semen*) являє собою насінний зачаток, видозмінений в результаті подвійного запліднення (або апоміксису).

Після подвійного запліднення відбувається інтенсивний поділ триплоїдного ядра, і тканина триплоїдного ендосперму швидко заповнює зародковий мішок. У одних рослин (бобові, гарбузові) ендосперм повністю витрачається на формування зародка, у інших (злакові) зберігається у зрілому насінні.

Після нагромадження поживних речовин починає свій розвиток зигота: спочатку ділиться впоперек до поздовжньої осі зародкового мішка, даючи дві клітини. Верхня клітина, що лежить ближче до пилковходу, утворює *підвісок*, що відштовхує нижню клітину всередину ендосперму. Ця нижня клітина розростається у *передзародок* насінини. Передзародок ділиться багатократно, спочатку формуючи однорідні клітини. З часом клітини диференціюються у зародковий корінець, зародкове стебельце, зародкові листки (сім'ядолі) і зародкову брунечку, яка оточена сім'ядолями.

Із покривів (інтегументу) насінного зачатку формується шкірочка насінини, часто з різноманітними придатками для поширення насіння (волоски, гачки тощо).

Таким чином, ***із триплоїдного ядра формується триплоїдний ендосперм, із зиготи – зародок насінини, із інтегументу – шкірочка насінини. Із стінок зав'язі в результаті їх розростання формується плід.***

### Типи насіння

У квіткових рослин насіння дуже різноманітне і відрізняється за формою, розмірами, забарвленням. Маса насінини варіює від 0,1 мг (у орхідних) до 10-15 кг (у пальмових). Середня маса насінини у переважної більшості видів коливається від кількох мг до кількох десятків мг. Форма насіння: овальна, округла, нирковидна, тригранна тощо. Забарвлення: чорне, буре, жовте, червоне, фіолетове, строкате з візерунками і т.д. У деяких видів формуються *при- насінники*, заповнені поживними речовинами (чистотіл великий, фіалки), що приваблюють мурашок, які розповсюджують насіння.

Зовні насінина вкрита міцною захисною *шкірочкою*. Місце на насініні, де вона прикріплюється до насінної ніжки, називається *рубчик*. Біля нього формується отвір – *сім'явхід*, що відповідає пилковходові насінного зачатку. Всередині насінина складається із *зародку* і *запасних речовин*. У квіткових рослин насіння за походженням поділяється на дводольне і однодольне.

За станом розвитку сім'ядолі і зародку ***серед насіння дводольних розрізняють три типи:***

- *насіння без ендосперму* формується, якщо клітини ендосперму розчиняються і продукти його розпаду відкладаються у сім'ядолях. У такому випадку саме сім'ядолі виконують функцію запасної тканини. Часто сім'ядолі під час проростання насінини виносяться на поверхню у вигляді несправжніх листків і виконують фотосинтезуючу функцію до появи справжніх листочків. Такий тип насіння характерний для бобових, гарбузових, айстрових, капустяних.

- *насіння з ендоспермом* формується, якщо ендосперм не руйнується, містить запасні речовини, а сім'ядолі виконують роль



гаусторій, проникають у ендосперм, виділяють ензими, розчиняють складні вуглеводи, жири, білки і передають їх до зачаткових органів. Такий тип насіння зустрічається у зонтичних, жимолостевих, у томатів.

- *насіння з ендоспермом і периспермом* (перисперм – залишки незруйнованого нуцелусу). Обидва зберігають запас поживних речовин для розвитку зародка. Сім'ядолі виконують роль гаусторій. Часто ендосперм повністю використовується під час розвитку зародка, а перисперм залишається для проростання насінини. Такий тип насіння характерний для буряка.

**Серед насіння однодольних розрізняють два типи:**

- *насіння з ендоспермом* характерне для злакових, лілійних, півникових. Зародок відокремлений від ендосперму щитком – сім'ядолею. Запасні речовини зосереджені в ендоспермі;
- *насіння без ендосперму* зустрічається у частухових, рдесникових. Ендосперм наявний у недозрілому насінні, з часом редукується і запасні речовини зосереджуються у сім'ядолі.

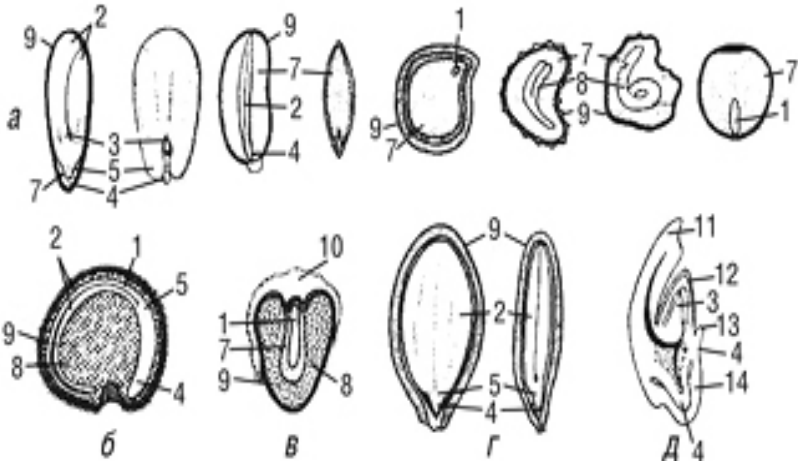


Рис. 26. Схеми поздовжніх розрізів насіння : А– насіння з ендоспермом (мигдаль, рицина, калина, лимонник, мак, цибуля, конвалія); Б – насіння з периспермом (кукіль); В – насіння з ендоспермом і периспермом (кардамон); Г – насіння без ендосперму і перисперму (гарбуз); Д – зародкова частина насіння пшениці; 1 – зародок, 2 – сім'ядолі, 3 – брунечка, 4 – зародковий корінець, 5 – гіпокотиль, 6 – епікотиль, 7 – ендосперм, 8 – перисперм, 9 – насінна шкірка, 10 – арилус, 11 – щиток, 12 – колеоптиль (зелений покрив брунечки), 13 – епібласт (редукована сім'ядоля), 14 – колеориза зі всмоктуючими волосками

## Хімічний склад насіння

У насінні кількість води складає 12-14%. Органічні сполуки (білки, жири, вуглеводи) – 84-85%. Їх співвідношення варіює залежно від виду рослин.

За типом переважаючих запасних органічних речовин розрізняють насіння *крохмаленосне, білкове, олійне*. Наприклад, крохмаленосне насіння пшениці включає до 66% крохмалю. У бобових насіння білкове, оскільки містить до 53% білків. У соняшника насіння олійне, вміст олії у складі органічних речовин становить 45%.

Мінеральні сполуки – 1, 5-5,3%. Їх вміст варіює залежно від типу ґрунту, добрив, клімату.

## Умови проростання насіння

Після дозрівання насіння вступає у *фазу спокою* і проростає лише після певного періоду за наявності необхідних умов. Розрізняють *глибокий спокій* і *вимушений спокій*. *Глибокий спокій* обумовлений фізіологічними особливостями насіння, коли навіть за сприятливих умов насіння не проростає.

*Вимушений спокій* спостерігається, коли насіння вишло із фази глибокого спокою, готове до проростання, але не проростає тому, що немає необхідних природних умов для проростання. Для проростання насіння необхідними є три головні чинники природного середовища: *оптимальна температура, волога, доступ кисню*.

Насіння певного виду рослин потребує певних *температур* для проростання. Так, пшениця проростає уже при 0-1°C, а кукурудза потребує прогрівання повітря до +12°C.

Обов'язковою умовою для проростання є *волога*, оскільки вода проникає у насіння і виводить зародок із стану спокою: активізуються ферменти, розчиняються складні органічні сполуки.

*Доступ кисню* сприяє активізації дихання, окисно-відновним процесам у насінні, вивільненню потенційної енергії, необхідної для проростання.

Здатність до проростання насіння варіює залежно від виду рослин. Так, у вербових цей період триває усього 5-6 днів. У овочевих культур насіння здатне до проростання впродовж 4-5 років, у хлібних злакових – 8-12 років. Найдовший період збереження здатності до проростання у насіння бур'янів – 30-40 років.

Щоб насіння не втратило схожість (живий зародок), його зберігають у сухому провітреному приміщенні за температурного режиму 4-5°C.

Проростання насіння починається з виходу зародкового корінчика і закріплення його у субстраті. За ним видовжується стебельце з сім'ядолями, потім брунечка, даючи початок головному стеблю.

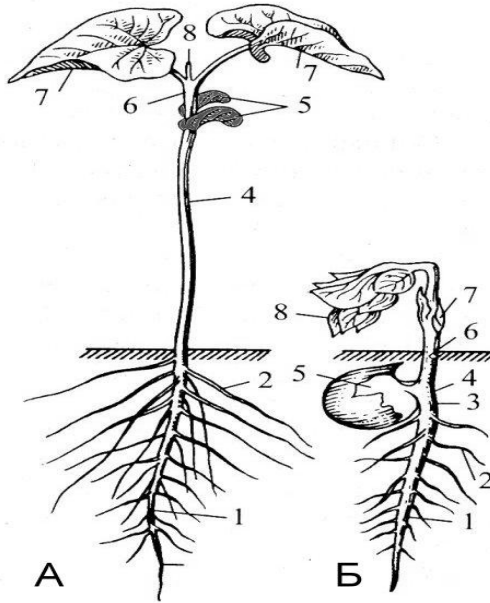


Рис. 27. Типи проростання насіння:  
 А – надземне у квасолі; Б – підземне у гороха; 1 – головний корінь;  
 2 – бічні корені; 3 – коренева шийка; 4 – гіпокотиль; 5 – сім'ядолі;  
 6 – епікотиль; 7 – листки; 8 – брунечка.

### Плоди, їх будова і класифікація

**Плід** (*fructis*) – це орган, призначений для захисту насіння і його поширення. Плід утворюється із квітки в результаті змін, які відбуваються після запліднення.

Як правило, плід розвивається із стінок зав'язі маточки квітки. Такі плоди називаються *справжніми* і розвиваються у рослин з верхньою зав'язю (кістянка вишні, ягода томатів). У рослин із нижньою, зануреною у квітколоже, зав'язю в утворенні плода беруть участь стінки зав'язі та зрослі з нею елементи квітколожа. Такі плоди називають *несправжніми* (яблуко, гарбузина).

У деяких рослин плоди можуть розвиватися без попереднього подвійного запліднення в умовах партеногенезу. Такі плоди не мають насіння. Їх називають *партенокарпічними* (у винограду, цитрусових).

Іноколи кілька квіток або квітки цілого суцвіття наближені і зростаються між собою, утворюючи *супліддя*. Так у буряка спостерігається зростання кількох квіток, а у шовковиці, ананасу – цілого суцвіття.

Під час формування плоду стінки зав'язі розростаються і утворюють **оплодень, або перикарпій**, який складається з трьох шарів:

Зовнішній шар *екзокарпій*, як правило, здерев'янілий, плівчастий або шкірястий.

Середній шар *мезокарпій* буває м'ясистий, соковитий або малопомітний.

Внутрішній шар *ендокарпій*, прилягає до насіння, буває здерев'янілий, м'ясистий.

### ***Морфогенетична класифікація плодів***

Існує ряд критеріїв, за якими класифікують плоди.

1. За консистенцією оплодня плоди розділяють на сухі і соковиті.

2. За кількістю насіння: однонасінні, багатонасінні.

3. За кількістю карпел (плодолистиків), що утворюють плід: мономерні, полімерні.

4. За типом гінецею: апокарпні, синкарпні, паракарпні, лізікарпні.

5. За типом зав'язі: верхні, нижні.

6. За ступенем розкривання сухі плоди розділяють на розкривні і нерозкривні.

Деякі плоди після дозрівання можуть розпадатися на кілька однонасінних частин, їх називають розпадними, або *схизокарпними*. Наприклад, двокрилатка у клена, чотиригорішок у губоцвітих, двосім'янка у зонтичних. Вони виникають із однієї дво- або багатогніздної зав'язі, яка при утворенні плоду розщеплюється вздовж по гніздах.

### ***Характеристика плодів***

#### **Сухі плоди**

**Листянка** – верхній апокарпний багатонасінний розкривний. Розкривається по черевному шву – лінії зростання країв плодолистика. Характерний для рослин родин магнолієві, жовтецеві. В еволюційному плані це є вихідним типом плоду, що дав початок іншим типам плодів. Розрізняють однолистянку (сокирки польові), багатолистянку (магнолія), соковиту листянку (лимонник китайський, воронець колосистий).

**Біб** – верхній апокарпний багатонасінний розкривний. Розкривається двома стулками вздовж черевного та спинного шва. Характерний для родини бобові. Розрізняють однонасінні горішкоподібні (еспарцет), членисті (в'язіль), соковиті (цератенія).

**Горішок** – верхній апокарпний однонасінний нерозкривний із шкірястим або здерев'янілим оплоднем. Походить від листянки внаслідок редукції насінних зачатків до одного. Зустрічаються

одногорішок (рогіз, родовик) та частіше багатогорішок, де горішки розташовуються на соковитому опуклому (суниці) квітколожі або всередині увігнутого бокаловидного квітколожа – гіпантія (шипшина). Характерний для розових, жовтецевих.

**Горіх** – верхній синкарпний однонасінний нерозкривний плід із здерев'янілим оплоднем. На відміну від горішка розвивається не з апокарпного, а із синкарпного гінцея внаслідок редукції гнізд і насінних зачатків до одного. Наприклад, у дуба плід формується з 3-х гніздної зав'язі з 6-ма насінними зачатками. Однак, залишається лише один насінний зачаток. Зав'язь стає однокамерною. Формується однонасінний плід з шкірястою оболонкою в основі якої плиска, що оточує спочатку весь плід, потім відстає у рості. Так утворюється жолудь.

Часто при основі горіх оточений листоподібними брактелями (ліщина), крилоподібними виростами (береза, в'яз).

**Стручок** – верхній паракарпний багатонасінний розкривний, утворюється двома плодолистиками, всередині містить несправжню перегородку, до якої прикріплюється насіння. Розкривається двома стулками від основи до верхівки.

**Стручечок** – вкорочений стручок, у якого довжина не перевищує ширину більше, ніж у 2-3 рази. Характерний для родини капустяних.

**Коробочка** – верхній синкарпний багатонасінний розкривний. Утворюється двома або багатьма плодолистиками. Розкривається по лінії зростання плодолистиків (звіробій), гнізд плодолистиків (тюльпан), зубчиками (гвоздичні), дірочками (мак).

**Сімянка** – нижній паракарпний однонасінний нерозкривний з шкірястим оплоднем, який не зростається із насінною оболонкою. Розвивається із нижнього димерного паракарпного гінцею шляхом розвитку лише одного насінного зачатку. Часто має пристосування для перенесення вітром, тваринами тощо. Характерний для айстрових.

**Зернівка** – верхній паракарпний однонасінний нерозкривний плід, у якого стінки плоду зростаються з насінною оболонкою.

Характерна для злакових рослин. Часто зернівка опадає разом з квітковими лусками, що її оточують. На квіткових лусках можуть бути остюки (ковила), волоски (куничник), що сприяють поширенню.

### Соковиті плоди

**Ягода** – плід має соковитий енто- і мезокарпій, шкірястий екзокарпій, різноманітний за типом гінцею і зав'язі. Зустрічаються однонасінні (фініки) і переважно багатонасінні ягоди (смородина, агрус, виноград). Синкарпна ягода верхня у пасльонових, синкарпна нижня ягода у граната. Паракарпна верхня ягода – у образків. Паракарпна нижня ягода – у чорниці, брусниці, агрусу.

**Ягодоподібні плоди** – несправжні плоди, у формуванні яких беруть участь квітколоже і стінки зав'язі. Сюди відносять такі плоди:

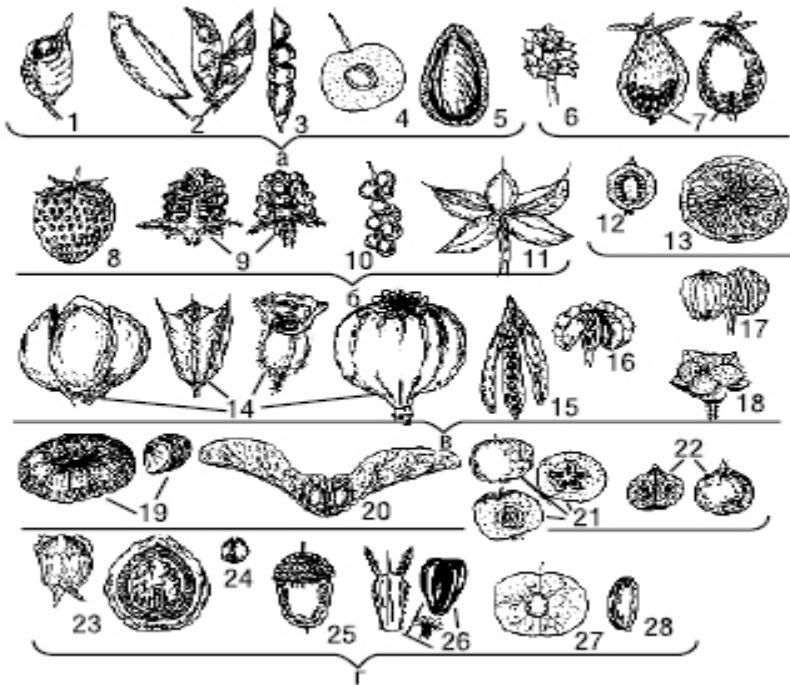


Рис. 28. Типи плодів: *a-v* – моно-, апо- та ценокарпні;  
*z* – псевдомонакарпні; 1 – листянка; 2 – біб; 3 – членистий біб;  
 4 – кістянка; 5 – суха кістянка (кісточка); 6 – багатогорішок;  
 7 – цинородій; 8 – сунічина (фрага); 9 – апокарпна кістянка;  
 10 – апокарпна однонасінна листянка з соковитим нерозкритим  
 оплоднем; 11 – апокарпна листянка з сухим оплоднем; 12 – ягода;  
 13 – гесперидій; 14 – коробочки; 15 – стручок; 16 – стручечок;  
 17 – вислоплідник; 18 – ценобій; 19 – калачик; 20 – двокрилатка;  
 21 – яблуко; 22 – ценокарпна кістянка (піренарій); 23 – горіх;  
 24 – горішок; 25 – жолудь; 26 – сім'янки; 27 – сім'янка з розрослим  
 оплоднем; 28 – зернівка

*гарбузина* – нижній паракарпний багатонасінний із здерев'янілим екзокарпієм, м'ясистим мезокарпієм, соковитим ендокарпієм. Характерний для гарбузових;

*яблуко* – нижній синкарпний багатонасінний плід, що утворився із п'яти плодолистиків з хрящуватим ендокарпієм, соковитим мезокарпієм, шкірястим екзокарпієм. Характерний для підродини яблуневі із родин розових (яблуня, груша, айва, горобина);

*померанець* – синкарпний багатонасінний зі шкірястим товстим екзокарпієм, що легко відокремлюється від губчастого,

волокнистого, сухого мезокарпію, або альbedo. Ендокарпій м'ясистий соковитий з великими клітинами, заповненими клітинним соком. Екзокарпій містить вмістилища ефірних олій.

**Кістянка** – переважно апокарпний однонасінний плід із шкірястим екзокарпієм, м'ясистим соковитим мезокарпієм, дерев'янистим ендокарпієм (кісточкою). Характерний для підродини сливових із родини розові (слива, вишня, абрикос).

У малини, ожини – багатокістянка. Синкарпна кістянка одно кісточкова – калина, дерен. Синкарпна кістянка 2-4 кісточкова – глід, мушмула. Нижня синкарпна кістянка – грецький горіх. Зустрічається і суха кістянка – у мигдалю, кокосової пальми.

---

## ТЕМА №11. ОНТОГЕНЕЗ РОСЛИН

---

Поняття про ріст і розвиток рослин  
Поняття про онтогенез рослин та його стадії  
Ростові рухи рослин  
Життєві форми рослин

### Поняття про ріст і розвиток рослин

На відміну від тварин, рослини ростуть протягом усього життя і тому навіть у тисячолітніх дерев зустрічаються молоді частини тіла, що продовжують ріст.

**Ріст** – незворотне збільшення розмірів тіла рослини, пов'язане з новоутворенням елементів його структури (клітин, тканин, органів)

**Розвиток** – ряд послідовних якісних змін протягом життя рослини. Ріст і розвиток – прояви життєдіяльності організму, дві сторони єдиного процесу життя. В залежності від умов середовища, рослини можуть швидко рости і швидко розвиватись, або швидко рости і повільно розвиватись, повільно рости і швидко проходити усі стадії розвитку.

Кожна клітина тіла рослини проходить три фази росту: *ембріональна фаза* – інтенсивне ділення клітин, відбувається у конусі наростання пагона і зоні ділення кореня; *фаза розтягування* – збільшення розмірів клітин за рахунок збільшення маси цитоплазми і об'єму клітинного соку; *фаза диференціації* – спеціалізація клітин залежно від функціонального призначення в організмі і утворення тканин; *фаза функціонування* – період продуктивної діяльності клітини у складі тіла; *фаза старіння і відмирання* – з часом у клітинах відбуваються незворотні зміни, пов'язані з виконанням тієї чи іншої функції (закупорення, відмирання протопласту тощо), що призводить до поступового відмирання клітини. Однак, у рослин клітини після відмирання часто

починають виконувати іншу функцію. Так, у складі деревини елементи ксилеми з часом закупорюються і перестають проводити водні розчини. Натомість вони разом утворюють міцну *ядрову деревину*, яка надає міцності стеблу.

Ріст рослин забезпечується наявністю і локалізацією твірних тканин (меристем). Розрізняють декілька типів росту у рослин:

- апікальний (верхівковий) відбувається в конусі наростання пагона і на кінчику кореня, сприяє наростанню рослини у довжину;
- інтеркалярний (вставний) – меристема локалізується біля основи міжвузля (у злакових), запобігає явищу полягання стебел;
- базальний – меристема міститься біля основи органа, забезпечує обмежений ріст листків;
- латеральний, або бічний ріст стебла, кореня забезпечується за рахунок діяльності твірної тканини камбію, що продукує елементи ксилеми і флоєми, сприяючи наростанню у товщину.

Головними умовами для росту рослин є *світло, температура, вологість ґрунту і повітря*. Для росту і розвитку кожного виду рослин кількісні показники вказаних чинників специфічні.

Встановлено, що органи рослин наростають спочатку повільно, потім ріст прискорюється і досягає максимуму, після чого знов уповільнюється (правило Сакса).

Згідно правила Вант-Гоффа, за умов підвищення температури навколишнього середовища на кожні 10 °С темпи росту подвоюються, але після досягання 35-40 °С швидкість росту падає аж до повного припинення.

Відомо, що найбільша швидкість росту у бамбуку. Так, пагони бамбуку наростають на 0,6 мм за хвилину, а листки – на 1,1 мм за хвилину.

## **Поняття про онтогенез рослин та його стадії**

**Індивідуальний розвиток рослини (онтогенез)** – сукупність фізіологічних і морфологічних змін в життєвому циклі рослини від зиготи до відмирання. Розрізняють основні етапи онтогенезу у квіткових рослин:

- ембріогенез – період від зиготи до формування зародку. Закономірності та особливості ембріогенезу є об'єктом вивчення ембріології;
- латентний період – період спокою насіння. У цитоплазмі клітин накопичуються речовини, які гальмують ріст. З часом вони руйнуються і здатність до росту повертається;
- період проростків – проростання зародку за рахунок запасних поживних речовин насінини;
- ювенільний період – період молоді рослини, яка живиться, росте і розвивається самостійно;
- матурний період – період дорослої, зрілої рослини, що розвивається, цвіте і плодоносить;



- сенільний період – період старості, рослина слабо вегетує, не цвіте і не плодоносить, з часом відмирає.

За тривалістю життєвого циклу та його окремих стадій рослини бувають однорічні, дворічні і багаторічні. Однорічні рослини проходять усі етапи розвитку за один рік: проростають, цвітуть, утворюють плоди, насіння і відмирають (грицики звичайні, тонконіг однорічний, кріп, огірки). Дворічні рослини у перший рік утворюють вегетативні органи, перезимовують і на другий рік розвивають квітконосне стебло, цвітуть, дають плоди, насіння і відмирають (буряк, морква, капуста, лопух). Багаторічні трав'янисті рослини впродовж кількох років вегетують і переходять до розмноження на 3-4 році життя (коношина). У дерев'янистих рослин перехід до матурної стадії часто залежить від умов середовища. Так дуб звичайний на відкритій місцевості зацвітає уже на 7-8 році життя, а в умовах лісу значно пізніше.

Сезонні зміни у кліматі такі, як зима у помірній зоні або посушливий період у тропіках, сприяли розвитку у багаторічних рослин чергуванню періодів інтенсивного росту і періоду спокою. Період спокою у багаторічних рослин – це спадково закріплене пристосування до перенесення несприятливих умов. Лише рослини вологої тропічної зони вегетують протягом усього року. Встановлено, що всі процеси підготовки до періоду спокою обумовлені змінами у довжині світлої частини доби.

## Ростові рухи рослин

Ріст рослин супроводжується рухами, що є реакціями на температурні, світлові, гравітаційні, хімічні, механічні подразнення. Розрізняють *ростові* і *настичні* рухи рослин.

**Ростові рухи** спостерігаються під впливом постійно діючого одно направленого чинника, їх називають *тропізмами*.

*Фототропізми* – обумовлені дією світла, виявляються у наростанні і нахилу стебла в напрямку до сонця. Обумовлені дією гормону росту *ауксину*, який накопичується у тіньовій частині і зумовлює інтенсивний поділ клітин. У світлій частині ауксину менше. Нахил ростучих частин рослини відбувається в сторону повільно наростаючих клітин.

*Геотропізми* – ріст коренів у напрямку до землі обумовлений постійно діючою силою тяжіння. У клітинах кореневого чохла накопичуються крохмальні зерна, які, реагуючи на гравітаційне подразнення, виконують роль статолітів і направляють ріст кореня вниз.

*Хемотропізми* – спостерігаються у коренів за умов присутності у ґрунті різних хімічних елементів. Так, корені направляють свій ріст залежно від наявності тих або інших катіонів і аніонів.

*Гідротропізми* проявляються у направленому рості в бік зволжених місць.

**Настичні рухи**, або настії, характерні для органів з дорзовентральною будовою – квіток, суцвіть, листків. Наприклад, розкриття листових бруньок, бутонів. Так, нікतिнастичні рухи пов'язані зі змінами дня і ночі. Квітки багатьох рослин розкриваються у різні періоди доби: кульбаба відкриває свій кошик удень, а матіола, навпаки, розкриває квітки і приваблює приємним запахом надвечір. Це обумовлено неоднаковим ростом клітин на різних частинах пелюсток. **Термонастичні рухи** спостерігаємо у квіток тюльпанів, коли заносимо їх з холоду у тепле приміщення: вони розкриваються. **Сейсмонастії** відбуваються під час поштовхів, механічних рухів. При доторканні до плодів рослин розрив-трави, огірка-пирскача, плоди миттєво розкриваються і викидають насіння. Листки мімози при доторканні складаються, щоб убезпечитись від поїдання комахами. Такі рухи зумовлені тим, що при доторканні збільшується проникність цитоплазми клітин і відбувається зменшення тургору.

Зміна тургорного тиску в клітинах конусу наростання веде до того, що пагони нарастають не прямо вгору, а по спіралі.

## Життєві форми рослин

**Життєва форма**, або *габітус* – це зовнішній вигляд рослин, що сформувався в процесі еволюції, залежно від навколишніх умов існування. Різноманіття зовнішнього вигляду рослин з найдавніших часів привертало увагу учених, починаючи від Теофраста.

На сьогодні серед пропонованих класифікаційних систем життєвих форм рослин найбільше поширення мають два підходи:

- *морфолого-біологічний* – на основі морфологічних ознак будови рослини, зокрема, ступінь здерев'яніння стебла, розташування скелетних осей (галуження);
- *екологічний* – на основі спостережень за появою і розвитком бруньок відновлення.

У 1964 році І.Г.Серебряков презентував свою класифікацію життєвих форм за морфологічними критеріями.

• *Дерева* – багаторічні рослини з дерев'янистими надземними частинами, чітко вираженим одним стовбуром, не нижче 2 м висоти. Галуження починається високо над землею.

• *Кущі* – багаторічні рослини зі здерев'янілими надземними частинами. Галуження починається від землі, тому утворюється кілька рівноцінних стовбурів.

• *Кущики* схожі з кущами, але низькі, не вищі за 50 см.

• *Напівкущі* – рослини невисокі (до 50 см), нижня частина стебла дерев'яніє, а верхня – травяниста. На зиму відмирає.

• *Ліани* – рослини зі стеблами, що в'ються і чіпляються за опору.

• *Суккуленти* – багаторічні рослини з соковитими стеблами і листками, що містять запаси води.

- *Трав'янисті рослини* – багаторічні та однорічні рослини, у яких на зиму відмирають надземні частини (багаторічні, дворічні) або відмирає уся рослина (однорічні).

Датський учений К. Раункієр (1904 р.) геніально встановив важливу біологічну ознаку – місцезростащування бруньок відновлення у рослин. Ця ознака має глибокий біологічний зміст: захист твірних тканин рослин, призначених для продовження росту, забезпечує безперервне існування особини в умовах середовища, що різко змінюється. Постійні зміни середовища, як правило, обумовлені кліматом. Тому, життєві форми К Раункієра отримали додаткову назву – клімаморфи.

- *Фанерофіти* (*phaneros* – явний) – рослини, бруньки росту в яких розміщені вище за 30 см від поверхні землі. До них належать дерева і кущі. Бруньки мають покривні лусочки. Волоски, клейкі речовини, що дозволяє пережити низькі зимові температури.

- *Хамефіти* (приземисті) – рослини, бруньки відновлення яких розміщені біля поверхні ґрунту, або не вище 20-30 см від поверхні, взимку можуть перебувати під снігом. Це напівкущі та кущики. Захищені лусочками, опалим листям, сніговим покривом. Наприклад, журавлина, брусниця.

- *Гемікриптофіти* (приховані) – рослини, бруньки відновлення яких розміщені на рівні поверхні ґрунту, або у самому поверхневому її шарі, часто вкритому підстилкою. До них належать більшість багаторічних трав. Захищаються листками прикореневої розетки, опалим листям, сніговим покривом. Наприклад, чистотіл, розхідник звичайний, грушанка

- *Криптофіти* (заховані) – рослини, бруньки відновлення яких заховані у ґрунті чи під водою:

- *геофіти* – до цієї групи належать рослини, які мають видозмінені пагони – цибулину, бульбу чи кореневище. Захищені товщею ґрунту. Наприклад, тюльпани, проліски, купина.

- *гелофіти* – рослини, що ростуть «по коліно у воді» на прибережжі, болотах, бруньки відновлення нижче поверхні дна водойми (півники болотяні);

- *гідрофіти* – водні рослини, що прикріплені до дна, перезимовують у вигляді кореневищ, бруньок-туріонів (латаття біле, глечики жовті, жабурник звичайний).

- *Терофіти* – однорічні рослини, які не мають бруньок, розмножуються лише насінням. На зиму відмирають. Наприклад, кріп, редиска, редька дика.

К. Раункієр встановив закономірності поширення тих чи інших життєвих форм залежно від кліматичних зон. Так, у холодній зоні тундр переважають хамефіти, у зоні з помірним кліматом – гемікриптофіти, у вологих тропіках – фанерофіти. Співвідношення рослин за типами клімаморф у межах певної території К. Раункієр назвав *біологічним спектром*. Для різних кліматичних зон складені біологічні спектри клімаморф, які використовуються у якості індикаторів клімату.

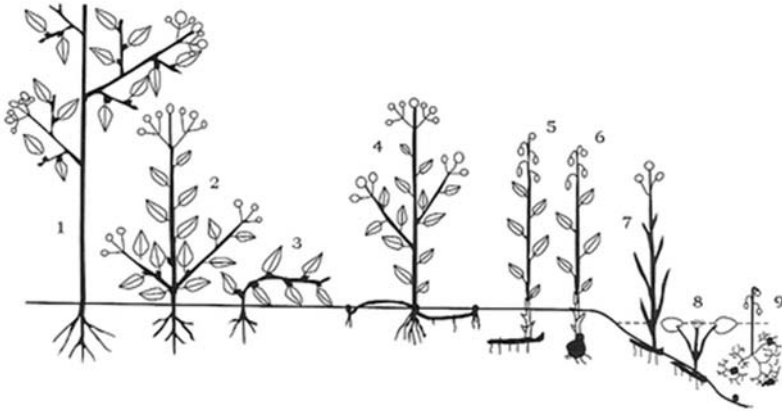


Рис.29. Класифікація життєвих форм рослин за Краункієром:  
 1 – фанеро фіти; 2-3 – хаме фіти; 4 –гемікриптофіти;  
 5-6 – криптофіти (геофіти); 7 – гелофіти; 8-9 –гідрофіти.

---

## ТЕМА №12. РОСЛИНИ І СЕРЕДОВИЩЕ

---

Абіотичні, біотичні і антропогенні чинники навколишнього середовища

Поняття про екологічні групи рослин. Екологічні групи рослин щодо зволоження

Екологічні групи рослин щодо світла

Екологічні групи рослин щодо температурного режиму

Екологічні групи рослин щодо субстрату

Роль рельєфу у формуванні рослинного покриву

### **Абіотичні, біотичні і антропогенні чинники навколишнього середовища**

Рослини тісно пов'язані з навколишнім природним середовищем

- обміном речовин і енергії, що є характерною рисою життя як особливої форми руху матерії;

- морфологічною і анатомічною будовою. Так, коренева система і надземна частина – розгалужений пагін, виконують функції захвату території і живлення, їх будова залежить від умов довкілля;

- періодичністю росту залежно від кліматичних умов. Так, з настанням стану спокою відбувається низка фізіологічних

приспосовувань у рослин: відмирання надземних вегетативних органів у трав'янистих багаторічних рослин, листопад у дерев'янистих рослин, формування бруньок відновлення тощо;

- нерухомий стан життя рослин зумовив вироблення пристосовувань для запилення, запліднення, розповсюдження спор, плодів і насіння у різних груп рослин за допомогою різних агентів навколишнього середовища: вітру, води, комах, тварин, людей.

У цілому генетична природа виду рослин – це акумульований вплив навколишніх умов впродовж багатьох поколінь на вид.

Однак, і рослини впливають на довкілля. Більше того, без їхнього впливу було б неможливе існування інших груп живих організмів. Відомо, що в процесі фотосинтезу рослини виділяють кисень, утворюють органічну речовину, являючись першою ланкою у загальному ланцюзі живлення, підтримують захисний озоновий шар. Крім того, сприяють утворенню ґрунту і гумусу, впливають на вологість ґрунту і повітря. Рослинні угрупування – ліси, луки, степи, водоростеві ценози є місцем проживання переважної більшості представників тваринного світу. Важко уявити життя людської спільноти без рослин.

Екологія – наука про взаємовплив живих організмів і навколишнього природного середовища вивчає складний комплекс чинників, що діють у різних сполученнях і сукупна дія яких визначає будову рослинного організму, цикл її розвитку. Екологічні чинники розглядають у кількох групах:

**Абіотичні чинники:**

- кліматичні умови (повітря, світло, тепло, вода);
- едафічні (ґрунт, його хімічний і механічний склад, вологість);
- орографічні (рельєф території).

**Біотичні чинники:**

- вплив рослин на рослини;
- вплив тварин на рослини

**Антропогенний чинник:** пряий і опосередкований вплив людини на світ рослин та на інші екологічні чинники.

**Історичний чинник:** розвиток рослинного світу в історичному часі, пов'язаний з глобальними кліматичними, геологічними, тектонічними змінами на планеті.

## **Поняття про екологічні групи рослин. Екологічні групи рослин щодо зволоження**

Для розгляду усієї сукупності взаємодіючих чинників на рослинний організм в екології введено поняття **екотоп** – місцезростання рослини, наприклад, сосновий бір, заплавна лука, степова ділянка. Усі вказані території характеризуються специфічними умовами зростання.

Відомо, що вода – основна складова частина усіх живих організмів, зокрема, клітини містять від 60 до 90% води. Фізіологічні

процеси обміну речовин в організмі відбуваються у розчиненому у воді стані, це обумовлює головну роль чинника вологості у життєдіяльності рослин. К. Тимірязев поділяв воду, яка входить до складу рослинного організму на організовану, або *зв'язану*, яка входить до складу структур клітини, і діяльну, або *ходову*, що вільно проходить через рослину і випаровується листковою поверхнею.

Воду рослини отримують із повітря у вигляді атмосферних опадів, а також із ґрунту. Так, саме розподіл опадів впродовж вегетаційного періоду сприяє формуванню у рослин посушливої місцевості (волога весна, сухе літо) прискореного циклу розвитку. До настання літа вони встигають завершити утворення плодів і насіння.

У помірних широтах атмосферні опади у вигляді снігового покриву, граду часто негативно впливають на рослинний покрив.

У ґрунті вода міститься у різних формах. Розрізняють *зв'язану* воду, яку частинки ґрунту зв'язують шляхом адсорбції, а також *вільну* воду: ґрунтову, гравітаційну, капілярну. Рослини здатні засвоювати лише вільну воду.

У рослин в процесі еволюції формуються різноманітні особливості будови кореневої, пагонової систем на органічному, тканинному і клітинному рівнях, які забезпечують життєдіяльність рослини у тих чи інших умовах вологості ґрунту і повітря. Наприклад, довга, до 20 метрів, коренева система верблюжкої колючки дозволяє дістатись до глибоко розташованих ґрунтових вод пустелі. А соковиті стебла кактусів, листки алоє містять накопичену вологу, що повільно використовується.

За відношенням до чинника вологості рослини поділяють на декілька екологічних груп.

**Мезофіти** – рослини, що зростають в умовах помірного зволоження. У період вегетації вологи достатньо для їх розвитку. До цієї групи відносять трав'янисті рослини луків, узлісь: конюшина лучна, тимофіївка лучна, листяні дерева, кущі. Усі вони характеризуються типовою будовою органів, яка є еталоном для вивчення.

**Ксерофіти** – рослини, що ростуть в умовах недостатньої вологи. Ця група включає різноманітні рослини пустель, напівпустель, степів, саван. Вони потерпають від посухи – режиму погоди, що характеризується відсутністю опадів, підвищенням температур повітря і ґрунту, падінням відносної вологості повітря. Виділяють два типи посухи: атмосферна і ґрунтова. Часто атмосферна посуха (суховій) переходить у ґрунтову. У таких умовах мезофіти гинуть, а ксерофіти продовжують життєдіяльність, оскільки мають специфічні пристосування у анатомічній будові і фізіологічних процесах:

- стійкість до перегріву – зменшення вмісту діяльної води і перехід її у зв'язаний з колоїдами протопласту стан. Збільшується в'язкість протопласту, який у стані гелю стійкий до перегріву;

- збільшується еластичність протопласту і під час зневоднення не відбувається плазмоліз, а навпаки виникає негативний тургор – циториз. Протопласт із втратою води скорочується і тягне за собою оболонку, яка складається подібно до гармонії;

- високий осмотичний тиск клітинного соку сприяє зменшенню витрат води, а також здатності засвоювати воду з ґрунту, яка міститься у малодоступному стані;

- тіло побудовано з дрібних клітин з невеликими міжклітинниками;

- добре розвинені механічні тканини;

- продихів утворюється більше, але вони дрібніші за розмірами, активно реагують на зменшення вологості повітря, часто заглиблені;

- мають видозмінені листки і стебла у вигляді колючок, філокладій

- коренева система або глибоко розташована, щоб дістатись до ґрунтових підземних вод, або, навпаки, поверхнева з тонкими коренями для поглинання вранішньої роси з поверхні ґрунту.

Серед ксерофітів виділяють дві основні групи:

*склерофіти* – рослини степів, напівпустель, які характеризуються розвитком механічної тканини склеренхіми, що утворює тяжі біля епідерми, мають дрібні клітини з високим осмотичним тиском і в'язким протопластом, заглиблені продихи, опушені сріблястими волосками-трихомами з метою відбивання сонячних променів. Листки лінійні і здатні до скручування в умовах зниженої вологості. Ці ознаки спостерігаються у типових степових рослин (полин австрійський, вероніка сива, ковила), а також у лісостепових рослин, що зростають на сухому піщаному ґрунті (цмін пісковий).

*Сукуленти* – багаторічні трав'янисті рослини з соковитим стеблом або соковитими листками. Стеблові сукуленти – кактуси, молочаї, солероси. Листові сукуленти – агаві, алое, очитки. Ці рослини мають розвинену водозапасаючу паренхіму, поверхневу розгалужену кореневу систему, розвинену кутикулу, малу кількість продихів. Їх життєва стратегія полягає у запасанні води і повільному її використанні. Вода у зв'язаному стані збільшує в'язкість протопласту і забезпечує низький рівень інтенсивності обміну речовин. Слід додати, що, завдяки товстим стеблам, температура тіла всередині тіла кактусів приблизно на 15 °С нижче, ніж температура на поверхні.

Таким чином, еволюція ксерофітів відбувалась у двох напрямках – склерофітизації тканин (склерофіти) і накопичення води всередині тіла (сукуленти).

*Гідрофіти* – рослини перезвожених місцезростань. Серед них виділяють декілька груп.

*Гідатофіти* – рослини повністю занурені у воду (елодея, валіснерія, водяний жовтець). Частина з них укорінюється в ґрунті, інші плавають у товщі води. Водне середовище має свої особливості, зокрема, низький вміст кисню, утруднений газообмін, що веде до розвитку аеренхіми. Вода оточує рослини і підтримує їх, отже, немає потреби у розвитку механічних тканин. Поглинання речовин, розчинених у воді, відбувається всією поверхнею тіла, тобто провідні судини розвинені слабо. Насінне розмноження утруднене, тому водні рослини добре розмножуються вегетативно.

*Аерогідатофіти* – рослини, що плавають на поверхні води. Перехідна група, представники якої мають плаваючі листки та заглиблені у воду корені і кореневища: жабурник звичайний, ряска, латаття, глечики жовті, водяний горіх плаваючий. У цих рослин продиhi зосереджені на надводній верхній поверхні листка, розвинена аеренхіма і стовпчаста паренхіма мезофілу листа.

*Гідрофіти (гелофіти)* – рослини, що ростуть «по коліна у воді», тобто мають нижню заглиблену у воду частину тіла і верхню, що піднімається на поверхню води: стрілолист стрілолистий, частуха подорожникова, їжача голівка, очерет озерний, рогіз, бобівник трилистий. Для них характерними є *гетерофілія* (різнолистість): у стрілолиста, частухи верхні надводні листки і нижні підводні різняться за формою. Для збільшення випаровування мають припідняті продиhi.

*Гірофіти* – рослини, що ростуть на ґрунті з надмірним зволоженням: у прибережній смугі, заплавах луках, болотистих місцях: калюжниця болотяна, рис, айр. Для збільшення випаровування надмірної кількості вологи вони мають при піднятті продиhi, тонкий шар кутикули, широкі міжклітинники.

### **Екологічні групи рослин щодо світла**

Світло є необхідним чинником для росту і розвитку рослин. У пошуках світла, зокрема, за умов його недостатності, рослини швидше наростають у довжину, мають видовжені міжвузля. Надлишок світла, навпаки, гальмує ріст і прискорює розвиток рослин.

*Геліофіти* – світлолюбиві рослини відкритих місцезростань: степів, суходільних луків, пустель. В умовах надмірного освітлення в горах рослини часто мають подушкоподібні форми. Це багаторічні рослини з великою кількістю бічних пагонів, які живуть сотні років (астрагал). Вони створюють свій мікроклімат, мають ознаки ксероморфності: редуковані листки, колючки, потужний кутиновий покрив (рускус).

*Субгеліофіти* – тіньовитривалі рослини напіввідкритих місцезростань. Це рослини узлісь, розріджених лісів, нижніх ярусів рослинного покриву луків (королиця звичайна, вероніка дібровна).

*Сціофіти* – тіньолюбіві рослини, що не витримують яскравого освітлення. Рослини нижніх ярусів лісу (зимолоубка зонтична, грушанка мала, плаун булаво видний).



Тіньовитривалі і тіньолюбіві рослини часто представлені повзучими і лежачими формами. В умовах затінення прискорюється ріст у довжину, але стебло в зв'язку з низьким рівнем хлорофілу лишається крихким, механічні тканини розвинені слабо. Стебло легко вкорінюється при зіткненні з ґрунтом (розхідник). Тут можна виділити дві групи рослин.

*Ліани* – виткі трав'янисті і дерев'янисті рослини, що виносять вегетативні органи до світла по стеблах інших рослин (хміль, дикий виноград). Для них характерні тонкі і міцні стебла з пучковою будовою і добре розвиненими механічними тканинами. Розрізняють ліани *чіткі*, що мають шипи різного походження (ожина); *лазячі* з коренями-причіпками (плющ); *вусиконосні* (виноград, бобові); *виткі*, що характеризуються круговими рухами пагонів під час росту (берізка польова, іпомея).

*Епіфіти* – рослини, що оселяються на гілках, верхівках інших рослин, використовуючи їх виключно у якості опори, не є паразитами. Характерні для вологих тропічних лісів. Ці рослини віддалені від ґрунту, тому мають поглинати воду із атмосферних опадів і роси. Для цього мають пристосування у вигляді повітряних коренів, що вкриті *веламеном* – особливою покривною тканиною з функцією поглинання (орхідеї). У межах помірної зони до епіфітів відносять лишайники і мохи, що ростуть на стовбурах дерев.

### **Екологічні групи рослин щодо температурного режиму**

Температура повітря тісно пов'язана з інсоляцією (світлом). Середньорічна температура повітря знижується у напрямку від екваторів до полюсів. Залежно від кількості сонячної енергії на одиницю поверхні, зменшується залежно від кута падіння сонячних променів. На кожен географічний градус середньорічна температура знижується на 0,5°C. Виділяють кілька теплових зон на поверхні землі:

- тропічна зона
- субтропічна зона
- суббореальна (помірна) зона
- бореальна зона
- арктична зона

Рослини тропічної і субтропічної зон зростають в умовах високих температур і називаються **мегатермами**. Рослини помірної зони – **мезотермами**. Рослини бореальної і арктичної зон називають **мікротермами**. Життя в умовах знижених температур у тундрі сприяє утворенню подушкоподібних форм, карликових і сланких дерев і кущів (береза низька, верба чорнична). Часто мегатерми, як і мікротерми, мають ознаки ксероморфності, що є результатом існування в екстремальних умовах: міцний корок, розвиток механічних тканин, редукція листків, опушення стебла.

Для кожного виду рослин існує свій діапазон температур, що дозволяє ріст і розвиток рослини. Так, наприклад, горох існує в

діапазоні від -2 до +44°C, водорості сніжників від +4 до - 34 °С, водорості гарячих джерел існують в режимі від -70 до -93 °С.

### **Екологічні групи рослин щодо субстрату**

Ґрунт утворюється із гірських порід під довготривалою дією рослин, тварин, мікроорганізмів і клімату. Так, Докучаєв В.В. вказував: «Ґрунт є похідна функція від материнської породи, клімату і організмів, помножена на час». На різних типах ґрунтів (чорнозем, дерново-підзолисті, піщані, торфові тощо) спостерігається різний тип рослинного покриву з характерними видами рослин.

**Оліготрофи** – рослини, що живуть на збіднених мінеральними солями ґрунтах (сфагнові болота, піщані тераси). Ці рослини мають ознаки ксероморфності: жорсткі маленькі листки, розвинений кутиновий покрив. У мезофілі листка – великі міжклітинники, заповнені повітрям. Це болотні рослини: багно звичайне, журавлина, лохина, підбіл звичайний.

**Мезотрофи** – рослини з середнім рівнем забезпечення мінеральними речовинами. Це типові рослини лісів: ялина, осика.

**Еутрофи** – рослини ґрунтів, багатих на мінеральні речовини: чорноземів, низинних боліт (кропива, яглиця).

Виділяють рослини, що ростуть на засолених ґрунтах – *галофіти*, які мають ознаки ксероморфності, оскільки надмірна кількість солей порушує осмотичні властивості – знижує рівень надходження води в рослину. У них м'ясисті стебла або листки (солянка, курай). Це переважно трав'янисті рослини з родини лободових. У деяких рослин можна побачити кристалики солей на листках (тамарикс).

Виділяють групи рослин за кислотністю ґрунту. *Ацидофіти* – рослини кислих ґрунтів (хвощ польовий, щавель кислий, біловус стиснутий, чорниця). *Нейтрофіти* – рослини нейтральних ґрунтів – конюшина лучна, тимофіївка лучна, рослини широколистяних лісів. *Базифіти* – рослини лужних ґрунтів – ясен, модрина.

Деякі види рослин особливим чином реагують на певний тип ґрунту і його складові. Їх використовують у якості *фітоіндикаторів*. Так, іван-чай за наявності в ґрунті солей урану змінює забарвлення квіток з рожевого на біле або густо пурпурове, підбіл звичайний – показник близького залягання підземних ґрунтових вод. Кальцефільні рослини: чебрець крейдяний, сосна крейдяна тощо вказують на наявність крейди у складі ґрунту.

### **Роль рельєфу у формуванні рослинного покриву**

Рельєф території має непряму дію на рослини. Розрізняють наступні форми рельєфу.

**Макрорельєф** – великі за розмірами нерівності на поверхні материків – гірські масиви. При підйомі у гори змінюються кліматичні, едафічні, світлові, температурні умови, що веде до вертикальної зональності і утворення поясів рослинності у горах: пояс хвойних лісів, субальпійський пояс, альпійський пояс. На розміщення рослинності впливає також склад гірських порід, крутизна схилів, орієнтація до сторін горизонту. Так, на південному схилі ростуть теплолюбні рослини, на північному – холодостійкі.

В історичному плані гірські масиви відіграють велику роль у формуванні рослинного покриву. Так, Кавказ, Кримські гори захищали від холодних повітряних течій морські узбережжя під час наступу льодовиків, що сприяло збереженню субтропічної рослинності. Рослини скель і кам'янистих субстратів називають *петрофітами*. Як правило, ці рослини характеризуються ознаками ксероморфності.

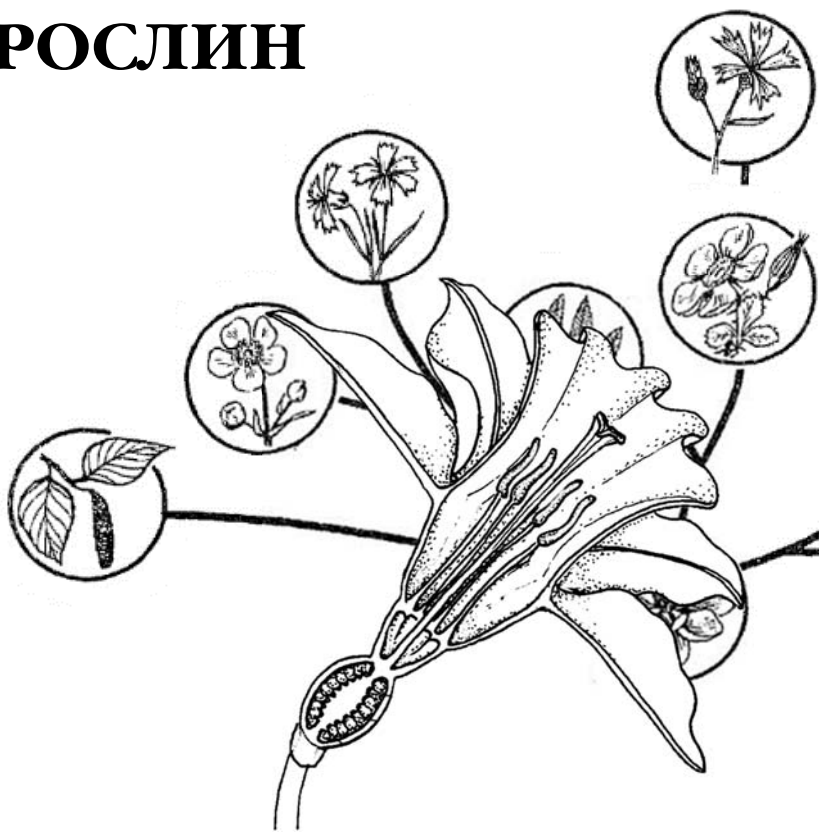
**Мезорельєф** – схили вододілів, річкові заплави, балки. Створюються мікрокліматичні умови росту рослин, що веде до формування строкатого рослинного покриву.

**Мікрорельєф** – локальні невеличкі зміни поверхні некруті схили, западинки. Як правило, роль мікрорельєфу важливо враховувати під час ведення сільськогосподарських робіт. Складаються карти полів для правильної висадки посівних культур, наприклад, капусту слід висівати у зниженнях для більшого отримання вологи.

Рослини бідних піщаних ґрунтів, рухливих пісків у пустелях і напівпустелях, називаються *псамофітами*. Ці рослини мають ксеноморфну структуру: саксаул білий, верблюжа колючка, акація піскова, джузгун). Здатні утворювати додаткові корені на пагонах, засипаних піском, та додаткові бруньки на коренях, що оголилися. Плоди мають здуті оболонки, заповнені повітрям, пружні придатки, щоб завжди бути на поверхні піску.

# ЧАСТИНА І. ОСНОВИ БОТАНІКИ.

## СИСТЕМАТИКА РОСЛИН



---

## ТЕМА №13. СИСТЕМАТИКА РОСЛИН. СУЧАСНА СИСТЕМА ОРГАНІЧНОГО СВІТУ

---

Предмет, завдання, основні етапи розвитку систематики рослин  
Методи дослідження систематики рослин  
Основні таксономічні категорії систематики рослин  
Сучасна система органічного світу за А. Л. Тахтаджяном

### **Предмет, завдання, основні етапи розвитку систематики рослин**

**Систематика рослин** – розділ ботаніки, де досліджують і вивчають різноманіття рослинного світу. З грецької «systematicos» перекладається як впорядкований.

**Предметом систематики** рослин є опис і найменування видів рослин, створення єдиної сучасної класифікаційної системи рослинного світу.

Завдання систематики рослин на сучасному етапі представляють собою різні рівні систематичних досліджень:

**Альфа-систематика** – інвентаризація рослин, тобто, опис і найменування усіх видів рослин на Землі. Слід сказати, що попри надзвичайний розвиток науки, транспорту, на земній кулі ще залишаються місця, вільні від впливу людини, неохоплені науковими дослідженнями. У той же час під впливом техногенних процесів, внаслідок інших видів людської діяльності можуть з'являтися нові види рослин. Саме тому процес дослідження видового різноманіття є актуальним у наші дні.

**Бета-систематика** – створення сучасної філогенетичної системи рослинного світу, яка б відображала споріднені зв'язки між різними групами рослинних організмів з урахуванням відомостей філогенії – науки про історичний розвиток організмів та їх походження.

**Гамма-систематика** – дослідження процесів видоутворення в природі. Дослідженню підлягають генетичні зміни, які відбуваються в різних популяціях того чи іншого виду рослин під впливом різноманітних екологічних чинників, результатом яких є поява нових рас, підвидів, видів рослин (генетика популяцій, фітоєдологія).

Отже, систематика рослин є комплексною наукою, яка включає різні рівні дослідження рослин, використовує досягнення і методи багатьох галузей біології.

Історія систематики рослин як науки тісно пов'язана з діяльністю і потребами людини. Умовно її можна поділити на чотири періоди:

- період утилітарної систематики;
- період описової штучної морфологічної систематики;
- період натуральної, або природної систематики;
- період еволюційної, або філогенетичної систематики.

Період утилітарної систематики за часом найбільш тривалий – від доісторичних часів до кінця XVI ст. Як відомо, люди здавна використовували рослини і намагались систематизувати їх за утилітарно-екологічними ознаками. Перший найбільш вагомий внесок у систематизацію рослин зробив грецький учений, послідовник Арістотеля – Теофраст (371-287 р. до н.е.). У роботі «Дослідження про рослини» він описує різні групи корисних рослин. Наслідуючи народні традиції, він поділив рослини на дерева, кущі, напівкущі, трави. За місцезростанням поділив рослини на наземні і водні (і далі: прісноводні і морські). За типами вегетації: на листопадні і вічнозелені. За використанням людиною: на шкідливі і корисні. Описували рослини й інші дослідники: агрономи, медики, письменники, природознавці. Гіппократ (460-370 р. до н.е.) описав понад 236 видів лікарських рослин та їх дію на організм людини. Старогрецький лікар Діоскорид (I ст. н.е.) описав понад 600 видів лікарських рослин. Агроном Колумела (I ст. н.е.) описав культурні рослини і засоби їх агротехніки. У період Середньовіччя подав свою систему рослин у алфавітному порядку Альберт Великий (1193-1280 рр.). У 1309 році Матвій Сільватікус заснував у м. Салермо (Італія) перший ботанічний сад, пізніше видав перший ботанічний словник.

У цілому, впродовж усього довготривалого періоду розвитку утилітарної систематики відбувалось поступове накопичення інформації про різні групи рослин.

Період описової систематики розпочався з ери великих географічних відкриттів Христофора Колумба (1492 р.), Васко да Гама (1498 р.), Фернандо Кортеса (1519 р.) та ін. До Європи надходили нові невідомі досі види рослин Нового світу, які потребували опису, вивчення й класифікації. У 1550 році Луку Гіні започаткував колекціонування рослин шляхом висушування (гербаризації). У цей час учені створювали свої класифікаційні системи на основі однієї довільно обраної групи морфологічних ознак. Першою найбільш відомою була система Андреа Цезальпіно (1543 р.), в основу якої покладено будову плодів і насіння (карпологічна система).

На ознаках будови віночка створена штучна система Ж. Турнефора (1694 р.). Виправданим був поділ рослин на пелюсткові і безпелюсткові, хоча в усьому іншому система була штучною.

Створення класифікаційних систем потребувало введення таксономічних категорій. Так, Д.Рей (1627-1705рр.) увів поняття виду як таксономічної категорії. Ж. Турнефор (1656-1708) увів поняття роду. П'єр Манголь увів категорію родини. У епоху Відродження започатковано дослідження водоростей і грибів.

Однак, найвагоміший вклад у розвиток систематики рослин належить відомому шведському натуралісту Карлу Ліннею (1707-1778), який представив свою класифікаційну систему рослин у працях «Система природи» (1737 р.), «Роди рослин» (1737 р.), «Види рослин» (1753 р.). В основі класифікації рослин КЛіннеєм було покладено такі важливі ознаки будови рослин як тичинки і маточки квіток, їх кількість, характер розташування, способи прикріплення. Весь рослинний світ був розділений на 24 класи. За КЛіннеєм, класи – це об'єднання родів, подібних за будовою квітки. До складу перших 23 класів входили рослини, які мали тичинки і маточки (статеві органи). Всі разом вони отримали назву явношлюбні (*Phanerogamia*). 24-й клас об'єднував рослини, у яких тичинки і маточки не були виявлені – таємношлюбні (*Cryptogamia*). Всього було описано близько 1000 родів і 10000 видів рослин.

Слід зауважити, що у доліннеєвські часи назви рослин були громіздкі, склалися із 6-20 і більше слів, тобто являли собою опис рослини. Це вносило незручність у роботу натуралістів. Велика заслуга КЛіннея полягає у введенні ним бінарної номенклатури рослин. Тепер назва рослини складалася всього із двох слів: назви роду і виду. Наприклад, дуб звичайний (*Quercus robur*), кропива дводомна (*Urtica dioica*). Крім того, саме КЛінней увів у ботаніку поняття «флора» як історично складена сукупність видів рослин у межах певної території.

Таким чином, реформаторська діяльність КЛіннея заклала підвалини для нових уявлень у систематиці рослин, а саме – створення класифікаційних систем з урахуванням сукупності ознак рослин.

Період природних, або натуральних систем – започаткував Антуан-Лоран де Жюссє (1748-1836), який у фундаментальній праці «Роди рослин» (1789 р.) представив природну систему рослин, де вперше розрізнив ознаки головні, спільні для певної таксономічної категорії, і другорядні, що необхідні для виділення дрібніших категорій. В основі класифікації покладено наявність сім'ядоль, наявність і кількість пелюсток. Відповідно весь рослинний світ було поділено на 5 класів.

1. Безсім'ядольні (від нижчих спорових до папоротей).
2. Однодольні (всі однодольні рослини).
3. Дводольні безпелюсткові.
4. Дводольні однопелюсткові.
5. Дводольні багатопелюсткові.
6. Неправильні (хвойні, сережкоцвіті, молочайні, кропивові).

Важливе наукове значення мала система швейцарського ботаніка Августа Декандоля. В основі його системи, викладеної в 1817-1821 рр. покладено цілу групу ознак: окрім уже відомих (наявність сім'ядоль, пелюсток, тичинок і маточок) взято до уваги анатомічну будову стебла і розташування судино-волокнистих пучків, наявність камбію. Весь рослинний світ поділено на два великі відділи.

1. Рослини безсудинні, без сім'ядолей.
2. Рослини судинні, з сім'ядолями.

Рослини безсудинні включали: листяні (мохи і печіночники) та безлисті (водорості, гриби, лишайники). Рослини судинні поділялись за типами судино-волоконистих пучків на однодольні (судино-волоконисті пучки без камбію, розташовані хаотично) і дводольні (судино-волоконисті пучки з камбієм, розташовані чітко по колу). Дводольні поділялись на роздільнопелюсткові підматочкові, роздільнопелюсткові навколо маточкові, зрослопелюсткові. Однодольні поділено на явношлюбні (справжні однодольні) і таємношлюбні. За системою Декандоля була видана відома «Флора» І. Ф. Шмальгаузена (1895-1897 рр.).

Розвиток експериментальної техніки, оптики сприяв вивченню водоростей, грибів, лишайників.

Період філогенетичних, еволюційних систем рослинного світу – якісно новий підхід у створенні класифікаційних систем з урахуванням можливих споріднених (філогенетичних) зв'язків між різними групами рослин, поштовхом до якого стала еволюційна теорія відомого англійського натураліста Ч.Дарвіна, викладена ним у праці «Походження видів шляхом природного добору» (1859 р.). Згідно нових поглядів, системи рослин створювали на базі не лише певної кількості анатомічних і морфологічних ознак, а й залучали до аналізу дані палеоботанічних досліджень, ембріологічні особливості видів, формування їх ареалів у часі і просторі.

Найбільш відомою й повною системою того часу є система німецького ботаніка Адольфа Енглера (1844-1930): весь рослинний світ він поділив на 17 відділів. 13 відділів – нижчі рослини. 14 відділ – мохоподібні; 15 відділ – папоротеподібні (плауни, хвощі, папороті); 16 – голонасінні; 17 – покритонасінні. На думку А. Енглера, найпримітивнішими серед покритонасінних є первісно покривні – з дрібними невиразними різностатевими вітрозапильними квітками, які є у сучасних порядків казуаринових, букових, березових, вербових, горіхових. Саме ці групи рослин, за А.Енглером, походять від голонасінних, з якими у них є ряд схожих ознак: життєва форма – дерева, кущі, тривалість процесу запліднення, схожість інтегументів. Одностатеві квітки – результат еволюції мікро- і макростробілів голонасінних. За системою А.Енглера, яка витримала 12 видань (останнє у 1964 році), розміщено гербарні колекції у всіх відомих наукових установах світу.

У 1901 році опубліковано систему австрійського ботаніка Ріхарда Ветштейна (1863-1931). Рослинний світ він поділив на 9 відділів. Перші вісім відділів належать нижчим рослинам від бактерій, синьо-зелених водоростей до грибів. І лише один відділ – вищі листостеблові рослини, які автор поділив на архегоніати (мохи, плауни, хвощі, папороті) і квіткові (голонасінні і покритонасінні). Голонасінні, які мають архегоній, учений недалекоглядно приєднав до квіткових, що не мають архегонію.



Ця помилка була виправлена у системі російського ботаніка М. І. Кузнецова (1864-1932), оприлюдненій у 1914 році. Всі рослинні організми складають чотири ступені розвитку.

1. Амебоїди (*Amoeboidae*) – одноклітинні організми і слизовики.

2. Оогоніати (*Oogoniatae*) – одноклітинні і багатоклітинні, які мають слань, або талом.

3. Архегоніати (*Archegoniatae*) – мохи, плауни, хвощі, папороті, голонасінні.

4. Квіткові рослини (*Anthophytae*) – покритонасінні.

Слід зауважити, що найбільш спірним питанням при побудові систем було питання про походження найчисельнішої серед рослин (250 тис. видів) групи квіткових рослин, яке було назване ще Ч. Дарвіним «жахливою таємницею». Яка група рослин була предковою формою квіткових? Як утворився високоспеціалізований орган розмноження – квітка, що сприяв повсюдному поширенню і подальшому еволюціонуванню квіткових? Які квітки є примітивними: вітрозапильні, з простою або редукованою оцвітиною, чи комахоzapильні, з яскравою оцвітиною? Отже, більшість систем того часу відрізняються саме поглядами їх авторів на походження і еволюцію квітки. Так, згідно стробілярної теорії про походження квітки Е. Арбера і Дж. Паркіна (1907 р.) предками квіткових були бенетитоподібні предки із відділу голонасінних.

Вагомий внесок у розвиток систематики зроблено радянським ученим А. Л. Тахтаджяном (1910-2009). Усі вищі рослини автор поділяє на шість відділів: псилофітові, моховидні, плауновидні, псилогові, членистостеблові (хвощевидні) і папоротеvidні (1954 р.). Папоротеvidні автор поділяє на три класи: папороті, голонасінні і покритонасінні. За А. Л. Тахтаджяном, у бенетитів і квіткових рослин були спільні предки – насінні папороті. Найпримітивнішими квітковими вважає магнолієвих, а вітрозапильні непоказні квітки казуаринових, вербових, букових, горіхових вважає вторинно редукованими внаслідок переходу до анемофілії. Система А. Л. Тахтаджяна враховує тип гінецею, його еволюцію та типи плацентації насінних зачатків. Це зумовило назву системи – плацентарна. Покритонасінним автор дає нову назву, що започатковує пріоритет магнолієвих – *Magnoliophyta*, уніфікує назви родин та інших таксонів. Система А. Л. Тахтаджяна враховує дані палинології, ембріології, цитосистематики. У 1987 році в роботі «Система магноліофітов» всі квіткові поділено на два класи: дводольні (*Magnoliopsida*) і однодольні (*Lillipsida*), які включають 12 підкласів. Вихідною формою квіткових представлено підкласом *Magnoliidae*. Система А. Л. Тахтаджяна є достатньо інформативною і широко використовується в сучасних виданнях.

Слід зауважити, що нині відбувається перегляд класифікації покритонасінних на основі даних молекулярної філогенетики (аналізу ДНК). Відомі класифікації А. Кронквіста (1981) та А. Л. Тахтаджяна (1997, 2009) вважаються такими, що не

відображають походження таксона. На сьогодні увагу привертає класифікація, створена міжнародною Групою філогенії покритонасінних (*Angiosperm Phylogeny Group*), яка запропонувала свої три варіанти класифікації (опублікувала свій перший варіант таксономії у 1998 (відомий як APG-I), другий у 2003 (APG-II), і третій у 2009 (APG-III) роках. Впродовж останніх років набуває поширення *прагматична систематика покритонасінних*, викладена Ревілом (2012), Шипуновим О.Б. (2013). Автори виділяють групу базальних покритонасінних – Кл. Magnoliopsida (П/кл. Magnoliidae та П./кл. Nymphaeidae ), а також Кл. Rosopsida, або справжні Дводольні та Кл. Liliopsida, або Однодольні.

### **Методи дослідження систематики рослин**

Із історії систематики рослин видно, що у додарвінівський період основними методами досліджень були *порівняльно-морфологічний* та *порівняльно-анатомічний* описи рослин, які базуються на порівнянні ознак подібності і відмінності зовнішньої і внутрішньої будови рослинних організмів. З розвитком біологічних наук систематики взяли на озброєння й інші методи.

*Фізіологічні методи* засновані на подібності протікання фізіологічних процесів у рослин (фотосинтезу, водообміну, росту тощо).

*Біохімічні методи* встановлюють філогенетичну близькість рослинних організмів шляхом виділення у них подібних хімічних речовин. Наприклад, представники родини пасльонових містять алкалоїд соланін, представники родини бобових містять велику кількість білків.

*Ембріональний (онтогенетичний метод)* застосовують під час вивчення особливостей різних стадій онтогенетичного розвитку рослинних організмів: чергування поколінь, будови зародкових мішків, способи запліднення.

*Палеоботанічний метод* на основі вивчення викопних решток встановлює проміжні групи рослинних організмів, які існували в минулі часи. Так, відкриття псилофітів вказало на походження вищих рослин.

*Географічний метод* досліджує ареали (області поширення на земній кулі) як окремих видів рослин, так і представників родів і навіть цілих родин. Виявлені закономірності дають можливість встановлювати філогенетичні зв'язки між різними групами рослин.

*Екологічний метод* розглядає розвиток рослинних організмів під кутом зору впливу навколишнього середовища на формування різноманітних ознак, виявляє можливості потенційного становлення тієї чи іншої групи рослин.

*Фітоценологічний метод* дає можливість під час розгляду рослинних угруповань встановлювати вікові особливості певних видів рослин (древні реліктові, нові неондемічні види тощо).

*Філогенетичні методи* – група новітніх методів встановлення спорідненості шляхом вивчення будови, структурних особливостей, поведінки хромосом у мейозі. Застосовують на видовому і внутрішньовидовому рівнях дослідження. Гібридологічний метод виявляє споріднені групи рослин шляхом їх можливого схрещування. Відомо, що віддалені групи рослин не схрещуються між собою.

*Експериментальний метод, або метод експериментальної систематики* в умовах польового експерименту виявляє закономірності еволюційного становлення рослинних форм, виявляє, які ознаки виду є мінливими, які, навпаки, зберігаються у часі.

*Математичні методи* надають систематичним дослідженням достовірності і фундаментальності. Це цілий арсенал методів статистичної обробки морфометричних даних, дисперсний аналіз, метод встановлення кореляційних плеяд тощо. З розвитком комп'ютерних технологій оптимізувалась обробка математичних даних.

## **Основні таксономічні категорії систематики рослин**

З метою впорядкування всієї різноманітності рослинного світу учені-систематики виокремлюють групи споріднених за будовою, фізіологічними, біохімічними властивостями тощо групи рослин. За ступенем спорідненості їх розміщують у певну послідовність груп, так званих, таксонів – систематичних одиниць. Найменшою систематичною одиницею являється *вид* – група особин, що характеризується спадковою подібністю анатомо-морфологічних, фізіологічних, біохімічних особливостей особливостей, вільно між собою схрещуються, даючи плодюче потомство, пристосовані до певних умов існування і займають певну територію – ареал. Види (species) об'єднують у роди (genus), роди – в родини (familia), родини – порядки (ordo), порядки в класи (classis), класи – у відділи (divisio), відділи – у царства (domen). Крім того, в систематиці існують і проміжні групи: підцарства, підкласи, групи порядків, підвиди і т.д. Назва виду рослин, згідно введеної КЛіннеєм бінарної номенклатури, складається із двох слів: назви роду і назви виду. У систематиці загальноприйнятною для всіх країн світу є латинська номенклатура. Наприклад: кропива жалка (*Urtica urens* L.), кропива дводомна (*Urtica dioica* L.), клен Стевена (*Acer stevenii* Rojark.). У науковій літературі після латинської назви ставлять скорочене прізвище автора, який першим описав вид, наприклад: Лінней (Linnaeus) – L., Декандоль (De Candolle) – DC., Паллас (Pallas) – Pall.. Латинські назви рослин використовують в медицині, фармакології. Назви багатьох лікарських препаратів рослинного походження є похідними від латинських назв рослин. Наприклад, папаверин, який отримують із маку, походить від латинської назви маку – *Papaver*.

Відкриття нових видів організмів і надання їм назв, а також встановлення інших таксономічних категорій регламентується Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури.

### Сучасна система органічного світу за А. Л. Тахтаджяном

На сьогодні існує досить значна кількість систематичних побудов органічного світу. Кожна з них відображає уявлення автора (авторів) про пріоритет тих чи інших критеріїв мега- та мікроструктури, метаболізму тощо різних груп організмів. Загальноприйнятною згідно сучасних уявлень залишається система радянського ученого А.Л.Тахтаджяна. Імперія живих організмів нашої планети поділяється на два великих над царства: Прокаріоти і

**Прокаріоти (*Procaryota*)** – доядерні організми, в клітинах яких немає чітко оформленого ядра, хромосом, відсутній статевий процес. Генетична інформація зосереджена в двоспиральній молекулі ДНК, яку називають *нуклеоїдом*. ДНК нуклеоїду прикріплюється до плазмалеми і процес поділу нуклеоїду зумовлений не роботою веретена поділу, а роботою плазмалеми. Рибосоми у прокаріот менші та легші, ніж рибосоми цитоплазми еукаріот (умовна вага прокаріотичних рибосом становить 70S, тоді як еукаріотичних – 80S). Прокаріоти не здатні до фаго- та піноцитозу, не мають морфологічно оформленого ядра, мітохондрій, пластид, ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, лізосом, пероксисом, а також органел, що побудовані з мікротрубочок – джгутиків, базальних тіл джгутиків, клітинного центру з центріолями, джгутикових коренів, веретена поділу. У прокаріот відсутні мітоз, мейоз, статевий процес, а обмін генетичною інформацією здійснюється парасексуально – шляхом трансформацій та кон'югацій. Прокаріотичні клітини за розмірами значно менші, ніж еукаріотичні – їх середній діаметр становить 0,5-2 мкм, у еукаріот – 5-20 мкм.

Тут представлене царство Дроб'янки (*Mychota*) з двома під царствами.

Бактерії (*Bacteriobionta*), куди входять всі бактеріальні форми, що є об'єктами вивчення мікробіології, і Прокаріотичні водорості (*Cyanobionta*) у складі двох відділів Ціанобактерії (*Cyanobacteria*) та Прокаріотичні зелені (синьо-зелені) водорості (*Cyanophyta*).

Для бактерій характерне переважно гетеротрофне живлення. Ціанобактерії і синьо-зелені водорості живляться переважно автотрофно, зокрема, фототрофно за допомогою хлорофілу *a*. Представники цього підцарства здатні до азотфіксації повітря, тобто засвоюють азот із повітря, який використовують в процесі життєдіяльності. Це бактерії роду ризобіум (*Rizobium*), синьо-зелені водорості. Вважають, що розподіл за способами живлення на гетеротрофний і автотрофний дав початок існуванню на Землі двох гілок – царств організмів: рослинного і тваринного.

**Еукаріоти (Eucaryota)** – організми, клітини яких мають чітко оформлене ядро, яке включає ядерну оболонку, хромосоми, ядерце. Головний компонент ядра – це ядерна ДНК, яка має хромосомну організацію – вона пов'язана з білками-гістонами, і утворює мікрофібрили хроматину. Хромосоми забезпечують статевий процес. Клітини мають типову будову, сформовані органоїди. Клітини еукаріотів мають кілька (від 2 до 4) неспоріднених геноми. Це геном ядерної ДНК; геном мітохондріальної ДНК; геном хлоропластної ДНК; геном нуклеоморфної ДНК, виявлений лише у кількох відділах водоростей.

На фенотиповому рівні клітини прокаріот та еукаріот подібні, оскільки мають у своєму складі рибосоми, які забезпечують синтез білків; клітинні мембрани; ферменти, що забезпечують процеси реплікації, транскрипції, трансляції, синтезу АТФ. За хімічним складом клітини прокаріотів та еукаріотів характеризуються наявністю води, білків, жирів, вуглеводів, мінеральних речовин. Однак, представники еукаріотів не можуть засвоювати молекулярний азот повітря.

**Еукаріоти** включають три великі царства: **Царство Рослини, Царство Гриби, Царство Тварини**. Слід зауважити, що майже до середини ХХ ст. Гриби відносили до царства Рослин, вважаючи їх безхлорофільними рослинними організмами. У наш час, враховуючи ряд особливостей живлення, обміну речовин грибів, їх виділили в окреме царство.

**Царство Рослини** включає три підцарства: Багрянки (Rhodobionta), Справжні водорості (Phycobionta), Вищі рослини (Cormobionta).

Багрянки і Справжні водорості характеризуються наступними ознаками:

*мають просту морфологічну будову тіла, яке називається слань, або талом, і не диференційоване на органи і тканини. Органи розмноження (спорангії і гаметангії), переважно, одноклітинні. В життєвому циклі відсутнє чергування поколінь, окрім високоорганізованих водоростей.*

*Вищі рослини мають складну будову тіла. Тіло вищих рослин поділене на органи: корінь, стебло, листки. В анатомічній будові має місце диференціація на тканини: твірні, покривні, механічні, провідні, основні, видільні. Органи розмноження (спорангії, гаметангії) – багатоклітинні. В життєвому циклі вищих рослин має місце обов'язкове чергування поколінь: спорофіта і гаметофіта.*

У Мохоподібних в життєвому циклі домінує гаметофіт. У всіх інших груп вищих рослин в життєвому циклі переважає спорофіт.



Рис. 30. Схема системи органічного світу  
(за А. Л. Тахтаджяном)

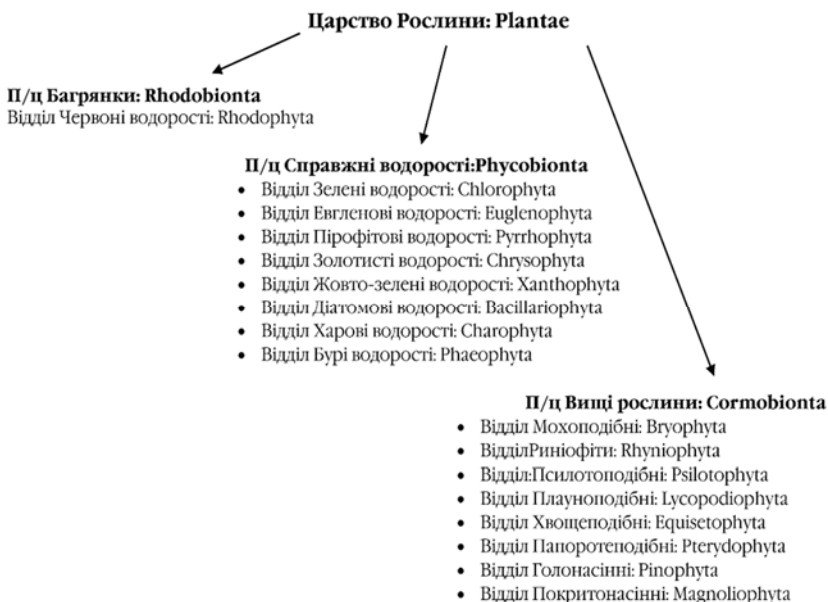


Рис.31. Схема фенотипової класифікації Царства Рослини  
(за А. Л. Тахтаджяном).

---

## ТЕМА №14. АЛЬГОЛОГІЯ. ВОДОРОСТІ

---

Альгологія, її предмет, завдання. Екологічні групи водоростей  
Структурна і хімічна організація, способи розмноження водоростей  
Систематика водоростей  
Прокаріотичні, або Синьо-зелені водорості

### **Альгологія, її предмет, завдання. Екологічні групи водоростей**

*Альгологія* – розділ ботаніки, предметом досліджень якого є водорості (від латинської «algae»), їх поширення, будова, особливості життєдіяльності, різноманіття, значення в природі і для цілей народного господарства. Завданням є створення філогенетичної класифікаційної системи, яка б відображала історичний хід розвитку рослинних організмів.

Загальна кількість описаних видів водоростей складає близько 60 тис. видів. Прогностично їх кількість складає понад 500 тис. видів.

Згідно сучасних уявлень водорості відносяться до різних систематичних груп. Так, прокаріотичні синьо-зелені водорості у складі Царства Дроб'янки (1400 видів), Червоні водорості розглядають у складі Царства Рослин, однак, в окремому Підцарстві Багрянки (4 000 видів). Більшість видів водоростей нині відносять до Підцарства Справжні водорості.

У природі водорості можуть існувати в різноманітних умовах, де вони створюють певні екологічні угруповання – водоростеві ценози. Більшість видів водоростей мікроскопічних розмірів (мікрофіти). До макрофітів відносять великі за розмірами водорості. За умовами існування водоростей виділяють дві великі групи: мешканці водойм і мешканці суходолу (поза водним середовищем). Серед мешканців водойм в залежності від глибини, способу прикріплення до підводних субстратів виокремлюються наступні підгрупи.

*Фітопланктон* («планктон» – блукаючий) – мікрофіти, що перебувають у воді в завислому стані. Це одноклітинні, колоніальні, нитчасті форми, що вільно плавають у товщі води. Розрізняють прісноводний і морський планктон. За сприятливих умов спостерігається масовий розвиток планктонних водоростей, що веде до «цвітіння» води. Це, переважно, синьо-зелені, зелені, діатомові водорості.

*Фітобентос* – («бентос» – глибина) – макрофіти, що ведуть спосіб існування у прикріпленому до дна стані. Це нитчасті, пластинчасті форми, як правило, із відділів зелені, бурі, харові, червоні водорості. У прісних водоймах водорості мешкають на незначних глибинах – 2 м, в озерах до 30-70 м. У морських

акваторіях фітобентос зустрічається на глибинах 200 – 500 м. Дали світло не проникає. Так, у морях холодної і помірної смуги представники бурих водоростей (ламінарія) утворюють підводні «ліси». В теплих морях більш розповсюджені червоні водорості.

*Перифітон* – екологічна група водоростей, що обростають занурені у водоймах споруди, затонулі кораблі, підводні скелі тощо. Спочатку, підводні предмети вкриваються шаром синьо-зелених, діатомових водоростей, бактерій, пізніше на них поселяються зелені і червоні водорості. Як правило, водорості обростання створюють перешкоди для руху пароплавів, роботи гідротехнічних споруд. Для запобігання розмноженню перифітону існують спеціальні альгіцидні фарби, ультразвуковий захист.

Поза водним середовищем розрізняють дві основні підгрупи.

*Аерофітон* – наземні водорості, що селяться на корі дерев, вологих скелях, на поверхні ґрунту. Мінливі умови існування в повітряних умовах сприяли у них розвитку ряду пристосувальних реакцій: швидкий перехід від спокою до вегетації без утворення спочиваючих спор, слизувати потовщені у кілька шарів оболонки, що захищають від пересихання, перегріву, впливу сонячної радіації. Сюди належать мікроліти: синьо-зелені, зелені, діатомові.

*Едафон* – водорості, що мешкають у товщі ґрунту. Одноклітинні, колоніальні, рідше нитчасті форми синьо-зелених, зелених, діатомових водоростей. У поверхневому шарі (1-5 см) знаходяться до 300000 особин в 1 г ґрунту. Зустрічаються на глибинах 0,5 м, інколи до 2,8 м. Як правило, поширені у вологих ґрунтах тундр, піщаних сухих пустельних ґрунтах (Сахара). Ґрунтові водорості здатні до існування в темряві, утворюючи симбіоз з бактеріями або живлячись сапрофітно. Для них характерна висока фізіологічна стійкість до висушування, крайніх показників рН, високих концентрацій солей. Вони підвищують родючість ґрунту, впливають на врожайність окультурених земель. Серед цієї групи виокремлюють підгрупу свердлячих водоростей, що мешкають всередині вапнякових скель, каменів, черепашок, занурюючись у субстрат до 10 мм і більше.

### **Структурна і хімічна організація, способи розмноження водоростей**

Переважаючі сталі умови існування у водному середовищі впродовж багатьох мільйонів років сприяли збереженню примітивних рис будови тіла водоростей. Тіло водоростей немає поділу на органи: корінь, стебло, листки, недиференційоване на тканини. Представлене клітиною, колонією клітин, ниткою, пластинкою. Такий тип будови називають *слань*, або *талом*.

Серед розмаїття форм талому водоростей найбільш поширеними є такі структури:

- *амебовидна* структура (одноклітинні форми, клітини без оболонки, рухаються за допомогою псевдоподій) – представники відділів жовто-зелені, пірофітові водорості;



- *кокоїдна* структура (одноклітинні, колоніальні форми, пасивно рухомі током води) – досить поширені серед відділів синьо-зелені, зелені, діатомові та ін.;

- *монадна* структура (одноклітинні, колоніальні, активно рухомі форми. Клітини з джгутиками, які і забезпечують активних рух) представники відділів зелені, пірофітові, евгленові водорості, золотисті;

- *ценобіальна* структура – багатоклітинне тіло, що складається з певної кількості клітин однієї генерації, з'єднаних одна з одною в певному, характерному для даного виду порядку. Під час розмноження кожна клітина ценобію утворює свій дочірній ценобій. Зустрічається у представників відділу зелені водорості – пластинчасті ценобії у гонію, пандорини, кулястий ценобій у вольвокса;

- *пальмелоїдна* структура характеризується тим, що декілька дочірних клітин разом з материнською вкриваються загальним слизовим шаром – зустрічається у синьо-зелених водоростей (глеокапси);

- *нитчаста* структура – багатоклітинні таломі складаються з нерухомих клітин, з'єднаних нитчасто. Для них характерний безперервний приріст у довжину завдяки поділу клітин. Часто нитчасті таломі скупчуються, утворюють слиз і спостерігаються у вигляді тини на поверхні водойм (спірогіра);

- *гетеротрихальна* структура – розгалужена нитчаста структура, яка складається з двох ниток – горизонтальної, що стелиться по поверхні дна водойм, і вертикальної, направленої вгору;

- *сифональна* структура – включає багатоклітинні таломі різних форм без межклітинних перегородок. Перегородки з'являються лише у разі пошкодження талому та під час розмноження (каулерпа, вошерія);

- *пластинчаста* структура – багатоклітинна слань, яка розвивається внаслідок поділу клітин у продольному і поперечному напрямках. Таломі набувають вигляду 1-2 шарових пластинок, часто великі, інколи гігантські за розмірами. Такі таломі характерні для представників відділів бурі, червоні водорості: ламінарія, фукус, саргассум, макроцистис;

- *харофітна* структура – багатоклітинна слань, що складається із центрального головного «пагона» й сидячих на ньому мутовчастих бічних «пагонів», має виражене чергування вузлів і міжвузлів, властива лише харовим водоростям.

**Будова клітин водоростей.** Вегетативні клітини таломів водоростей вкриті твердою оболонкою із целюлози й пектину, часто слизуватою або інкрустованою сполуками кремнію, заліза, кальцію. Протопласт клітин диференційований на цитоплазму, хлоропласти, клітинне ядро, вакуолі, мітохондрії. Форма хлоропластів надзвичайно різноманітна – пластинчаста, стрічковидна, зерниста, зірчаста тощо. Форма хлоропластів являється систематичною

ознакою й використовується у визначенні родів водоростей. У хлоропластах часто формуються білкові тільця – *піреноїди*, що є фізіологічними центрами синтезу крохмалю. Біля піреноїдів відкладаються запасні речовини – крохмаль, глікоген, олійні речовини. Хлоропласти містять пігменти: зелений хлорофіл, жовто-оранжеві каротин і ксантофіл, синьо-зелений фікоціан, коричневий фукоксантин, червоний фікоеритрин. У різних водоростей переважають певні види пігментів, які забезпечують характерне забарвлення: буре, червоне, зелене, жовто-зелене. Переважаючий тип забарвлення часто покладено в основу назв окремих відділів водоростей.

*Хлоропласти* водоростей за походженням, згідно прийнятої нині теорії ендосимбіозу, являють собою ендосимбіотичні органели з власним хлоропластним геномом та білок-синтезуючим апаратом. Від цитоплазми хлоропласт відмежовується дво-, три- або чотиримембранною оболонкою. Кількість мембран оболонки відображає походження даної пластиди (первинно симбіотичне або вторинно симбіотичне). *Первинно симбіотичні пластиди* мають двомембранну оболонку з порами, до складу яких входять мембранні білки – порини. Такі пластиди виявлені у відділах Зелени (Chlorophyta), Червоні (Rhodophyta) водорості.

У всіх інших відділах виявлені *вторинно симбіотичні пластиди*, які, згідно вищезгаданої теорії, утворились внаслідок ендосимбіозу еукаріотичної гетеротрофної клітини-господаря з еукаріотичною водорістю з відділу Rhodophyta або Chlorophyta з первинно симбіотичними пластидами. Вторинно симбіотичні пластиди за походженням поділяють на вторинно симбіотичні *родопласти* та вторинно симбіотичні хлоропласти. Вторинно симбіотичні родопласти мають чотири мембрани, з яких дві внутрішні є мембранами оболонки хлоропласту ендосимбіотичної червоної водорості. Третя мембрана представляє собою видозмінену плазмалему ендосимбіонта, а четверта – залишок мембрани травної вакуолі клітини-господаря, який захопив, але не перетравив червону водорість. Третю та четверту мембрани називають хлоропластною ендоплазматичною сіткою.

Хлоропласти мають власний геном, представлений хлоропластною ДНК, що організована за прокаріотичним типом: гени групуються в оперони, ДНК не пов'язана з гістонами. Хлоропластна ДНК більша від мітохондріальної ДНК, проте менша від ДНК нуклеоїду прокаріот, її розмір коливається в межах 100-300 тис. пар нуклеотидних основ. У матриксі хлоропласту є власний білок-синтезуючий апарат, представлений прокаріотичними 70S рибосомами.

За типом ядерного апарата водорості поділяються на дві групи: *прокаріотичні* та *еукаріотичні*. Ядерний апарат водоростей варіює за різними ознаками: вміст і кількість білків-гістонів, представленість в інтерфазному ядрі чітко оформлених хромосом, здатність ядерець до поділу, характер поведінки ядерної оболонки під час мітозу, та ін.

За вмістом гістонів ядра водоростей поділяють на типово еукаріотичні та динокаріотичні. У абсолютної більшості водоростей співвідношення «ядерна ДНК : гістони» становить приблизно 1 : 1. У деяких водоростей кількість гістонів виражена співвідношенням 1 : 0,04, що дає підстави вважати їх динокаріотичними, або «мезокаріютами».

У різних груп водоростей відмічено специфіку у характері поведінки ядерної оболонки під час мітозу. У більшості еукаріот ядерна оболонка у профазі руйнується, і хромосоми під час поділу розміщуються безпосередньо у цитоплазмі. Мітоз з таким типом поведінки ядерної оболонки називають *відкритим*. У частини водоростей оболонка під час поділу ядра не руйнується, такий мітоз називають *закритим*. Під час *напіввідкритого* мітозу оболонка ядра руйнується лише на полюсах ядра з утворенням полярних вікон-перфорацій, через які в ядро проходять мікротрубочки веретена поділу.

Мітохондрії, як і хлоропласти, мають ендосимбіотичне походження, а тому і двомембранну оболонку. Внутрішня мембрана утворює інвагінації – *кристи*, на яких розташовуються ферменти та переносники електронів, що забезпечують процеси дихання, синтезу АТФ. Мітохондрії мають власну мітохондріальну ДНК, яка організована за принципом прокаріотичного нуклеоїду: замкнена в кільце, не пов'язана з гістонами, гени організовані в оперони. Проте мітохондріальний геном дуже редукований і містить в середньому 15-80 тис. пар нуклеотидних основ на відміну від 1,5-4 млн. пар у прокаріот. Мітохондрії мають власний білок-синтезуючий апарат, представлений прокаріотичними 70S рибосомами. Подібно до прокаріот, мітохондрії розмножуються поділом надвое. Відомі три типи будови мітохондріальних крист: дисковидні, трубчасті і пластинчасті.

Цитоскелетні структури водоростей представлені *мікротрубочками*, що побудовані із субодиниць білку альфа- та бета-тубуліну і утворюють динамічний каркас всередині клітини. Мікротрубочки мають здатність подовжуватись за рахунок приєднання молекул тубуліну, або вкорочуватись шляхом їх відщеплення. Мікротрубочки є основою джгутикового апарату та його похідних – центріолей, з мікротрубочок утворюються нитки веретена поділу.

Джгутиковий апарат водоростей, що забезпечує рух клітин, подібний до джгутиків інших еукаріот. Його будова включає три основні елементи: зовнішню, внутрішню частини і корінцеву систему.

Зовнішня частина – *ундуліподія*, утворена шляхом випинання плазмалеми. Осьовий скелет ундуліподії – *аксонема*, складається з 9 периферичних пар (дуплетів) мікротрубочок та двох центральних, не об'єднаних в пару. Навколо них формується фібрилярна структура, що забезпечує їх опорну та транспортну функції. Для скороченого опису розміщення мікротрубочок використовують

формулу  $9 + 2$ . Від мікротрубочок відходять чисельні вирости, які з'єднують між собою дуплети та основу джгутиків з плазмалею. Це *динейові ручки, нексинові містки, радіальні спиці, перехідні фібрили*.

Внутрішня частина джгутика – базальне тіло, або *кінетосома*, розташована всередині клітини під ундуліподією. Це порожнистий циліндр, по периферії якого містяться 9 триплетів мікротрубочок. Формула їх розташування:  $9+0$ .

Корінцева система джгутика складається із пучків мікротрубочок і мікрофіламентів, які закріплюють джгутик у тілі клітини й визначають форму і симетрію клітини під час її руху. Джгутик може здійснювати до 40 обертів у секунду. До системи джгутикових коренів входять мікротрубочкові та мікрофібрилярні корені.

Зовнішня поверхня джгутика можуть бути вкрита субмікроскопічними структурами – лусочками, волосками-*мастигонемами*. Особливості будови та розташування мастигонем є систематичною ознакою.

У монад них структур водоростей мають місце фоторецепторні системи, які представлені особливими потовщеннями в основі джгутика, ущільненою ділянкою цитоплазми – *оцелойдом*. Ця структура пов'язана із *стигмою* – світлочутливим вічком червоного кольору, яке визначає кут падіння світла

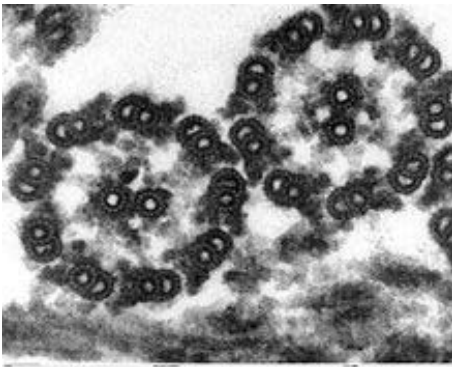


Рис. 32. Поперечний зріз через ундуліподію (електронна мікроскопія)

### **Типи живлення.**

Завдяки наявності різних видів пігментів, які забезпечують фотосинтез на різних глибинах, водорості в основному є типовими автотрофними організмами. Однак, серед них зустрічаються і сапрофіти, які в умовах затемнення переходять до живлення залишками органічного походження на дні водойм.

### **Розмноження.**

Широке поширення в природі забезпечується різноманітними способами розмноження водоростей.

- *Вегетативне* розмноження здійснюється поділом клітин навпіл або окремими частинками талому. У колоніальних – розпадом колоній. У харових водоростей утворюються спеціальні органи вегетативного розмноження – бульбочки.

- *Власне нестатеве* розмноження відбувається внаслідок утворення всередині спеціалізованих вегетативних клітин – *спорангіях*, особливих клітин – *спор*. Як правило, спори

утворюються шляхом мітотичного поділу і бувають двох типів. Спори нерухомі – *апланоспори*, і рухливі спори з джгутиками – *зооспори*, які здатні самостійно поширюватись у воді. Спори дають початок новим дочірнім особинам водоростей, які несуть ознаки материнської особини.

- *Статеве* розмноження водоростей здійснюється у декількох формах. Найпримітивнішими формами є *кон'югація* – злиття протопластів двох вегетативних клітин (спостерігається, зокрема, у прісноводної зеленої водорості спірогири) та *гологамія* – злиття двох одноклітинних водоростей, зустрічається у галофільної водорості дуналієли солоновидної.

У більшості водоростей при статевому розмноженні розвиваються спеціалізовані одноклітинні статеві органи – *гаметангії*, де відбувається мітотичний поділ вмісту з утворенням статевих клітин – *гамет*.

Під час *ізогамії* відбувається утворення *ізогамет*, які озброєні джгутиками, і після розриву оболонки гаметангія звільняються у воду, де вільно рухаються і попарно копулюють з іншими ізогаметами. Диференціація на статі у ізогамет не виражена.

Під час *гетерогамії* в гаметангіях шляхом мітозу утворюються гамети двох типів: маленькі рухливі і крупні рухливі з запасом поживних речовин. Тут спостерігається початок диференціації на статі.

Під час *оогамії* вже чітко простежується статева диференціація. Так, в чоловічих гаметангіях – *антеридіях*, утворюються велика кількість чоловічих статевих гамет – *сперматозоїдів*. *Сперматозоїди* – рухливі гамети з джгутиками, легко звільняються у воду. В жіночих гаметангіях – *оогоніях* розвиваються жіночі статеві клітини – *яйцеклітини*. Вони нерухомі, крупні за розміром, із запасом поживних речовин, не покидають меж оогонію.

За статевого розмноження дочірні особини отримують комплексне поєднання ознак материнської і батьківської особин, що є сприятливим у разі змін умов існування.

Статевий процес, під час якого відбувається злиття гамет, що походять із однієї материнської особини називається процесом за *гомоталічним типом*. Якщо ж зливаються гамети, що походять від двох різних особин, то статевий процес називають процесом за *гетероталічним типом*.

У деяких високоорганізованих водоростей (відділ Зелені, Бурі водорості) відмічено чергування двох поколінь у життєвому циклі: гаплоїдного гаметофіту і диплоїдного спорофіту.

У окремих представників гаметофіт і спорофіт морфологічно однакові і різняться лише на цитогенетичному рівні. Таке чергування поколінь називають – *ізоморфним* (наприклад, у бурих водоростей ектокарпусу, диктіоти). У випадку, якщо спорофіт і гаметофіт різні за морфологічною будовою, чергування поколінь називають *гетероморфним* (наприклад, у бурій водорості ламінарії).

## Систематика водоростей

Класифікація водоростей у наш час враховує цілий ряд критеріїв: будова клітини, наявність кількох типів геномів, будова джгутикового апарату, тип слані, види пігментів тощо. У найбільш поширеному варіанті класифікації водоростей виділяють наступні відділи.

До прокаріотичних водоростей належать водорості із відділу Синьо-зелені водорості у складі Царства Дроб'янки. Усі інші представлені у царстві Еукаріотів і належать до двох під царств. П/ц. Багрянки – відділ Червоні водорості. П/ц. Справжні водорості – відділи Евгленові, Зелені, Золотисті, Жовто-зелені, Пірофітові, Харові, Діатомові, Бурі.

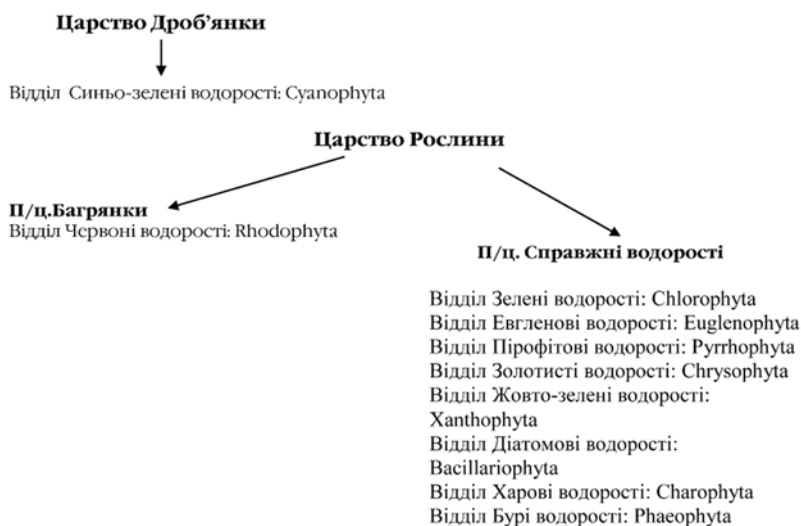


Рис. 33. Схема: водорості як збірна група організмів

### Прокаріотичні, або Синьо-зелені водорості (CYANOPHYTA)

Прокаріотичні, або синьо-зелені водорості – найдавніші рослинні організми на Землі. Сліди їх існування знайдено у відкладах віком 2,5 млрд. років. Минулі епохи не змінили їх примітивного архаїчного способу існування і будову. Загальна кількість видів: 1,4 тис. Будовою клітини вони подібні до бактерій: не мають чітко оформленого ядра, справжніх мітохондрій і вакуолей. Запасна речовина – глікоген, а не крохмаль. Відрізняються відсутністю рухливих джгутикових стадій, органів розмноження.

**Будова тіла.** Це одноклітинні, колоніальні, багатоклітинні нитчасті форми синьо-зеленого, оливкового, фіалкового, рожевого або коричневого кольорів. Забарвлення водоростей забезпечують пігменти: зелений хлорофіл, синій фікоціан, червоний фікоеритрин, оранжевий каротин і ксантофіл. Комбінації пігментів дають різноманітні відтінки кольорів. Характерним є утворення слизового чохла, який щільно вкриває клітини водоростей. У нитчастих форм ряд клітин, вкритих спільним чохлом, утворюють *трихом*. Трихом може бути розгалужений і нерозгалужений. У окремих представників серед вегетативних клітин зустрічаються особливі клітини *гетероцисти*, з товстою оболонкою, які ймовірно відіграють певну роль у розмноженні водоростей.

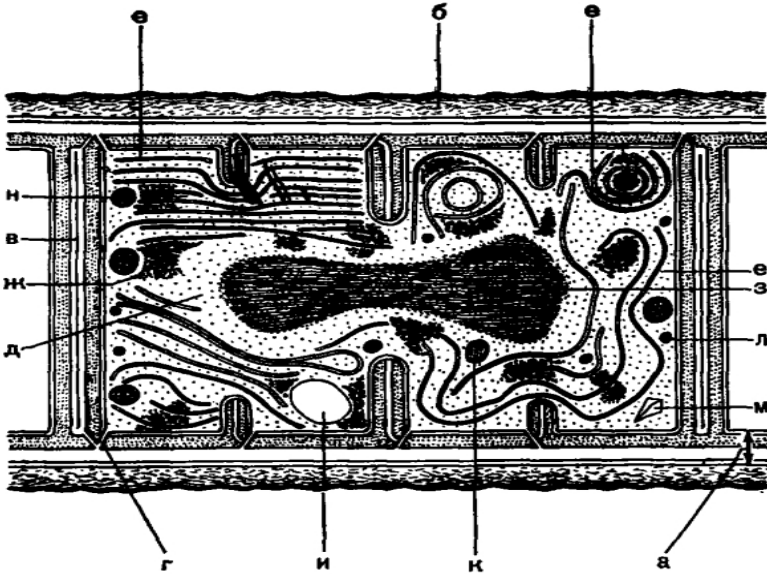


Рис. 34. Схематичне зображення будови клітини синьо-зелених водоростей під електронним мікроскопом: а – двошарова клітинна оболонка із зовнішньою мембраною і внутрішньою клітинною мембраною (плазмалемою); б – слизовий чохол; в – проміжна пластинка клітинної стінки; г – пора клітинної стінки; д – центроплазма; е – парахроматофор; ж – рибосоми; з – хроматин; и – вакуоля; к – зерна запасних поживних речовин; л – полі фосфатні тільця; м – кристали; н – ціанофіцинові зерна.

**Будова клітини.** Протопласт клітин диференційований на *центроплазму* – безбарвну речовину, в якій розміщуються ДНК, РНК, рибосоми, ферментно-активні гранули – еквіваленти мітохондрій, та *хроматоплазму* (парахроматофор) дрібнозернистої гранулярної

будови, де містяться пігменти, запасні речовини – глікоген, олії, кристали органічних і неорганічних речовин.

Клітинна оболонка пектинова, тонка або товста, озлизнена, з домішками геміцелюлози і целюлози, подекуди інкрустована сполуками кальцію, заліза. У розвинених форм протопласти сусідніх клітин з'єднані плазмодесмами.

**Тип живлення.** Загалом синьо-зелені водорості найдавніші фототрофи Землі. Однак, окремі представники, живучи у забруднених гниючими органічними речовинами водоймах, здатні до сапрофітного способу живлення органічними залишками.

**Розмноження.** Статеве розмноження відсутнє. Переважає вегетативний спосіб розмноження. Одноклітинні – поділом клітин навпіл. Нитчасті – ділянками трихому, розпадом нитчастої слані на окремі ділянки – *гормогонії* (від грецького «гормон» – нитка, «гонос» – народження).

Нестатеве розмноження здійснюється за допомогою ендо- і екзоспор. *Ендоспори* утворюються в результаті поділу вегетативних клітин материнської особини. Спори звільняються внаслідок руйнування оболонки материнської клітини. *Екзоспори* утворюються у верхніх кінцевих клітинах материнської особини, відокремлюються від верхнього кінця слані.

Для деяких видів характерні *спочиваючі спори* – спори з твердою оболонкою, здатні до виживання в несприятливих умовах протягом довгого часу (до 70 років).

**Класифікація.** У складі відділу три класи.

#### КЛАС ХРООКОКОВІ (*CROOCOCCEAE*)

250 видів одноклітинних і колоніальних форм, поширених у водоймах різного типу і наземних умовах. Типові представники: Хроокок (*Chroococcus*) – одноклітинна водорість, Мерісмпедія (*Merismopedia*) – колоніальна водорість. Мікроцистис (*Microcystis*) утворює гроновидні колонії в товщі води, спричиняє так зване «цвітіння води» у водоймах, що веде до загибелі інших мешканців внаслідок надмірного поширення і поглинання кисню.

#### КЛАС ХАМЕСИФОНОВІ (*CHAMAESIPHONEAE*)

130 видів одноклітинних, колоніальних, нитчастих форм, мешканців морських акваторій, на каменях, раковинах. Клітини двополюсні: мають основу і верхівку. Нитчасті форми часто зростаються, утворюючи несправжньо-паренхімну слань. Не мають плазмодесм, гормогоній. Типові представники: Плеврокапса (*Pleurocapsa*), Кластидій (*Clastidium*), Ендонема (*Endonema*).

#### КЛАС ГОРМОГОНІЄВІ (*HORMOGONEAE*)

1000 видів колоніальних і нитчастих водоростей. Клітини ниток з'єднані плазмодесмами. Розмножуються за допомогою гетероцист, утворюючи гормогонії. Типові представники: Носток



(*Nostoc*) у вигляді драглистих колоній на поверхні ґрунту, у водоймах. Осциляторія (*Oscillatoria*) у вигляді ниток. Лінгбія (*Lyngbia*) – слизувата нитчаста слань, зустрічається в місцях обростання водоростями різних предметів.

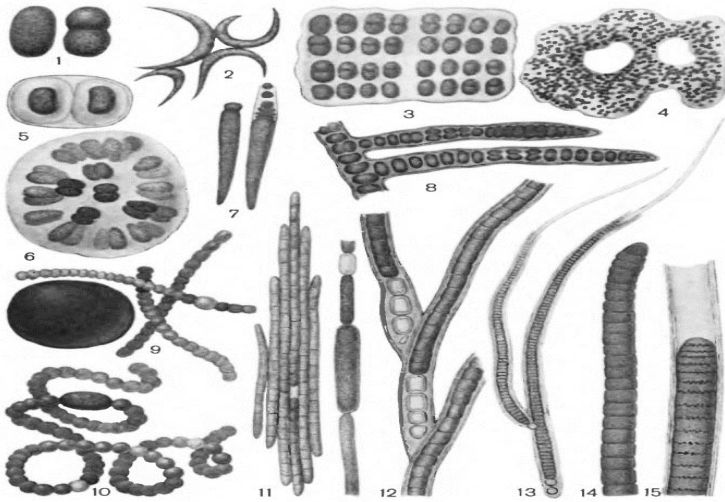


Рис. 35. Синьо-зелені водорості: 1 – *Chroococcus aeruginosus*; 2 – *Dactylococcus rhabdydioides*; 3 – *Merismopedia glauca*; 4 – *Microcystis aeruginosa*; 5 – *Gleocapsa turgida*; 6 – *Gomphosphaeria aponina*; 7 – *Chamaesiphon curvatus*; 8 – *Stigonema ocillatum*; 9 – *Nostoc pruniforme*; 10 – *Anabena bassalii*; 11 – *Aphanizomenon flos-aquae*; 12 – *Tohyoptrix tenuis*; 13 – *Calothrix gipsophylla*; 14 – *Oscillatoria chalybea*; 15 – *Lyngbia confervoides*.

**Поширення, екологія, роль в природі.** Синьо-зелені водорості надзвичайно пластичні й легко пристосовуються до найнесприятливіших умов існування. Витримують широкий діапазон температур: від  $-70^{\circ}\text{C}$  до  $+97^{\circ}\text{C}$ . Мешкають в прісних і солоних водоймах, в ґрунті, на скелях, на снігу і у гарячих джерелах. Витримують тривале висушування, стійкі до ультрафіолетового і радіоактивного опромінення. Це єдині з хлорофілоносних організмів, які поряд з фотосинтезом зберегли здатність до азотфіксації.

Ці рекордсмени з виживання є піонерами рослинного світу. Поселяючись на непридатних до життя субстратах: пісках, магматичних породах, скелях з часом їх руйнують, вкривають органічними залишками, сприяючи заселенню іншими, більш складними формами рослин: лишайниками, мохами, вищими рослинами. Деякі види перебувають у симбіозі з іншими організмами, зокрема, з грибами у складі тіла лишайників.

У народному господарстві в якості добрива, палива використовують гниючий мул водоїм – *сапропель*, в утворенні якого беруть участь синьо-зелені водорості. Здатність до азотфіксації ґрунтових синьо-зелених водоростей підвищує родючість ґрунтів, особливо на рисових полях. Завдяки вмісту амінокислот можуть використовуватись в якості продуцентів білків. Окремі види (*Nostoc*) вживають в їжу.

---

## ТЕМА №15. ЕУКАРІОТИЧНІ ВОДРОСТІ

---

Відділ Зелені водорості  
Відділ Евгленові водорості  
Відділ Пірофітові водорості  
Відділ Жовто-зелені водорості  
Відділ Харові водорості  
Відділ Діатомові водорості  
Відділ Бурі водорості  
П/ц.Багрянки. Відділ Червоні водорості

### ВІДДІЛ ЗЕЛЕНІ ВОДРОСТІ (*CHLOROPHYTA*)

Об'єднує понад 15 тисяч видів мікроскопічних, макроскопічних, одноклітинних, колоніальних, ценобіальних і багатоклітинних водоростей різної зовнішньої будови тіла. Основна риса – типове зелене забарвлення, оскільки хлорофіл не є замаскованим додатковим пігментом. Запасна речовина – крохмаль, олієподібні речовини.

У примітивних форм клітини без оболонки, у всіх інших оболонка складається з целюлози, пектину. Протопласт виразно диференційований на цитоплазму, хроматофори, мітохондрії, ядро, вакуолі. Хроматофори різні за формою, мають піреноїди. Пігменти: хлорофіл *a* і *b*, каротин, ксантофіл.

**Розмноження:** вегетативне, нестатеве, статеве.

*Вегетативне розмноження* здійснюється шляхом ділення клітин (у одноклітинних форм), частинами слані (у багатоклітинних форм); утворення нових ценобіїв із вмісту клітин старих ценобіїв, за допомогою бульбочок.

*Нестатеве розмноження* представлене утворенням різноманітних типів спор: рухливих з джгутиками зооспор, пасивно рухомих з товстою оболонкою апланоспор, автоспор, гемізоспор. *Автоспори* – не мають джгутиків, покриті оболонкою, є точною копією материнської клітини. *Гемізоспори* – зооспори на амебоїдній (ембріональній) стадії, голі амебоїдні клітини.

*Статеве розмноження* – гологамія, кон'югація, ізогамія, гетерогамія, оогамія. Під час ізогамії копулюють гамети, що виникли

на одній особині, за гомоталічним типом. Такі водорості як правило є одностатевими, їх називають *гомоталічними*. Під час *гетероталізму*- копулюють ізогамети з різних особин. У циклі розвитку більшості представників диплоїдною є лише зигота. В цілому гаплоїдна фаза переважає над диплоїдною. Усі зелені водорості, крім вольвоксових, не рухомі у вегетативному стані.

**Класифікація.** Відділ *Chlorophyta* має два класи: клас Рівноджгутикові (Isocontae) і клас Кон'югати (Conjugatae).

#### КЛАС РІВНОДЖГУТИКОВІ (*ISOCONTA*)

Клас Рівноджгутикові (*Isocontae*) представлений різноманітними водоростями, типи будови яких дають яскраве уявлення про напрямки еволюції тіла водоростей від одноклітинних кокоїдних і монадних до ценобіальних, колоніальних, нитчастих, гетеротрихальних і навіть пластинчастих і сифональних форм.

#### Порядок Вольвоксові (*Volvocales*)

Включає понад 500 видів одноклітинних, колоніальних водоростей, характерною особливістю яких є перебування в активному рухливому стані протягом всього життя.

Типовий представник – *хламідомонада* (*Chlamidomonas*), яка зустрічається в невеликих забруднених водоймах, калюжах. Клітини 2-4 джгутикові, однойдерні, вкриті оболонкою. Хроматофори чашовидні, в цитоплазмі є скоротлива вакуоля, червоне вічко – *стигма*, що містить червоний пігмент *гематохром*. Стигма реагує на світлове подразнення і направляє рух водорості до світла.

*Нестатево* розмножується джгутиковими зооспорами. Материнська клітина втрачає джгутики, її вміст ділиться мітотично на 2-4-8 зооспори, які звільняються з материнської клітини під час розриву її оболонки. *Статево розмноження* настає під час несприятливих умов (недостатньо води, кисню тощо). Відбувається мітотичний багатократний поділ ядра, виникає 32-64 ізогамети. Після виходу в воду вони попарно копулюють, утворюючи зиготу. Після періоду спокою (зими) зигота ділиться мейотично, даючи 4 мейоспори (n), які утворюють джгутики і, розірвавши оболонку, випливають у воду, де розвиваються в гаплоїдні особини. В несприятливих умовах молоді особини не розходяться і не розвивають джгутиків, а утворюють скупчення, виділяють слиз, що покриває їх загальним шаром. У такому пальмелоїдному стані вони переживають тимчасові неприємності довкілля.

Цікавим представником є *дуналиєла солонувидна* (*Dunaliella salina*) – мешканка переважно солоних водойм з високим рівнем солоності. Зовні схожа на хламідомонаду, однак не має відмежованої клітинної оболонки. Розмножується поділом клітини навпіл і гологамією. Має швидкі темпи розмноження. Як джерело провітаміну А – каротину, є перспективною для масового культивування.

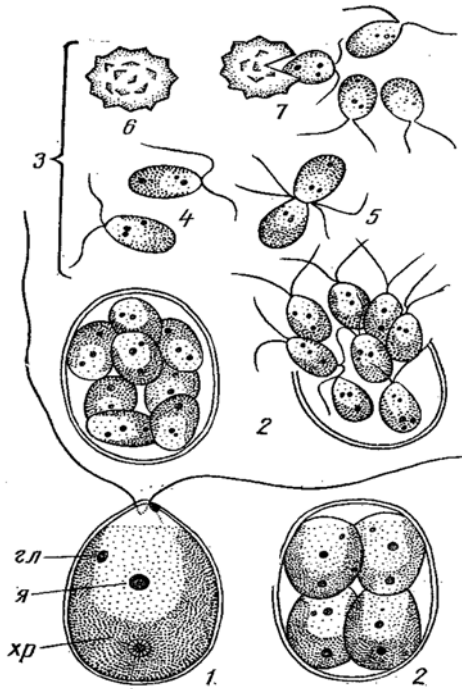


Рис. 36. Хламідомонада (*Chlamydomonas*):

- 1 – будова клітини; я – ядро, хр-хроматофор, гл – вічко.
- 2 – нестатеве розмноження: поділ материнської клітини з утворенням зооспор;
- 3 – статеве розмноження;
- 4 – утворення ізогамет;
- 5 – копуляція ізогамет;
- 6 – зигота, вкрита оболонкою;
- 7 – звільнення молодих особин після редукційного поділу зиготи і розриву оболонки.

*Гоніум* (*Gonium*) – колоніальна водорість, складається із 16 клітин, з'єднаних у кругову пластинку шляхом склеювання оболонок. Джгутики повернуті назовні. Рухається перпендикулярно своїй площині. *Нестатеве розмноження* – в середині кожної клітини утворюється по 16 клітин, що дають нові колонії. Після ослизнення колонія виходить у воду, де доростає до нормальних розмірів. *Статеве розмноження*: ізо-, гетерогамія – молода колонія розпадається на окремі клітини – ізогамети, які шляхом гетероталізму копулюють, утворюють зиготи. Після періоду спокою зигота діляться мейозом і утворює 4 гаплоїдні зооспори, що дають початок колонії із 16 клітин.

*Вольвокс (Volvox)* – колоніальна водорість з найскладнішою будовою. Кулясті ценобії досягають 2 мм, складаються з багатьох тисяч дводжгутикових клітин, розміщених у кулю, обгорнуту слизовою оболонкою, з'єднаних плазмодесмами, в центрі – водяний

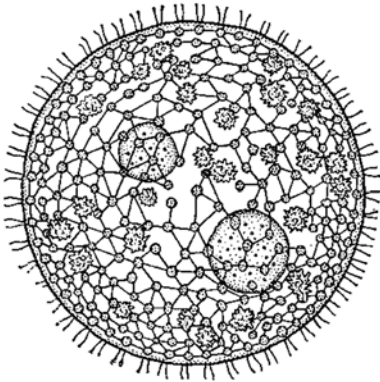


Рис. 37. Вольвокс кулястий (*Volvox globator*).

слиз. Під час *нестатевого* розмноження у межах колонії утворюються спеціальні клітини – *партеногонідії* (8-15 у ценобії).

Партеногонідії діляться, утворюючи пластинку, яка загинається і вивертається. В середині кулі утворюються дочірні колонії, а в них – внучаті. З розривом оболонки материнської колонії *Volvox* – вони виходять назовні. Під час *статевого розмноження* від 5 до 15 клітин перетворюються в антеридії, де утворюють 32-64 сперматозоїда.

А 30 клітин розвиваються в оогонії, в кожному з яких по одній яйцеклітині. Після копуляції зигота (2n) ділиться

редукційно, утворюючи новий гаплоїдний вольвокс. Найбільш поширений *Volvox globator* – вольвокс кулястий у прісних водах.

### Порядок Протококові (Protococcales)

До порядку належать одноклітинні, ценобіальні, колоніальні організми, які є нерухливими у вегетативному стані (на відміну від вольвоксових). Кількість видів – понад 700. Переважно прісноводні, деякі аерофіти, симбіонти на лишайниках, тваринах. Позитивно реагують на органічне забруднення води. Слугують кормом для риб. Окремі види є об'єктами для масового (виробничого) культивування.

Клітина має целюлозну оболонку, одне або кілька ядер, чашовидний хроматофор, піреноїд, вакуолу. Запасні речовини – крохмаль, олія.

*Розмножуються* зооспорами, вегетативним поділом клітин (ценобіальні форми). *Статеве розмноження* – ізогамія, гетерогамія.

Типовим представником є *хлорокок (Chlorococcum)* схожий на хламідомонаду, однак, не має пульсуючих вакуолей, вічка. Його кулясті клітини, поодинокі або у скупченнях, можна зустріти у прісних водах, на корі дерев, на ґрунті. Розмножується зооспорами або ізогамно.

Відомим класичним об'єктом у фізіологічних дослідженнях є одноклітинна водорість *хлорела (Chlorella)*, що нараховує понад 40 видів. Куляста, овальна, має складну, субмікроскопічну будову,

оболонка клітини товщиною від 350А до 1500А. Хроматофор чашовидний, ламелярної структури, між пучками ламел – крохмальні зерна. У цитоплазмі добре помітні ядро, ендоплазматична сітка, мітохондрії. Розмножується апланоспорами. В природних умовах зустрічається там, де і хлорокок. Перспективна для космічної галузі, оскільки швидко розмножуються, активно фотосинтезує, а отже, може поповнювати запаси кисню і використовуватись в їжу під час тривалих космічних мандрівок.

*Протокок (Protococcus)* – зустрічається на корі дерев у вигляді окремих клітин і ценобіїв.

*Сценедесм (Scenedesmus)* – ценобіальний організм із 4-8 клітин, крайові клітини на кінцях з двома виростами. Розмножується апланоспорами. Поширений у планктоні прісних вод. Перспективний для масового культивування.

В стоячих забруднених водоймах, збагачених на сполуки азоту, зустрічається своєрідна колоніальна водорість *гідродукціон (водяна сіточка (Hydrodictyon))*. Її оригінальні колонії мають вигляд замкненої мішковидної сітки довжиною до 0,5 м, завширшки 10-15 см. Кількість клітин у колонії сягає до 20 тис. Клітини циліндричні, довжиною до 0,5-1 см, з'єднані кінцями по 3-4 у вигляді сітки з комірками. Всередині клітини містяться кілька тисяч ядер, велика вакуоля з клітинним соком. Біля стінки клітини розташований складно-розчлений хроматофор з багатьма пиреноїдами. За *нестатевого* розмноження відбувається розпадання прістинного шару протопласту клітини на дрібні ділянки з ядром і шматочком хроматофору, які розвиваються у зооспори по кілька тисяч в одній клітині. Зооспори, рухаючись всередині клітини, формують нову дочірню сіточку, яка звільняється назовні в результаті ослизнення материнської клітини. Статевий процес характеризується утворенням великої кількості дводжгутикових гамет, які виходять у воду і попарно копулюють. Із зиготи розвивається нова колонія.

### **Порядок Улотріксові (Ulothrichales)**

Об'єднує багатоклітинні водорості нитчастої, пластинчастої або трубокподібної форми, як правило, прикріплені до предметів за допомогою базальної клітини, вторинних ризоїдів або підосви. Талом не розгалужений, вкритий слизом. Характерним є наростання талому протягом вегетативної фази шляхом поділу клітин.

*Нестатеве розмноження* – зооспори, апланоспори, акінети – спочиваючі спори. *Статеве розмноження* – ізо-, гетеро-, оогамія.

Типовий представник *улотрікс (Ulothrix)* – однорядна нитка, прикріплюється до субстрату базальною клітиною. Звичайно трапляється у наших річках, де утворює яскраво-зелені обростання підводних предметів близько до поверхні води. Гетероталічна (+ і -). За сприятливих умов розмножується нестатевим з утворенням 2-4 джгутикових зооспор. За несприятливих умов переходить до статевого розмноження, коли утворюються ізогамети, які копулюють за гетероталічним типом. Зигота після спокою дає 4 гаплоїдні зооспори, які проростають.

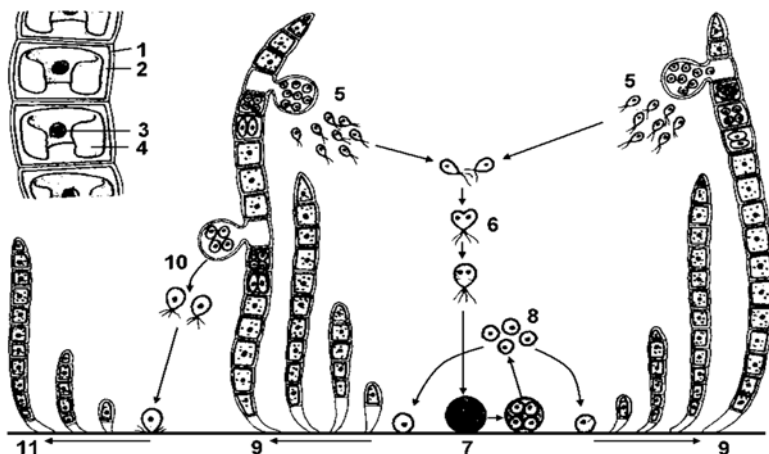


Рис. 38. Життєвий цикл зеленої водорості Улотрікс (*Ulotrix*):  
 1 – оболонка клітини у складі тіла водорості; 2 – цитоплазма;  
 3 – ядро; 4 – хлоропласт; 5 – гаметангій з ізогаметами; 6 – злиття  
 двох ізогамет з утворенням диплоїдної зиготи; 7 – циста у стані  
 спокою; 8 – редукційний поділ всередині цисти з утворенням 4  
 гаплоїдних спор; 9 – проростання спор у молоду особину;  
 10 – спорангій з зооспорами; 11 – проростання зооспор у молоду  
 особину.

*Ульва* (*Ulva*) – морська водорість, слань якої має вигляд широкої пластинки, прикріпленої вузьким кінцем до субстрату. Слань – двошарова багатоклітинна пластинка, звужена у коротку ніжку.

У циклі розвитку має місце ізоморфне чергування поколінь: розрізняють нестатеву рослину (спорофіт) і статеву (гаметофіт), які зовні схожі і різняться лише на цитогенетичному рівні. Зигота проростає у спорофіт без редукційного поділу. Поширена в бухтах і гирлах далекосхідних і південних морів. *Ульва салатна* (*U. lactuca*) – схожа на листя салату зустрічається в злегка забруднених бухтах Чорного моря.

### Порядок Хетофорові (*Chaetophorales*)

Талом складається з розгалужених ниток, диференціюється на горизонтальні нитки, що стелються по субстрату, і вертикальні – прямостоячі. Нитки потоншуються і закінчуються тонким волокном – хетою. Талом наростає внаслідок поділу особливих вставних клітин. Клітини одноядерні, хроматофор пристінний, пластинчастий з піреноїдами. *Нестатеве розмноження* – мікро- і макрозооспори. *Статеве розмноження* – ізогамія. Представники поширені в різних водоймах у вигляді обростання, на корі дерев.

*Трентеполія (Trentepolia)* – аерофіт на корі дерев, особливо берез, де утворює цеглясто-червоні поволоки. Червоний пігмент гематохром зумовлює оранжево-червоне забарвлення, яке з часом у вологих умовах змінюється на зелене внаслідок поступового руйнування гематохрому. Еволюційно хетофорові являють подальший розвиток улотриксових в напрямку ускладнення будови тіла (розгалуження талому).

### **Порядок Едогонієві (Oedogoniales)**

Прості або розгалужені нитки, прикріплені до субстрату розширеною базальною клітиною або ризоїдоподібними виростами. Клітини однадерні, оболонки міцні, іноді просякнуті вапняком. Характерним є вегетативний поділ клітин з утворенням у внутрішніх шарах оболонки клітини товстих валиків, які розправляються після поділу ядра. Верхня частина клітини розростається, туди відходить дочірне ядро з протопластом. Ця дочірня клітина має оболонку із розправленого валика і лише у верхній частині – залишки оболонки материнської клітини, яка ширша і виступає у вигляді ковпачка. Кількість ковпачків вказує на кількість поділів клітини. *Нестатева* розмноження – зооспори, *статева* – оогамія. Представники: *едогонії (Oedogonium)*, *бульбохете (Bulbochaete)*, які зустрічаються у обростаннях прісних водойм.

### **Порядок Кладофорові (Cladophorales)**

Проста або розгалужена нитчаста слань, плаваючі або прикріплені. Клітини багатоядерні. Оболонка товста, шарувата. Поширені в прісній і солоній воді.

*Кладофора (Cladophora)* має нитчастий талом з довжиною нитки до 1 м, складений з крупних багатоядерних клітин. Оболонки клітин товсті і шаруваті. Поширена у прісних водоймах і морях. У молодому віці прикріплена, а пізніше відривається і вільно плаває на поверхні води у вигляді великих скупчень жорстких на дотик нитчастих мас. Розмножується зооспорами, акінетами. Зміна поколінь – ізоморфна.

*Ризоклоній (Rizoclonium)* – слань не розгалужена, утворює пасма.

Філогенетично пов'язані, очевидно, з улотриксовими.

### **Порядок Сифонові (Siphonales)**

Представники порядку – одні з давніх (400 млн. років) водоростей. З їх решток складені вапняки Альп і Гімалаїв, що вказує на широке розповсюдження в минулому. Мають сифональну структуру слані. Слань являє собою величезну багатоядерну з численними зернистими хроматофорами клітину. Внутрішні перегородки можуть виникати в разі пошкодження слані та під час утворення органів статевого розмноження. За формою слані переважає нитчаста будова тіла з різними типами розгалуження:



дихотомічним, пірчастим, кільчастим і т.д. Оболонки інкрустовані вапняком, цитоплазма зосереджена у пристінному шарі, хроματοфори дрібні, веретеновидні чи дископодібні, містять, окрім хлорофілу, додаткові пігменти – сифонантин, ксантофіли. Талом диплоїдний, розмноження статеве – ізо-, гетерогамія, зооспори – як виключення.

Сифонові пішли від протококових шляхом збільшення розмірів тіла без внутрішньої диференціації.

В сучасних умовах поширені переважно в тропіках. Окремі види беруть участь в утворенні вапнякових рифів.

*Каулерпа (Caulerpa)* має велику розчленовану на стебловидну, листовидну і ризоїдальну частини слань розміром до 0,5 м. В середині слані є численні целюлозні балки, які надають їй механічної міцності. Зустрічається каулерпа розгалужена (*C. prolifera*) у Чорному морі та каулерпа гроздевидна (*C. racemosa*) у теплих тропічних морях. Виявлено, що каулерпа продукує токсин каулерпин, який сприяє отруєнню тварин, людини. Її надмірний розвиток негативно впливає на стан водного середовища. Для акваріумів було використано особливий вид каулерпи, який разом з декоративними якостями набув здатності до надзвичайного поширення, перетворившись на агресивного мутанта. В природних умовах морів, куди цей вид випадково потрапив, його колонії, швидко розмножуючись вегетативно, повністю винищують природну флору і фауну акваторії.

Слань *ацетабулярії (Acetabularia)* має вигляд зонтика з ніжкою. *Ацетабулярія середземноморська (A. mediterranea)* поширена у Чорному морі.

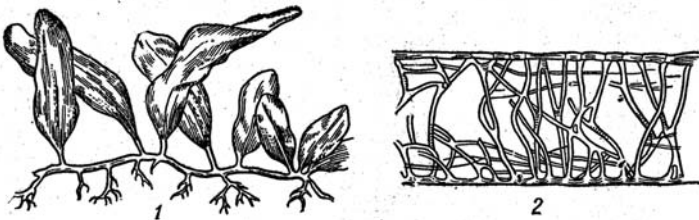


Рис. 39. Каулерпа (*Caulerpa*): 1 – сифональна структура слані; 2 – целюлозні балки всередині слані

### **Походження, еволюція та філогенетичні зв'язки**

Відомо, що існувала група стародавніх одноклітинних зелених джгутикових організмів (*Flagellatae*), яка і дала початок різноманітним зеленим водоростям. Вважають, що першою похідною ланкою були найпростіші вольвоксів (*Volvocales*), які мають джгутики і є рухливими у вегетативному стані (*Clamdomonas*, *Dunaliella*). Від них походять протококові (*Protococcales*), що характеризуються втратою джгутиків і пасивним рухом у товщі води.

Далі ці дві групи розвивались паралельно. Джгутикові – у напрямку утворення ценобіальних (*Eudorina*, *Pandorina*), колоніальних (*Volvox*) форм.

Еволюція протококових була направлена на розвиток, з одного боку, прикріплених до дна форм, з іншого боку – до ускладнення будови слані і утворення нитчастих, гетеротрихальних, пластинчастих форм (*Ulothrix*, *Ulva*).

Окремою сліпою гілкою еволюції протококових було збільшення поверхні тіла без його внутрішньої диференціації на клітини, наслідком якого було утворення сифональної структури (*Caulerpa*).

#### КЛАС КОН'ЮГАТИ (*CONJUGATAE*)

Клас об'єднує близько 4500 видів одноклітинних, слизуато-колоніальних або багатоклітинних нитчастих водоростей. Це давні водні організми, залишки яких відомі з девонського періоду палеозойської ери.

Нитки нерозгалужені, неприкріплені. Клітини однадерні. Хроматофори різних форм – стрічкоподібні, зірчасті тощо. Їх форма – важлива систематична ознака для визначення водоростей. Оболонка клітин целюлозна, у деяких скульптурно потовщена. Продукт асиміляції – крохмаль.

Основна відмінна риса – особливий тип статевого розвитку – кон'югація: відсутність рухливих джгутикових стадій. Життя протікає у гаплоїдній фазі, диплоїдна тільки зигота, яка після періоду спокою ділиться редукційно і проростає усіма клітинами.

Поширені у прісних водоймах, на сирій землі. Класифікація базується на особливостях проростання зиготи, утвореної після кон'югації.

У представників порядку *Mesotaeniales* зигота проростає утвореними редукційно всіма чотирма клітинами.

У представників порядку *Desmidiiales* після редукційного поділу зиготи проростають дві клітини з утворених чотирьох.

У представників порядку *Zygnematales* після редукційного поділу зиготи проростає лише одна клітина з утворених чотирьох.

#### Порядок Мезотенієві (*Mesotaeniales*)

Відомо 75 видів. Слань одноклітинна, інколи у вигляді ниток або колоній. Клітини однадерні, хроматофори різні, часто спіральні. Поширені в прісних водоймах, а також на снігах Арктики. Зигота проростає утвореними редукційно всіма чотирма клітинами.

*Мезотеніум* (*Mesotaenium*) – одноклітинна водорість циліндричної чи еліптичної форми. Кінчики закруглені. Зустрічається на снігах, кризі, скелях, вологому ґрунті.

*Спіротенія* (*Spirotaenia*) – одноклітинна, спіральний хроматофор з багатими піреноїдами.

*Анциклонема* (*Ancyronema*) поширена на снігах Арктики. Оскільки клітинний сік містить антоціан, снігова поверхня має мальовниче забарвлення («червоний сніг»), який дивував першопрохідців арктичних просторів.

## Порядок Десмідієві (Desmiales)

В основному одноклітинні форми, що мають симетричну будову тіла. Клітини одноядерні, хроматофор в центрі, з двох половинок. Форми клітин різні, оболонка шарувата, шипувата, борозниста, часто просякнута солями заліза. Клітини активно рухаються. Розмножуються поділом клітин і статево (кон'югація). Під час поділу клітини поділяються поперечною перегородкою. Дочірні клітини відтворюють симетричну половину оболонки, якої не вистачає. Під час кон'югації після редукційного поділу зиготи проростають дві клітини з утворених чотирьох.

*Клостеріум (Closterium)* – одноклітинна водорість півмісячної форми, хроматофорів два з піреноїдами, розміщені симетрично в центрі клітини. Ядро розміщене посередині й ділить протопласт на дві частини.

*Космаріум (Cosmarium)* – одноклітинна водорість, у якої клітина з хвилястими краями, має перетяжку посередині, яка ділить клітину на дві симетричні половини, з'єднані вузьким перешийком, де і міститься ядро.

*Десмідіум (Desmidium)* – нитчаста водорість, яка складається з чотирикутних клітин, вкритих загальним слизовим чохлам.

*Мікрастеріас (Micrasterias)* – одноклітинна водорість, клітини якої сплюснуті, з глибокою перетяжкою. Краї клітини почленовані на лопаті.

Поширені в торф'яних болотах, деякі зустрічаються в гарячих джерелах з температурою води до 65 °С.

## Порядок Зигнемові (Zygnematales)

*Спірогіра (Spirogyra)* – багатоклітинна нитчаста водорість. Розмножується діленням нитки і статево. Нитка складається із видовжених циліндричних клітин. Має спіральні хроматофори, зависле ядро. Статевий процес зигогамний: дві нитки наближаються, утворюють копуляційний канал, вміст клітини з однієї нитчастої особини переливається до клітини іншої нитчастої особини (драбинчаста кон'югація). Інколи статевий процес відбувається в межах однієї нитчастої особини між двома сусідніми клітинами (бічна кон'югація). Утворюється диплоїдна зигоспора, вкрита трьома оболонками. Після періоду спокою зигоспора ділиться редукційно, утворюючи 4 гаплоїдних ядра. Три з них відмирають, а одне проростає в нову нитчасту особину спірогіри. Поширена в прісних водоймах *спірогіра мінлива (S. varians)*, яка утворює м'які пасма на поверхні річок. *Мужоція (Mougeotia)* – має центральний гребінчастий хроматофор.

На болотах зустрічається *зигнема гребінчаста (Zygnema pectinatum)*.

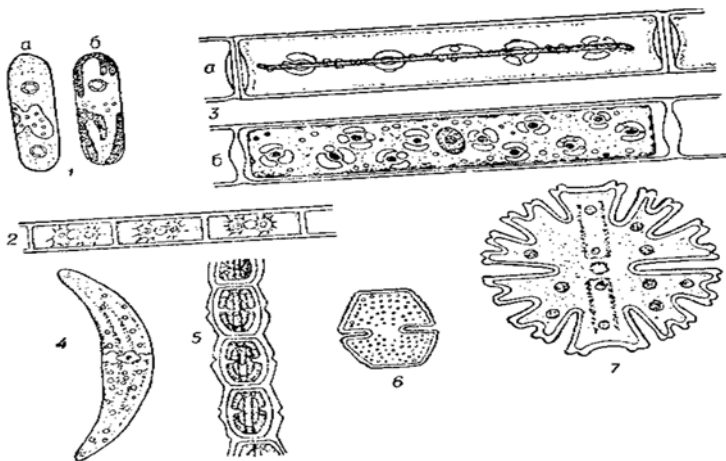


Рис.40. Зелені водорості – кон'югати: 1 – мезотеніум (*Mezotenium*); 2 – зигнема (*Zygnema*); 3 – мужоція (*Mougeotia*); 4 – кластеріум (*Closterium*); 5 – десмідіум (*Desmidiium*); 6 – космаріум (*Cosmarium*); 7 – мікрастеріас (*Micrasterias*).

### **Походження, еволюція та філогенетичні зв'язки**

У філогенетичному плані кон'югати виникли, очевидно, від давніх одноклітинних протококових і представляють собою бічну гілку еволюції зелених водоростей. У межах класу вихідною ланкою вважають представників порядку мезотенієвих (*Mesotaeniales*), які дали початок паралельним групам десмідієвих (*Desmidiiales*) з їх ускладненням будови клітин і зменшенням кількості проростків до двох та зигнемових (*Zygnematales*), у яких виникли нитчасті форми, а кількість проростків зменшилась до одного.

Таким чином, у зелених водоростей представлено **три типи розвитку**:

**I. Гапlobіонт, диплоїдна тільки зигота** (улотрікс, хламідомонада).

**II. Ізоморфне чергування дипло і гаплофаз, мейоз у спорангіях** (ульва, кладофора).

**III. Дипlobіонт, гаплоїдні лише гамети** (ацетабулярія, каулерпа).

### **ВІДДІЛ ЕВГЛЕНОВІ ВОДОРОСТІ (*EUGLENOPHYTA*)**

До відділу відносять одноклітинні та колоніальні форми розміром від 4 до 500 мкм, безбарвні, зеленого і рідко червоного забарвлення. Цікаво, що евгленові мають суміш ознак рослинних і тваринних організмів і дають можливість скласти уявлення про перші живі організми, які існували ще до поділу на рослини і тварин.

Зоологи відносять евгленові до класу джгутикових (Flagellatae). Ботаніки вважають їх рослинними організмами і виділяють в окремий відділ. Для евгленових характерний постійний рух в товщі води, на поверхні субстрату за допомогою 1-2 джгутиків, які виходять із особливого заглиблення на передньому кінці клітини – *глотки*.

Для евгленових характерним є міксотрофне живлення, тобто, крім фотосинтезу більшість видів здатна до сапрофітного поглинання органічних залишків, а деякі представники живляться навіть голозойно (шляхом заглотовання їжі). Клітини евгленових, як у мікроскопічних тваринних організмів, не мають твердої оболонки і захищені ущільненою клітинною мембраною – *перипластом*. Перипласт кожного виду має свій специфічний малюнок: спіральний, повздовжній тощо, який є систематичною ознакою виду. Рухаючись, одноклітинні евгленові завдяки еластичній мембрані – перипласту, здатні до зміни форм клітини: видовжуються, скорочуються у кулю, переливаючи вміст протопласту під час руху. Такий спосіб руху називається – *метаболія*. Окремі види виділяють додаткову оболонку (будиночок), просочений солями заліза, різних архітектурних форм. Біля глотки в місці виходу джгутиків у таких видів формується «комірець» у вигляді особливих виступів різноманітної форми. Відомо 900 видів евгленових водоростей, поширених переважно в невеликих водоймах з прісною та осолоненою водою, в калюжах.

**Будова клітини.** Клітина евгленових має ядро, хлоропласти із хлорофілом а і b, світлочутливе вічко з червоним пігментом *астаксантинном*, який зустрічається ще лише у ракоподібних. Хлоропласти різних форм, мають складну ламелярну будову. Червоний колір забезпечує пігмент *гематохром*. Продукт асиміляції – *парамілон*, який відрізняється як від глікогену, так і від крохмалю. Однак є близьким до крохмалю, хоча не синіє під дією йоду. Відкладається в клітині у вигляді паличкоподібних, видовжених зерняток. Форма зерен парамілону є систематичною ознакою. Крім парамілону в запас відкладається олія. Для клітин евгленових характерна складна система вакуолей. Крім головної вакуолі, зустрічаються скоротливі, додаткові.

За несприятливих умов клітини евгленових втрачають джгутики, озлизнюються і утворюють слизові скупчення, тобто переходять у тимчасовий пальмелоїдний стан. Під час переходу в стадію спокою утворюється циста червоного забарвлення.

**Розмноження.** Розмножуються поділом клітин навпіл.

**Класифікація.** Відділ має три родини, однак тільки представники родини евгленових мають пігменти і стоять близько до водоростей. Найбільш відомим і широко розповсюдженим є поліморфний рід евглена, що налічує близько 155 видів. Евглена (*Euglena*) – одноклітинна водорість овально-видовженої форми. Передній звужений кінець має глотку і джгутик. Задній кінець загострений. Може перебувати в пальмелоїдному стані і в стані

цисти, які супроводжуються втратою рухливості і джгутиків. Поширення різних видів евглени залежить від ступеня забруднення водою. Так, види *E. viridis*, *E. piciformis*, *E. intermedia* зустрічаються у водах із значним ступенем забруднення органічними залишками. *Egranulata* – у майже чистих водах.

У заростях водних макролітів поширені представники роду факус (*Phacus*) – одноклітинної водорості плоскої форми з порисованим перипластом, часто вкритим шипиками, сосочками. На передньому кінці клітини – один джгутик. На задньому кінці клітини розташований хвостовий додаток. У забруднених водах зустрічається вид *Phacus pusilla*, в чистих водах – *Ph. arnoldi* та ін. Для представників роду *Trachelomonas*, поширеним у водоймах України, характерним є будиночок з різноманітними скульптурними формами.

**Походження і філогенетичні зв'язки.** Систематичне положення евгленових довгий час залишалось проблематичним. Однак, виявлення російським ученим Л.С.Ценковським у евгленових пальмелоїдного стану у циклі розвитку, а також з наявність хлорофілу вказують на їх рослинну природу. Амінокислотний склад білків евгленових близький до такого інших рослин. Хлоропласти мають складну ламелярну будову. В той же час вони не мають крохмалю, відкладаючи в запас парамілон. Вважають, що евгленові являють собою бічну сліпу гілку еволюції.

## **ВІДДІ ПІРОФІТОВІ ВОДРОСТІ (*PYRRHOPHYTA*)**

Відомо близько 1100 видів, поширених у малих забруднених органічними залишками водоймах. Це одноклітинні, пальмелоїдні, нитчасті водорості. Характерна риса – дорзовентральна будова клітин. Протопласт може бути вкритий перипластом, целюлозною оболонкою або панциром з двох стулок чи щитків. Одноклітинні форми рухливі, з двома джгутиками різної довжини, які виходять з двох борозен в оболонці.

## **ВІДДІ ЖОВТО-ЗЕЛЕНІ, АБО РІЗНОДЖГУТИКОВІ ВОДРОСТІ (*XANTHOPHYTA*)**

Одноклітинні, колоніальні, багатоклітинні, плаваючі або прикріплені водорості різної будови. Існують у прісних водах, морях, ґрунті, відомо близько 250 видів.

**Будова клітин.** У низькоорганізованих форм протопласт голий або в будиночку. Оболонка пектинова, з двох стулок. У нитчастих форм сусідні стулки між собою з'єднуються. Хроматофори жовто-зелені, містять хлорофіл, ксантофіл, каротин. Запасна речовина – олія. Мають два джгутики: один довгий, пірчастий, направлений уперед; інший – короткий, направлений убік.

**Розмноження.** Розмножуються вегетативно, нестатево (спорами), статеву – ізогамія, оогамія (у деяких).

Водорості цього відділу виявляють паралелізм в історичному розвитку з зеленими, а саме з рівнодугутиковими. Найпростіша *хлорамеба (Chloramoeba)* – гола одноклітинна водорість, рухлива у вегетативному стані, має риси подібності з вольвоксовими.

Слань у *вошерії (Vauseria)* нитчаста, неклітинна, розгалужена, зустрічається на дні струмків і у вологому ґрунті.

*Трибонема (Tribonema)* – багатоклітинна нитчаста водорість, прикріплена до дна замолоду, а пізніше вільно плаваюча у водоймах різного типу.

Багатоядерна слань *ботридіума (Botridium)* має особливу будову і складається із надземного пухиря і підземних безбарвних ризоїдів. Водорість зустрічається на вологому ґрунті, у калюжах. Тому під час посухи протопласт із надземної частини переміщується в підземну, де розпадається на цисти.

### **ВІДДІЛ ХАРОВІ ВОДРОСТІ (CHAROPHYTA)**

До відділу належать близько 440 видів водоростей із складно збудованими таломами, що зовні нагадують собою вищі рослини. Крім того, мають багатоклітинні статеві органи. Поширені у прибережній зоні та на дні переважно прісних водойм і ділянок опріснених морських акваторій. Талом водоростей заввишки 20-30 см мають безбарвні ризоїди, якими водорість прикріплюється до дна. Талом розчленований на головну вісь, яка нагадує «стебло» вищих рослин, але не має складної внутрішньої тканинної організації, та бічні мутовчасті розгалуження, що умовно називають «листочками». В пазухах «листочків» розвиваються бічні «пагони». І головна вісь, і бічні пагони мають вузли і міжвузля та закінчуються верхівковою «брунькою» – клітиною, з якої відбувається наростання талому. Вузол складається з коротких клітин, з них дві розміщені у центрі, а шість розташовуються по периферії. Саме з них і розвиваються «листки» внаслідок поділу клітин. Міжвузля складається з довгої центральної циліндричної клітини, яка вкрита шаром мілких покривних корових клітин, що мають просякнуті сполуками кальцію оболонки. Це так звана «кора», яка може бути одно-, дво- або й трирядною, залежно від кількості шарів корових клітин.

**Будова клітини.** На перших етапах розвитку клітини однадерні, з часом кількість ядер в клітинах збільшується. Хроматофори у харових зернистої форми, багаточисельні, без піреноїдів.

**Розмноження.** Для харових характерними є вегетативне і статеве розмноження.

**Вегетативно** харові водорості розмножуються частинками слані і так званими «бульбочками». У першому випадку з клітин старих вузлів розвиваються особливі вирости «гілочки», які відриваються і дають початок новій особині.

У другому випадку в окремих поодиноких клітинах на вузлах або ризоїдах відбувається відкладення вторинного крохмалю і

утворюються «бульбочки», які після перезимування здатні до проростання й розвитку нової рослини.

*Статеве розмноження* харових здійснюється шляхом *оогамії*. Органи статевого розмноження антеридії і оогонії багатоклітинні й розвиваються у вузлах бічних розгалужень. Більшість харових однодомні, але зустрічаються і дводомні види. Оогоній коричневого забарвлення, має специфічну будову: в центрі розташована велика яйцеклітина, яка вкрита одношаровим покривом із п'яти звивистих трубчастих клітин, що зростаються верхніми кінцями. В місці зростання відчленовуються по одній-дві маленькі клітини, які разом утворюють «коронку».

Антеридій червоного забарвлення, з вкороченою ніжкою, розташований, як правило, поряд з оогонієм, але має нахил до низу. Має вигляд кулі, складається з восьми, рідше чотирьох плоских клітин – щитків. Кожен щиток має рукоятку у вигляді циліндричної довгої клітини, направленої до центру антеридія. Там на кінцях рукояток розвиваються особливі багатоклітинні *сперматогенні нитки* із 100-350 клітин, кожна з яких розвиває по одному спірально закрученому сперматозоїду. Усього в антеридії розвивається до 50 тис. сперматозоїдів.

Після розходження щитків антеридію сперматозоїди виходять у воду і проникають до оогонію через отвір у центрі коронки. Відбувається запліднення. Утворена зигота вкривається оболонкою (ооспора), переходить у стан спокою. Через деякий час зигота ділиться редукційно і проростає. Отже, **у харових диплоїдною є лише зигота.**

**Класифікація.** Харові водорості не відрізняються різноманіттям. Найбільш поширені два роди хара (*Chara*), нітела (*Nitella*).

Найчастіше на дні прісних водойм зустрічається хара ламка (*Chara fragilis*). В перекладі назва роду означає «радість, краса». Має всі описані вище ознаки. Коронка оогонію складається з п'яти клітин.

Рід Нітела (*Nitella*) має 110 видів. Її стеблподібна слань довжиною до 1 м та «пагонами» до 25 см не вкрита коровими клітинами. Коронка оогонію складається з десяти клітин. Найбільш поширена нітела збірноплідна (*N. suncarpa*). Великі розміри клітин нітели дають можливість ученим використовувати водорість для вивчення внутрішньоклітинних процесів, закономірностей руху цитоплазми тощо.

Відомі також роди *Tolytella*, *Nitelopsis*, *Laprotamnion*.

Поширення харових водоростей, як правило, сприяє покращенню гідрологічного режиму водойми, який стає більш стійким, а також розвитку компонентів біоценозу. Так, на талосах харових розвиваються багаточисельні епіфітні мікроскопічні водорості, що є кормом для безхребетних, які в свою чергу, поїдаються рибами. Утворені харовими густі підводні зарості слугують притулком для багатьох видів водних мешканців. Відмічено зменшення кількості личинок комарів у місцях поширення харових,



ймовірно, це пов'язано з виділенням таломами харових антибіотичних речовин. Під час осінніх перельотів бульбочки харових, заповнені крохмалем, є поживою для багатьох видів перелітних птахів. Завдяки наявності сполук кальцію харові використовують як добрива з метою поліпшення якостей важких ґрунтів.

### **Походження, еволюція та філогенетичні зв'язки**

Харові відомі з відкладів девонського періоду палеозойської ери. Залишки харових утворюють відклади мергелів. Філогенетичне положення харових довгий час було невизначеним. Одні дослідники відносили їх до третього класу відділу зелені водорості. Інші вважали самостійною групою, проміжною ланкою між водоростями і мохоподібними. На сьогодні існує припущення, що вони походять від кільчастих сифонових або нитчастих зелених водоростей із порядків улотриксових і кладофорових. Недавні дослідження ДНК дають підстави вважати харові водорості одними із предків наземних рослин.

### **ВІДДІЛ ДІАТОМОВІ ВОДРОСТІ (DIATOMAEAE)**

Налічує близько 10 000 видів одноклітинних, рідше колоніальних організмів, світло-бурих або жовтих. Характеризуються надзвичайною різноманітністю форм клітин, колоній і способів з'єднання клітин в колоніях. Переважно морські планктонні, а також бентосні і перифітонні водорості. Мешканці ґрунту, кам'янистих субстратів у всіх регіонах земної кулі.

#### **Будова клітин.**

Характерна ознака клітин – наявність кремнієвого панцира, за хімічним складом близьким до опалу ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ), що складається з двох стулок: *епітека* (кришечка) та *гіпотека* (коробочка), кожна з яких ще має поясок. Поясок епітеки щільно зімкнутий з пояском гіпотеки. У різних видів діатомових спостерігаються різноманітні характерні скульптурні форми, потовщення панцирів, що є важливою систематичною ознакою. Клітини мають одне ядро, пристінну цитоплазму із зернистими або пластинчастими хроматофорами.



Рис. 41. Хара ламка (*Chara fragilis*)

Пігменти: хлорофіл, каротин, фукоксантин, філоксантин. Запасні речовини: олії, волютин. Крохмаль не утворюється.

**Розмноження.** Розмножуються *вегетативно* – мітотичним поділом протопласту. Після чого обидві стулки розходяться і кожна добудовує нову гіпотeku. Серія таких ділень веде до зменшення особин. Тому важливе місце має *статевий процес*, дуже своєрідний: дві клітини наближаються, скидають стулки, вкриваються слизом. Ядра редуційно діляться, утворюючи 4 гаплоїдні клітини – тетраду. Дві клітини різних тетрад зливаються, інші відмирають. В результаті розвивається диплоїдна зигота, що швидко росте – *ауксоспора*. З неї виростає нова двостульчаста особина.

**Класифікація.** В основу класифікації діатомових покладено особливості будови панцирів клітин. В цілому розрізняють дві головні форми будови панцира: актиноморфні, що мають радіальну симетрію тіла, і зигоморфні, що характеризуються продовгуватою бісиметричною структурою тіла. Актиноморфні форми об'єднують у клас Центричні (*Centricae*).

Зигоморфні форми відносять до класу Пеннатні (*Pennatae*).

#### КЛАС ЦЕНТРИЧНІ (*CENTRICAЕ*)

Мешканці морських акваторій з радіальною симетрією клітин переважно округлої, овальної форми. Інколи клітини об'єднуються у слизові безформні або ланцюжкові колонії. Представники: циклотела (*Cyclotella*), мелозіра (*Melosira*), ризосоленія (*Rizosolenia*), хетоцерос (*Chaetoceros*).

#### КЛАС ПЕНАТНІ (*PENNATAE*)

Прісноводні і морські водорості з двобічною симетрією клітин. Клітини видовжені, еліптичні, інколи асиметричні. Панцирі клітин мають вирости, потовщення, різноманітні архітектурні деталі. Представники: пінулярія (*Pinnularia*), навікула (*Navicula*), фрагілярія (*Fragilaria*). Серед діатомових зустрічаються тіншовитривалі види, які мешкають на різних глибинах. Так, окремі види в океанах виявлені на глибині 350 м, де живляться сапрофітно. Діатомові здатні переносити широку амплітуду екологічних умов: від низьких температур Антарктики, де вони складають 90% всієї альгофлори, до гарячих джерел з температурою понад 50<sup>0</sup> С. За несприятливих умов переходять у стан спокою: утворюють спочиваючі спори. У деяких видів відбувається дроблення протопласту на дрібні кульки.

Важливою передумовою існування діатомових є солоність води, яка сприяє розвитку флори діатомових. Діатомові в своєму складі дуже багаті на поживні речовини (містять до 30% білку, 20% ліпідів, 20% вуглеводів, 30% мінеральних речовин). Це сприяє нагромадженню великої кількості органічної речовини у водних акваторіях й широкому використанню діатомових в якості корму різноманітними водними представниками тваринного світу.

Найдавніші викопні форми діатомових відомі з юрського періоду мезозойської ери. У наступному крейдовому періоді діатомові досягли значного розвитку. Вже з тих часів відомі відклади панцирів відмерлих діатомових водоростей – *діатоміт* і *тріпел*, що використовуються нині у будівництві як теплоізоляційний матеріал. Товщина відкладів діатоміту сягає до 10-100 м.

### **Походження, еволюція та філогенетичні зв'язки**

Вважають, що предками діатомових були давні джгутикові або амєбовидні форми. Діатомові не мають прямих філогенетичних зв'язків з іншими водоростями, і є самостійною високоорганізованою групою водоростей, еволюція яких відбувалась в межах клітинної організації: виникнення і удосконалення форм панцира, розвиток статевого процесу.

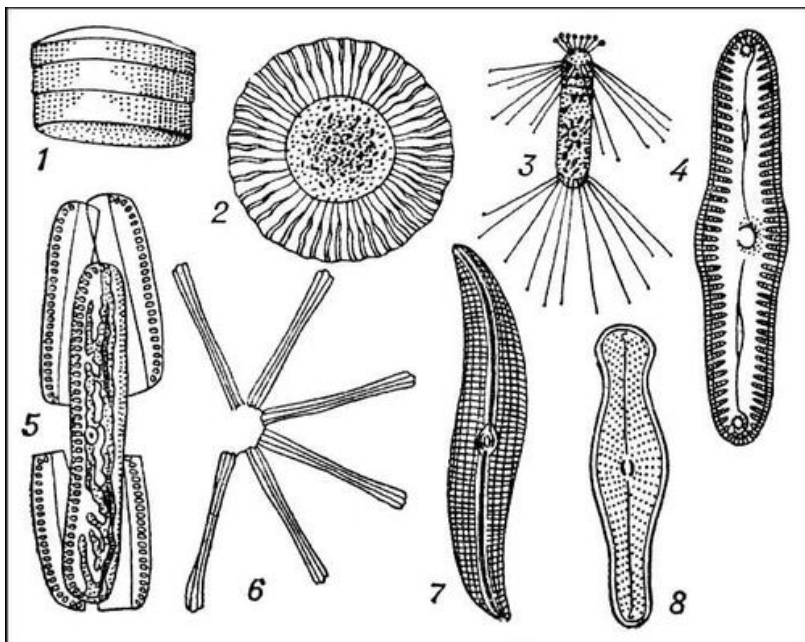


Рис. 42. Діатомові водорості: 1 – *Ethmodiscus gazellae*; 2 – *Planktoniella sol*; 3 – *Corethron valdiviae*; 4 – *Pinnularia viridis*; 5 – *Surirella saxonica*; 6 – *Asterionella gracillima*; 7 – *Pleurosigma attenuatum*; 8 – *Didymosphenia geminata*

### **ВІДІЛ БУРІ ВОДОРОСТІ (РНАЕОРНУТА)**

Налічує близько 2000 видів морських водоростей. Це типові мешканці прибережної зони північних морів та північних частин океанів, де опускаються до глибини 25 м. У теплих морях вони спускаються на глибину до 150 м. Бурі водорості завжди прикріплюються до підводних субстратів, утворюють густі зарості, та, відірвавшись, на поверхні морів утворюють великі скупчення плаваючих мас. Так, в районі теплої течії Гольфстрім у Атлантичному океані, бура водорість саргас утворює море без берегів – Саргасове море загальною площею понад 4,5 млн. км<sup>2</sup>, вага плаваючих мас водоростей складає 20 млн. тон.

**Будова тіла.** У найпростіших таломі нитковидні, кушуваті, у складніших – пластинчасті, шнуровидні, складно морфологічно збудовані, дихотомічно розгалужені. У деяких тіло має паренхімну і навіть тканинну структуру. У будові слані розрізняють *ризойдальну* (коренеподібну), *каудальну* (стеблову) та *філоїдну* (листову) частини. У високоорганізованих видів спостерігається диференціація на тканини. Характерне забарвлення талому від оливково-жовтого до темно-бурого кольорів завдячує суміші пігментів – хлорофілу, бурих каротиноїдів (фукоксантин), каротину, ксантофілу.

**Будова клітини.** Клітини одноядерні. Хроматофори зернисті, багаточисленні. Одна або кілька вакуолей в центрі клітини. Продукти асиміляції – цукри (ламінарін, маніт), олія, дубильні речовини, інколи крохмаль. Клітинна оболонка целюлозна, інколи з пектином, часто ослизнена. У деяких оболонка інкрустована сполуками кальцію або заліза. Наростають бурі водорості верхівками або інтеркалярно. Тривалість життя сягає кількох років.

**Розмноження:**

- *вегетативне* – частинками талому;
- *нестатеве* – за допомогою зооспор, апланоспор, тетраспор, вийняток – фукусові (не мають нестатевого розмноження);
- *статеве* – шляхом ізо-, гетеро-, оогамії. Запліднення відбувається у воді, куди виходить яйцеклітина, а не в оогонії. Ізо- і гетерогаметангії багатоканальні, антеридії і оогонії – одноклітинні. Зигота вкрита оболонкою і після періоду спокою проростає без редукційного поділу.

Особливість бурих водоростей – наявність чітко вираженого чергування поколінь:

**Спорофіт (2n) → редукційний поділ R! → (мейоспори (n)) → гаметофіт (n) → (гамети) → копуляція → зигота (2n) → спорофіт**

Чергування поколінь може бути двох типів: *ізоморфне* або *гетероморфне*. Вийняток – фукусові, які не утворюють спори взагалі.

**Класифікація.** В основу класифікації бурих водоростей покладено особливості розмноження, а саме – тип чергування поколінь. Так, водорості, які мають ізоморфний тип чергування поколінь складають клас Ізогенератні (*Isogeneratae*). Водорості, у яких спостерігається гетероморфна зміна поколінь відносять до класу Гетерогенератні (*Heterogeneratae*). Групу водоростей, які не утворюють спор взагалі, і не мають чергування поколінь визначають як клас Циклоспорові (*Cyclosporeae*).

**КЛАС ІЗОГЕНЕРАТНІ (ISOGENERATAE)**

Зміна генерацій (поколінь) *ізоморфна*, тобто, спорофіт і гаметофіт морфологічно однакові.

*Ектокарп (Ectokarpus)* – нитчаста водорість, слань якої у вигляді розгалуженого кущика висотою до 10-12 см, складається з розгалужених одноядерних ниток, що прикріплюються до підводних предметів на незначних глибинах. Зустрічається у Чорному морі, північних морях. В життєвому циклі ектокарпа домінує спорофіт, на якому утворюються два типи спорангіїв: одноклітинні і багатоклітинні. Багатоклітинні зооспорангії забезпечують нестатеве розмноження ектокарпусу в сприятливих природних умовах. За *нестатевого* розмноження в багатоклітинних спорангіях без редукційного поділу утворюються диплоїдні зооспори, які після розриву оболонки зооспорангія виходять назовні і проростають у диплоїдний спорофіт.

Одноклітинні зооспорангії забезпечують статевий процес і чергування поколінь у життєвому циклі ектокарпусу, особливо в разі виникнення несприятливих умов: в одноклітинних зооспорангіях відбувається редукційний поділ з утворенням численних гаплоїдних дводжгутикових зооспор. Зооспори звільняються у воду і проростають у гаплоїдний гаметофіт, зовні подібний до спорофіта. На бічних гілках гаметофіта формуються гаметангії, де розвиваються гамети. Зовні однакові, гамети відрізняються фізіологічно. Одні гамети мають скорочений термін руху і швидко осідають на дно. Інші характеризуються подовженим терміном руху, наближаються до гамет у спокої і зливаються з ними. Утворена зигота без періоду спокою проростає у нову дочірню особину – спорофіт.

Іншими представниками є диктіота (*Dictyota*), падіна (*Padina*), поширені у водах Чорного моря, а також куглерія (*Cutleria*), що зустрічається в Атлантичному океані та Середземному морі.

#### КЛАС ГЕТЕРОГЕНЕРАТНІ (*HETEROGENERATAE*)

Зміна поколінь *гетероморфна*: спорофіт великий, часто складно морфологічно розчленований. Гаметофіт представлений заростками у вигляді галузистих ниточок, складається із кількох клітин.

За формою таломи бурих водоростей бувають різні – пластинчасті, шнуровидні, інколи велетенських розмірів (від 50 см до 60 м). Як правило, прикріплені до субстрату. У типових представників спорофіт багаторічний, тканинної будови, розчленований на листовидну (філоїд), стебловидну (каулоїд), ризоїдальну (ризоїд) та когтевидну (якою закріплюється) частини. Талом наростає в результаті діяльності меристеми (між філоїдом та каулоїдом). Каулоїд має периферичну корову частину, клітини якої багаті на хроматофори, в центрі розташована серцевина з нещільних ниток, які, очевидно, проводять поживні речовини. Філоїд має помітні шари корових асиміляційних клітин і серцевину. Ріст інтеркалярний – меристема міститься в основі листа.

Розглянемо поширену складно збудовану водорість – *ламінарію (Laminaria)*, таломи якої пластинчасті, часто розгалужені, з повітряними пухирцями. В життєвому циклі домінує спорофіт. На

філоїдах з периферійних клітин утворюються соруси (гнізда) одноклітинних зооспорангіїв, де після редукційного поділу розвиваються гаплоїдні зооспори. Зооспори проростають у чоловічий і жіночий гаметофіти, представлені у вигляді коротких галузистих ниток. Формуються антеридій із сперматозоїдами і оогоній з яйцеклітиною. Після запліднення із зиготи виростає диплобонт – спорофіт.

Таким чином спорофіт є домінуючим поколінням. Гаметофіти мікроскопічні, ростуть до 2,5 років, утворюють гамети, розмножуються ще й вегетативно і довго живуть після звільнення від гамет.

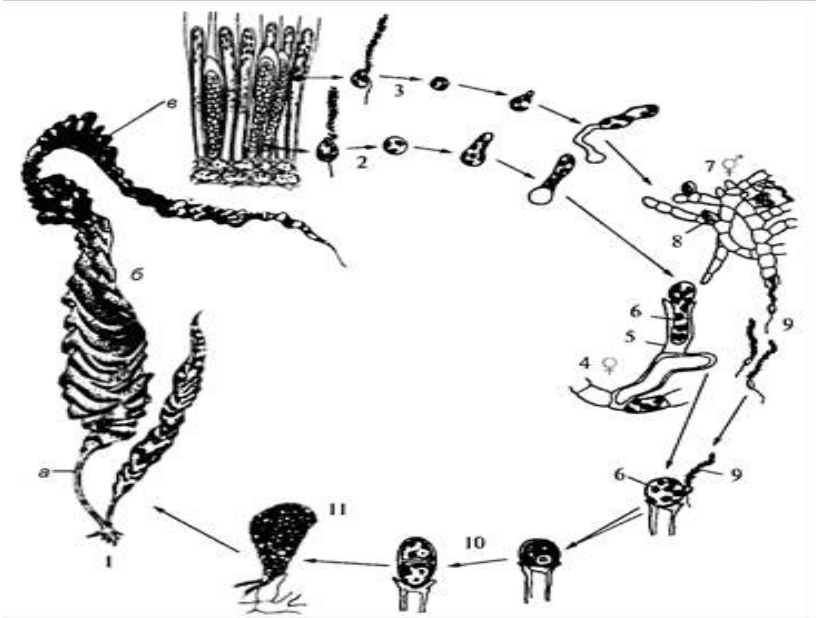


Рис. 43. Життєвий цикл ламінарії (*Laminaria*) 1 – зрілий спорофіт (а – каудальна частина с ризоїдами; б – філоїдна частина; в – зооспорангії з зооспорами); 2 – проростання зооспори у жіночий гаметофіт; 3 – проростання зооспори у чоловічий гаметофіт; 4 – жіночий гаметофіт; 5 – оогоній; 6 – яйцеклітина; 7 – чоловічий гаметофіт; 8 – антеридій; 9 – сперматозоїди; 10 – зигота та її ділення; 11 – молодий спорофіт

У північних морях поширена ламінарія пальчаста (*L. digitata*), у Північному Льодовитому океані та північних частинах Тихого та Атлантичного океанів – л. цукрова (*L. saccharina*), на узбережжях азійських країн л. японська (*L. japonica*). Цей вид культивують, консервують і вживають як харчовий продукт «морська капуста».

На західному узбережжі Америки, Антарктиди зростає велетенська водорість *макроцистис* (*Macrocystis*) довжиною до 60 м.

На гнучких каулоїдах містяться повітряні пухирці. Після відриву плавучі маси макроцистису розносяться течією на далекі відстані.

#### КЛАС ЦИКЛОСПОРОВИ (CYCLOSPORAE)

Головними ознаками представників класу є відсутність спор і чергування поколінь. Водорості є диплобіонтами і розмножується оогамно. Таломи складні, схожі з ламінарієвими, виразно диференційовані на тканини. Наростають діленням верхівкової клітини. У складі класу всього один порядок: *фукусові (Fucales)*.

*Фукус (Fucus)* являє собою плоску, дихотомічно розгалужену шкірясту багаторічну слань довжиною до 1,5 м. Має підшву. З боків талому містяться повітряні пухирі, які забезпечують вертикальне положення.

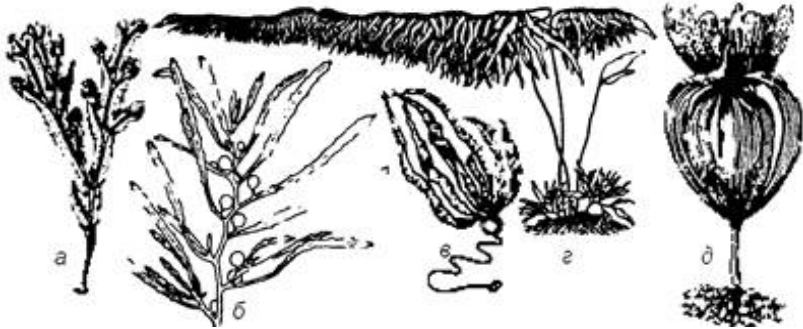


Рис. 44. Бурі водорості: а – фукус (*Fucus*); б – саггасум (*Sargassum*); в – nereocистис (*Nereocystis*); г – макроцистис (*Macrocystis*); д – ламінарія пальчатая (*Laminaria digitata*)

*Розмноження* – на кінцях розгалужень талому розміщені особливі заглиблення – *скафідії*, де містяться ниткоподібні вирости – *парафізи*, між якими в жіночому скафідії розвиваються оогонії, в чоловічому – антеридії. Оогонії та антеридії закладаються без редуційного поділу, який відбувається під час утворення гамет. Запліднення і розвиток зиготи відбувається у воді поза рослиною. Після дозрівання оогонії і антеридії випадають із скафідіїв у воду і статеві клітини звільняються. Сперматозоїди хемотаксично рухаються до яйцеклітини. Зигота без періоду спокою проростає у нову рослину – спорофіт. Таким чином, немає чергування генерацій, а є зміна фаз. Та деякі вчені вважають, що фукус має гаметофіт, але дуже редукований, представлений гаметами і вистільним шаром клітин особливих заглиблень – *концептакул*.

*Цистоцира (Cystoseira)* має вигляд кущика довжиною до 1 м, на розгалуженнях якого чотковидно розміщені повітряні пухирі. Зустрічається в прибережній смузі Чорного моря на глибині 0,5-30 м.

*Саггас (Sargassum)* має багаторічний, добре диференційований талом, що складається з короткої каудальної частини, довгих

розгалужень з філоїдами та вкорочених гілочок з плавальними повітряними пухирями. Види роду поширені в теплих морях і океанах.

*Аскофія (Ascophyllum)* – талом у вигляді дихотомічно розгалуженого кущика завдовжки до 1м. Поширений у північних морях.

Великі розміри бурих водоростей утворюють зарості, де знаходять притулок мальки риб.

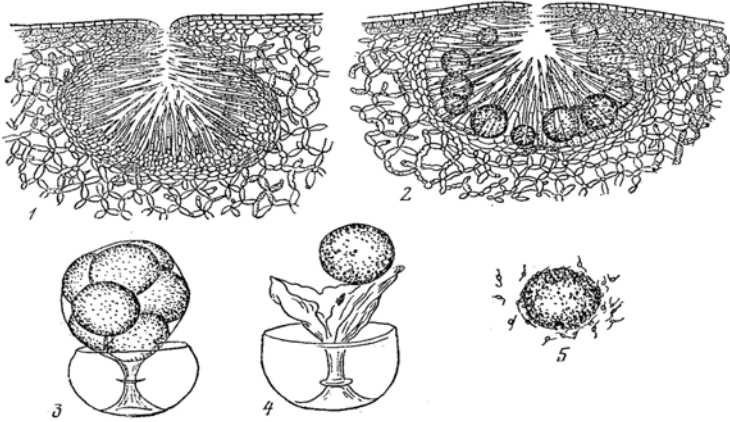


Рис. 45. Розмноження фукусових: 1 – чоловічий скафідій; 2 – жіночий скафідій з оогоніями; 3 – оогоній; 4 – звільнення яйцеклітини; 5 – яйцеклітина в оточенні сперматозоїдів.

Бурі водорості мають велике народногосподарське значення: містять йод, солі калію, вітаміни, амінокислоти, маніт. Їх використовують як добриво, для вигодовування тварин. Окремі види займають важливе місце в раціоні жителів країн Японії, Китаю (види ламінарії, продукт із яких під назвою «морська капуста» широко експортується і в інші країни).

### ***Походження, еволюція та філогенетичні зв'язки***

Окремі залишки бурих водоростей відомі вже із силурійського і девонського періодів палеозойської ери. Про зв'язок з джугутиковими свідчить наявність рухливих джугутикових стадій. Однак, у цілому бурі водорості є високоорганізованою, самостійною за походженням групою нижчих рослин, яка не виявляє рис спорідненості з іншими водоростями. Вони утворюють дві гілки розвитку – з ізоморфною та гетероморфною зміною поколінь. Щодо циклоспорових вважають їх бічною гілкою розвитку внаслідок редукції гаметофіта, аж до втрати його.



## ПІДЦАРСТВО БАГРЯНКИ (*RHODOBIONTA*)

### ВІДДІЛ ЧЕРВОНІ ВОДОРОСТІ (*RHODOPHYTA*)

Загальна кількість видів понад 4000. Поширені в морях та океанах, і є найбільш глибоководними серед водоростей завдяки властивому їм явищу *хроматичної адаптації*. Характерний для них особливий червоний пігмент *фікоеритрин*, який бере участь у фотосинтезі, здатний до поглинання зеленого, синього променів сонячного спектра, що проникають глибоко у воду. На найбільшу глибину, куди сягають лише зелені промені, заходять тільки червоні водорості. У місцях поширення утворюють суцільні зарості. Так, наприклад, в Червоному морі на глибині 60 м водорість філофора утворює філофорові поля площею 10 тис. км.<sup>2</sup>

Деякі види цікаві тим, що у них таломі інкрустовані вуглекислим кальцієм, залізом, магнієм, і вони беруть участь в утворенні вапнякових рифів в морях і океанах.

**Будова тїла.** Талом багатоклітинний, диференційований на листову, стеблову частини і тканини. Периферійні клітини складаються з клітин, багатих на хроматофори. Клітини внутрішніх шарів більші за розмірами, виконують механічну, провідну функції. Клітини з'єднуються плазмодесмами. Ріст слані верхівковий. Талом прикріплюється до підводних предметів. Забарвлення слані яскраво-малинове, темно-червоне, оливково-зелене, залежить від пігментів хлорофілу, фікоеритрину, фікоціану.

**Будова клітини.** Клітини диференційовані на органели: мають пристінну цитоплазму, ядро, хроматофори зірчастої (у примітивних представників) або пластинчастої (у розвинених представників) форми, вакуолі. Продукт асиміляції – олія і *багрянковий* крохмаль (під дією йоду не синіє, а стає червоним). Клітинна оболонка целюлозна з пектиновими домішками, які часто ослизнюються. Клітини з'єднані між собою плазмодесмами.

**Розмноження.** *Вегетативно* червоні водорості не розмножуються, оскільки відокремлені частинки їх слані гинуть.

Важливою характерною особливістю розмноження є відсутність у циклі розвитку рухливих джугтикових стадій.

*Нестатеве розмноження* здійснюється за допомогою спор. Так, у спорангіях нижчих представників червоних водоростей утворюються *моноспори* (по одній в кожному спорангії), а у вищих представників – *тетраспори* (по 4 спори в кожному спорангії). Спори випадають із спорангіїв і, осідаючи на дно, проростають. Спори гаплоїдні, і з них виростає гапобіонт.

У нижчих – моноспорових представників, чергування поколінь відсутнє.

У вищих – тетраспорових, спостерігається *ізоморфне чергування поколінь*.

Із тетраспор розвиваються гаметофіти (n) з гаметангіями. Після запліднення із зиготи виростає диплоїдний спорофіт, морфологічно однаковий з гаметофітом, але з тетраспорангіями.

**Статеве розмноження** – своєрідна ускладнена оогамія. На різних рослинах – одностатевих гаметофітах, формуються чоловічі і жіночі статеві органи: антеридії і карпогони. Антеридії – маленькі безбарвні клітини, розміщуються гронами. З кожного антеридію утворюється одна гола, без джгутиків, статева клітина без джгутиків – *спермацій*, який пасивно током води переноситься до карпогона. Карпогон має колбовидну форму, і складається з *черевця* і *трихогін* – довгої ниткоподібної частини, яка є органом уловлювання спермація. Всередині черевця формується *яйцеклітина*. Карпогони розміщені на спеціальних карпогонних нитках або в *концентакулах* (особливих заглибленнях). Запліднення відбувається в черевній частині карпогона. Зигота, утворившись, без періоду спокою починає ділитись мітозом, і дає диплоїдні карпоспори (2n). Карпоспори розміщені купками, які називаються *цистокарпії*. Після звільнення у воду спори осідають на дно і проростають у диплоїдний *тетраспорофіт*. На тетраспорофіті розвиваються *тетраспороганії*, де в результаті редукційного поділу утворюються гаплоїдні тетраспори, які звільняються у воду і проростають у чоловічий або жіночий гаметофіти.

**Класифікація.** В основу класифікації червоних водоростей покладено будову слані, будову органів розмноження, особливості циклу розвитку. Два класи Бангієві (*Bangioideae*) і Флоридові (*Florideae*) мають досить значні відмінності.

#### КЛАС БАНГІЄВІ (*BANGIOIDEAE*)

До класу належать 60 видів найпримітивніших червоних водоростей одноклітинних, нитчастих, пластинчастих форм. Клітини без плазмодесм, мають один зірчастий хроматофор з піреноїдом. Нестатеве розмножуються моноспорами. Карпогон без трихогін. За статевого розмноження із заплідненої яйцеклітини всередині черевної частини карпогона розвиваються гаплоїдні карпоспори в кількості 2-32. Чергування поколінь відсутнє.

У прісних водах зустрічається нитчаста водорість бангія чорно-пурпурова (*Bangia atropurpurea*). В Чорному і далекосхідних морях поширена пластинчаста яскраво-пурпурова водорість порфіра (*Porphyra*).

#### КЛАС ФЛОРИДОВІ (*FLORIDEAE*)

Налічує до 2500 видів з великими розгалуженими одно і багато осьовими таломами різної форми і складної тканинної будови. Клітини одно- і багатоядерні. Хроматофори різних форм без піреноїдів. Карпогон з трихогіною. Карпоспори розвиваються на особливих виростах черевної частини карпогона – ообластемних нитках.

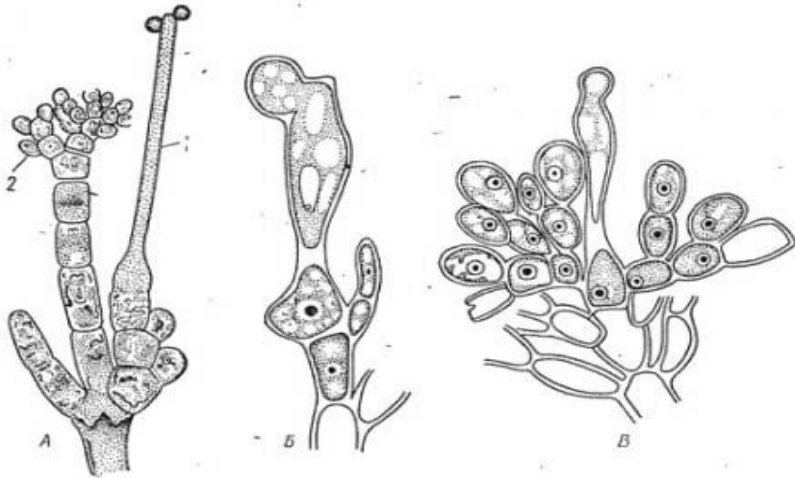


Рис. 51. А — *Nemalion*, ветвь с карпогоном (1) и антеридиями (2); Б — *Batrachospermum*, оплодотворенный карпогон; Б' — развитие карпоспор у *Batrachospermum*

Рис. 46. Розмноження у червоних водоростей. А — *Nemalion*: 1 — карпогон з гронами спермаціїв, 2 — антеридій; В — *Batrachospermum*: запліднений карпогон; В' — розвиток карпоспор *Batrachospermum*.

Чергування поколінь ізоморфне:

**Чоловічий і жіночий гаметофіти (n) → гаметангії (антеридій і карпогон) (n) → гамети (спермації і яйцеклітина) (n) → запліднення → зигота (2n) → диплоїдні карпоспори у цистокарпіях (2n) → тетраспорофіт (2n) → тетраспорангій (2n) → редукційний поділ R! → гаплоїдні тетраспори (n) → чоловічий і жіночий гаметофіти (n).**

Представники: немаліон (*Nemaloin*) має шнуровидний слизуватий розгалужений талом завдовжки 10-25 см блідо-рожевого забарвлення. Зустрічається в теплих морях.

У прісних чистих і прохолодних водах поширений батрахосперм (*Batrachospermum*) з одноосьовим галузистим таломом оливково-синюватого кольору. У морських акваторіях Далекого Сходу поширена анфельція (*Anfelta*), яка має промислове значення у видобуванні йоду. У північних морях зустрічаються делесерія (*Delesseria*), полісифонія (*Polysiphonia*).

Види родів кораліна (*Coralina*), літотамній (*Litotamnium*), летофілум (*Letophilum*) мають таломи, інкрустовані сполуками кальцію і утворюють вапнякові рифи (поблизу о. Шпіцберген).

Червоні водорості мають вагоме промислове значення. З них добувають агар-агар, який використовується у мікробіології, кулінарії; йод для фармацевтичної галузі. Деякі види вживають у їжу: порфіру, яку спеціально розводять в Японії, а також родименію, хондрус – у Шотландії тощо.

### **Походження, еволюція та філогенетичні зв'язки**

У філогенетичному плані остаточно не з'ясовано походження червоних водоростей. Відсутність рухливих джгутикових стадій та подібність у складі пігментів з синьо-зеленими водоростями дає підстави щодо можливого спільного предка. Однак, значні відмінності у будові клітин, структур таломів, способів розмноження вказує, що червоні водорості досягли високого рівня організації. Голі спермації і спори вказують про можливе їх походження від голих одноклітинних ядерних організмів. Це найбільш давня після синьо-зелених водоростей, ізольована, високоорганізована група водоростей, яка не виявляє ознак філогенетичного зв'язку з іншими сучасними водоростями.

---

## **ТЕМА №16. ВИЩІ СПОРОВІ РОСЛИНИ**

---

Загальна характеристика вищих рослин

Відділ Мохоподібні

Відділ Плауноподібні

Відділ Хвощеподібні

Відділ Папоротеподібні

### **Загальна характеристика вищих рослин**

У силурійському періоді палеозойської ери близько 0,5 млрд. років назад в результаті горотворчих процесів частина океанічного дна була піднята на поверхню. Водні мешканці опинились у нових умовах наземного середовища. На цей час атмосфера Землі внаслідок довготривалої у попередні періоди фотосинтетичної діяльності водоростей уже була збагачена киснем. Навколо Землі утворився озоновий захисний екран. Це сприяло збереженню водних організмів у наземному середовищі та їх подальшій еволюції у бік ускладнення будови тіла, способів розмноження. Перші наземні рослини – *ринієфіти* і *псилофіти* мали дихотомічно розгалужені стебельця (теломи) спрощеної будови діаметром 5 мм, висотою до 30 см з ризоїдами та філоїдами. Викапні рештки цих перших наземних рослин були знайдені у відкладах девонського періоду у Канаді – *Psilophyton princeps* (1859 рік, Досон) та Шотландії – *Rhynia* (1917, Кідстон). Ці рослини згодом вимерли, але дали початок вищим рослинам, що еволюціонували у бік ускладнення морфологічної і анатомічної будови тіла, органів розмноження.

## **Класифікація вищих рослин**

### **П/ц Вищі рослини: Cormobionta**

Відділ Мохоподібні: Bryophyta

Відділ Риніофіти: Rhyniophyta

Відділ: Псилофитоподібні: Psilotophyta

Відділ Плауноподібні: Lycopodiophyta

Відділ Хвощеподібні: Equisetophyta

Відділ Папоротеподібні: Pteridophyta

Відділ Голонасінні: Pinophyta

Відділ Покритонасінні: Magnoliophyta

Вважають, що представники зелених водоростей були предками сучасних Мохоподібних. Представники Бурих водоростей з їх чергуванням поколінь і ускладненою будовою талому дали, ймовірно, початок псилофітам і риніефітам.

### **Характерні особливості вищих рослин:**

- мають складну будову тіла. Як правило, тіло вищих рослин поділене на органи: корінь, стебло, листки;
- в анатомічній будові тіла має місце диференціація на тканини: твірні, покривні, механічні, провідні, основні, видільні;
- органи розмноження (спорангії, гаметангії) – багатоклітинні; чоловічий гаметангій (антеридій) має різноманітну форму, жіночий гаметангій (археоній) має колбовидну форму і містить одну яйцеклітину;
- у життєвому циклі має місце обов'язкове чергування поколінь: спорофіта і гаметофіта.

У вищих рослин спорофіт і гаметофіт морфологічно різні (**гетероморфна** зміна поколінь). Більше того, одна із фаз є домінуючою у життєвому циклі, а інша короткочасна. У Мохоподібних в життєвому циклі домінує гаметофіт. Спорофіт у мохів представлений у вигляді коробочки з ніжкою-гаусторією, він розвивається і паразитує на гаметофіті. Мохоподібні, як відомо, найпримітивніші із вищих рослин. Являють собою гаметофітну лінію еволюції, яка не набула подальшого розвитку і є її сліпою гілкою.

На рисунку видно, що гаметофіт в процесі еволюції редукується від трав'янистої форми (у Мохоподібних) та зеленої пластинки (у Папоротеподібних) до мікроскопічних розмірів (у насінних рослин). Спорофіт, навпаки, еволюціонує у бік ускладнення будови від спороносною коробочки (у Мохоподібних) до трав'янистих і дерев'янистих форм у насінних рослин.

У всіх інших вищих рослин (Плауноподібних, Хвощеподібних, Папоротеподібних, Голонасінних, Покритонасінних) у життєвому циклі домінує диплоїдне покоління – **спорофіт. Спорофітна лінія еволюції характеризується різноманітністю життєвих**

**форм спорофіта (трави, кущі, дерева) і поступовою редуцією гаметофіта від маленької зеленої пластинки у вищих спорових (Плауноподібних, Хвоцеподібних, Папоротеподібних) рослин до кількох клітин у насінних рослин (Голонасінних, Покритонасінних).**

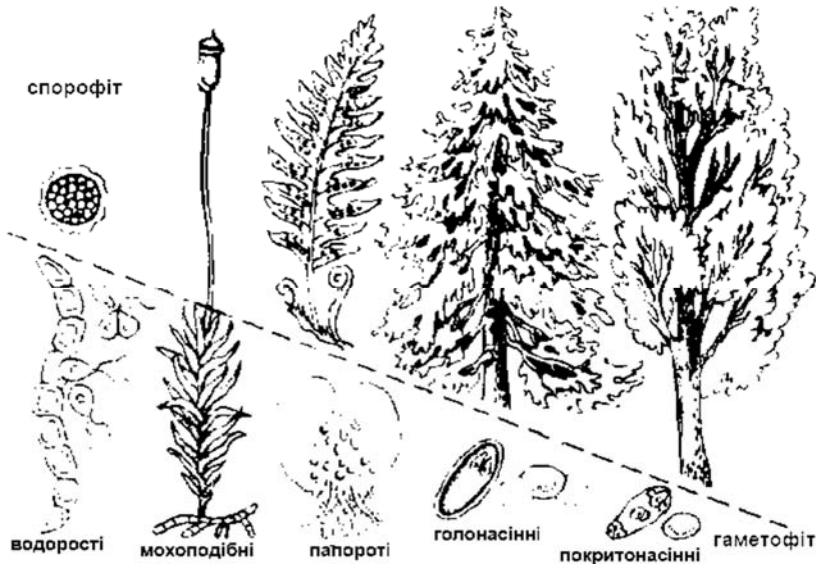


Рис. 47. Співвідношення гаметофітної і спорофітної стадій у життєвому циклі рослин: I – гаметофіт, II – спорофіт: А – водорості; Б – Мохоподібні, В – Папоротеподібні, Г – Голонасінні, Д – Покритонасінні.

### **ВІДДІЛ МОХОПОДІБНІ (*BRYOPHYTA*)**

Налічує 27-30 тис. видів, поширених по всій земній кулі. В Україні – 750 видів. Найпримітивніші серед вищих рослин. Предками мохоподібних вважають давніх представників із відділу Зелені водорості.

У життєвому циклі домінує гаметофіт у вигляді зеленої листуватої пластинки дорзовентральної будови (печіночні мохи) або, частіше, у вигляді невисокого стебельця з ризоїдами та філоїдами. Спорофіт у вигляді коробочки з ніжкою-гаусторією, розвивається прямо на гаметофіті. Після спороношення руйнується.

**Класифікація.** Відділ включає три класи.

**Клас Антоцеротові мохи (*Anthocerotopsida*)**

**Клас Печіночні мохи (*Hepaticopsida*)**

**Клас Листяні мохи (*Bryopsida*)**

## КЛАС ЛИСТЯНІ МОХИ (*BRYOPSIDA*)

Розглянемо особливості будови та життєвий цикл Мохоподібних на прикладі одного з найбільш розповсюджених на Україні мохів – зеленого моху **Зозулиного льону (*Polytrichum commune*)** родини політріхових *Polytrichaceae* із порядку *Polytrichales*

У життєвому циклі домінує *гаметофіт*, представлений багаторічною трав'янистою рослиною. *Стебельце* прямостояче, нерозгалужене, висота приблизно 15-25 см, густо вкрите цупкими лінійно-ланцетними листками – філоїдами, з дуже загостреною верхівкою. Анатомічна будова стебла досить складна: у центрі зачатковий провідний пучок «ксилема», представлена мертвими, витягнутими в довжину клітинами, функціонально схожими на трахеїди, але без пор. Далі 1 – 2 шари клітин, заповнених крохмальними зернами. За ними знаходиться «флоема» з подовженими клітинами, з густим плазматичним вмістом, що відповідає ситовидним трубкам високоорганізованих рослин, але теж без пор. Наступний шар – склеродерма (кора) з листовими слідами, які проникають з листа в стебло, але не досягають пучка. Зовнішній шар епідерми називається *гіалодермою*, він складається з безбарвних клітин. Знизу стебельця розвиваються багаточисленні *ризойди*. Листки – *філоїди* розмішуються по спіралі. Складаються з лінійної пластинки із загостреною зубчатою верхівкою і півчастої піхви. На верхній стороні листа розвиваються пластинчасті вирости *асимільатори*, клітини яких містять хлоропласти. Лист має середню жилку з механічними і провідними (ксилема, флоема) елементами.

### Життєвий цикл Мохоподібних

*Гаметофіт* дводомний. Архегонії у вигляді колбочок групами розміщуються на верхівці жіночого гаметофіта. Антеридії у вигляді мішечків скупчуються групами на верхівці чоловічого гаметофіта. У проміжках між архегоніями і антеридіями розміщуються стерильні нитки – парафізи. Умовно такі скупчення гаметангіїв називають «квітками». За наявності крапельно-рідкої вологи (дощ, роса) сперматозоїди переносяться током води до архегоніїв і відбувається запліднення. Із зиготи розвивається *спорогон (спорофіт)*, що складається з коробочки на довгій ніжці – гаусторії. Коробочка прямостояча або звисла, призматична, 4-5 гранна, зверху вкрита іржаво-повстистим ковпачком, який розвивається із стінок черевця архегонія, і, ніби ковпачком, закриває коробочку спорогонія, називається «*каліптра*». *Коробочка* складається із *урни* – спороносної частини і кришечки. Нижня частина урочки звужена у *шийку*. Стінки урни багатошарові, містять *продихи*, особливо у нижній частині. В центрі урни міститься *колонка*, яка біля кришечки розширюється і формує *еніфрагму* – тонкостінну перегородку, що закриває *урночку*.

Спорангій розміщується навколо колонки. Утворені в результаті редукційного поділу спорогенної тканини гаплоїдні

спори після дозрівання розсіюються в суху погоду завдяки спеціальному засобу: *перистому*. *Перистом* являє собою ряд зубчиків з тупими верхівками, розміщених по краю урночки. Зубчики гігроскопічні. Коли спори дозрівають, ковпачок і кришечка відпадають. У вологий день зубчики, вбираючи вологу, тиснуть на епідфрагму, закриваючи вхід в коробочку, спори залишаються на місці. У жарку суху погоду зубчики відгинаються, даючи спорам можливість висипатись при коливанні коробочки вітром. На ґрунті спори проростають у зелену галузисту ниточку – *протонему*. На ній формуються бруньки, які потім розвиваються у дорослий гаметофіт. Загальна схема життєвого циклу мохів:

**Чоловічий гаметофіт (n) → антеридії (n) → сперматозоїди (n) → Жіночий гаметофіт (n) → архегоній (n) → яйцеклітина (n) → зигота (2n) → спорогон (2n) → мейоз (R!) → спори (n) → протонема (n) → гаметофіт (n)**

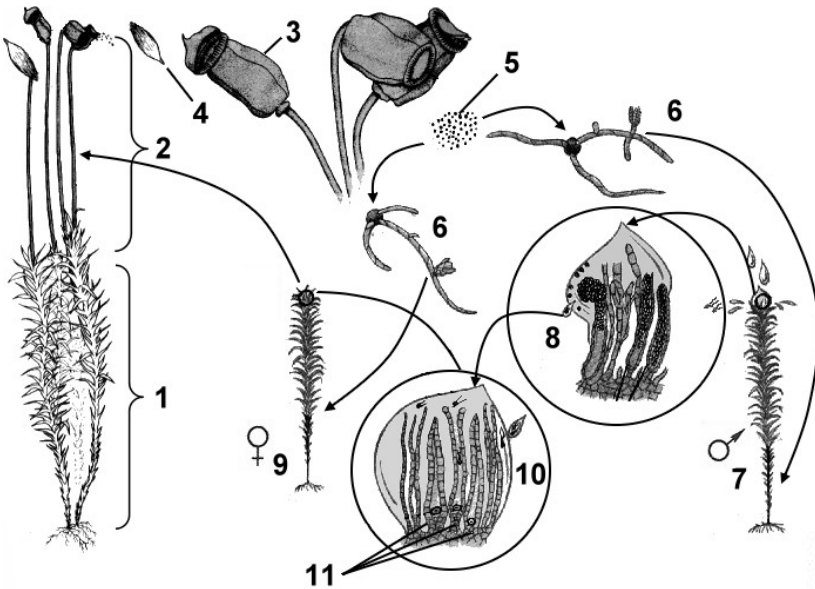


Рис. 48. Схема життєвого циклу мохоподібних на прикладі зозулиного льону: 1 – жіночий гаметофіт; 2 – спорогон; 3 – коробочка зі спорами; 4 – ковпачок; 5 – гаплоїдні спори; 6 – проростання спори; 7 – чоловічий гаметофіт; 8 – антеридії зі сперматозоїдами; 9 – жіночий гаметофіт; 10 – архегонії з яйцеклітинами; 11 – запліднення за допомогою води.

*Біосферне та народно-господарське значення.* Мохоподібні являють собою незамінний компонент біосфери Землі, що бере участь у процесах колообігу речовин в природі.



Мохи разом з водоростями і лишайниками являються піонерами рослинного світу. Вони одними із перших поселяються на субстратах, не придатних до життя інших груп вищих рослин. Ростуть мохи великими скупченнями, утворюючи суцільні мохові дернини зі специфічним мікрокліматом і умовами, що забезпечують існування самих мохів та багатьох видів безхребетних тварин.

Сфагнові мохи регулюють гідрологічний режим території, утворюючи болота, з яких беруть початок ріки. Мохи закріплюють ґрунти, попереджаючи танення вічної мерзлоти у тундрі, а також утворення селів у гірській місцевості.

### **ВІДДІ ПЛАУНОПОДІБНІ (*LYCOPODIOPHYTA*)**

Від ринієфітів і псилофітів походять вищі спорові рослини з домінуванням спорофіта у життєвому циклі: Плауноподібні, Хвощеподібні, Папоротеподібні. Найбільшого розвитку ці рослини досягли у кам'яновугільному періоді палеозойської ери, коли клімат Землі був теплим і вологим: туманна атмосфера, опади сприяли розвитку деревовидних форм вищих спорових рослин з домінуванням спорофіта у життєвому циклі. Деревовидні форми древніх плаунів, хвощів і папоротей у той період були поширені на значних територіях суходолу у вигляді великих лісових масивів на болотистому ґрунті. Після відмирання, поступово нашаровуючись, утворили поклади кам'яного вугілля.

Відділ Плауноподібні становлять окрему лінію еволюції дрібнолистих форм (мікрофільна лінія розвитку), яка виникла і розвинулась з псилофітоподібних форм типу *Asteroxylon*. Деревовидні форми були представлені *Lepidodendron*, *Syggillaria*.

У наш час Плауноподібні представлені лише трав'янистими формами. Загальна кількість сучасних представників – близько 700 видів. Поширені як у помірних (*Lycopodium*, *Hyperzia*), так і тропічних широтах (*Selaginella*).

Сучасні види – багаторічні вічнозелені трав'янисті рослини. Характерні особливості будови:

- стебло і пагони не членисті, без меживузлів;
- листки мілкі, часто лусковидні, з 1-2 жилками;
- підземна частина – кореневище з бічними коренями. Коренева система первинно-гоморизна;
- спорангії містяться на верхньому боці спорофілів (листіків), зібраних у колоски, або спорогенні зони;
- гаметофіти підземні, довжиною 2-20 мм, живляться сапрофітно;
- запліднення пов'язане з крапельно-рідкою вологою.

#### **Класифікація:**

**Клас Плауновидні – *Lycopodiopsida***

**Порядок Плаунові – *Lycopodiales***

**Клас Молодильниковидні – *Isoetopsida***

**Порядок Селягінелові – *Selaginellales***

## КЛАС ПЛАУНОВИДНІ (*LYCOPODIOPSIDA*)

Клас включає представників рівноспорових представників відділу.

### Порядок Плаунові (*Lycopodiales*)

Налічує 50 видів у всьому світі, переважно тропічних форм. У тропіках плауни – епіфіти, в помірному поясі – наземні трав'янисті рослини. В Україні – 8 видів, в СНД – 14 видів. Найбільше плаунів у Південній Америці, на Антільських, Багамських островах. Окремі види заходять високо в гори і за полярне коло. Тварини плауни не їдять. Людина використовує спори плаунів, які містять до 50% олії, з них отримують натуральний тальк, дитячу присипку, а також використовують при фасонному литті, для обсіпання стінок моделей, щоб вони були гладенькими і модель легко відділялася від форми.

Їх представником є Плаун булавовидний (*Lycopodium clavatum*), що зростає в соснових лісах, на Україні доходить до Харкова, Києва і навіть до степової зони. *Lycopodium* у перекладі означає – «вовча лапа», у XVI столітті досліджувався німецьким ботаніком Я. Табернемонтаном. Це багаторічна вічнозелена рослина з повзучим довгим дихотомічно розгалуженим стеблом, має висхідні дихотомічно галузисті пагони, чергові лінійні цілокраї листки, від лежачого стебла по всій довжині утворює тонкі дихотомічно розгалужені корені. Стела має особливості і називається плектостелою: ксилема складається із трахеїд і утворює розчленовані тяжі, флоєма утворена ситовидними трубками і заповнює простір між тяжами ксилеми і навколо неї. Далі: періцикл і ендодерма. Механічна тканина утворює кільце, за нею паренхіма, епідерміс. У корі помітні листові сліди, відгалуження пучка до листків.

У середині літа на вихідних пагонах утворюється по 2 (або 1-3) спороносні колоски. На вісі колосків містяться спорофіли, лускуваті серцевидні, з довгим зазубреним кінчиком. Біля їх основи зверху на короткій ніжці містяться нитковидної форми одногнізді спорангії. Там з клітин археоспорія утворюються тетради спор з товстою сітчастою оболонкою. Вони містять 50% жирної олії, не змочуються дощовою водою, плаваючи на її поверхні (звідси назва «плаун»). Спори вмиваються в ґрунт і через 5-7 років проростають у невелику 2-5 мм бульбочку, що згодом набуває блюдце видної форми – це безбарвний гамето фіт (*заросток*), що живиться сапрофітно і співіснує з грибом, утворюючи мікоризу. Гіфи гриба проникають до корової паренхіми гаметофіта через ризоїди, що вкривають нижню частину «блюдечка» і якими заросток кріпиться до субстрату. Гаметофіт разом з міцелієм гриба розвивається дуже повільно. Дозрівання антеридіїв і архегоніїв настає через 12 – 15 років, а все життя його триває 18 – 20 років. Гаметофіти двостатеві, гаметангії утворюються на верхній стороні тіла. Після запліднення утворюється спорофіт, його стебельце має ніжку з додатковим коренем (бічним). Спочатку живиться з гаметофіту та, вкоренившись, починає самостійне довге життя.

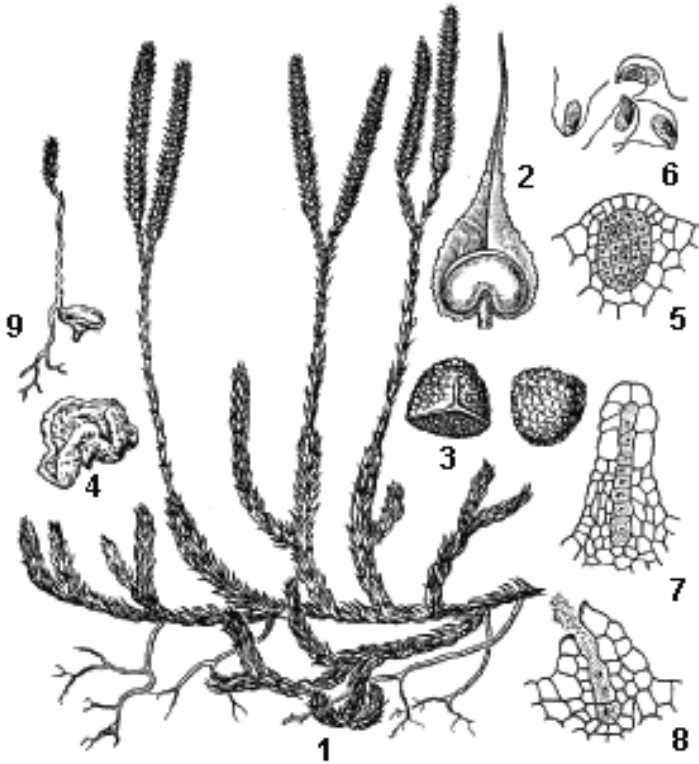


Рис. 49. Плаун булавовидний: 1 – загальний вигляд; 2 – спороносний листок зі спорангієм (спорофіл); 3 – спори; 4 – гамето фіт; 5 – антеридій; 6 – сперматозоїди; 7 – архегоній; 8 – запліднення; 9 – проростання зародку у молодий спорофіт.

#### КЛАС МОЛОДИЛЬНИКОВІ (*ISOETOPSIDA*)

Клас включає різноспорових представників відділу.

#### Порядок Селагінелові (*Selaginellales*)

Включає один рід *Selaginella*, що налічує 700 видів. На Україні зустрічається один вид, більшість поширені у тропіках як епіфіти, ліани, наземні рослини. Розміри від 5 см до 20 м. Практичне значення – тропічні види культивують в оранжереях.

Особливості:

- різноспоровість: мікро і макроспори;
- листки з язичками (лігулами);
- спорофіли зібрані в колоски (стробіли);
- гаметофіти різностатеві, різні за розмірами, дуже редуковані.

Спорофіт селлагінеел зовні схожий на плаунів. У прямостоячих видів листи мілкуваті, однакові, розміщені спіральньо. У видів з лежачим стеблом листки розташовані в 2 ряди, кожен з яких в свою чергу складається з двох тісно зближених листків. Верхній листок маленький, нижній – більший. Корені у селлагінеел утворюються на особливих органах – корененосцях – ризофорах і мають вигляд тонких, дихотомічно розгалужених гілочок. Ризофори не мають кореневого чохла, їх вважають за видозмінені стебла.

Анатомічна будова стебла має особливості:

- епідерма не має продихів;
- під епідермою міститься гіподерма, що складається з механічних клітин;
- кора містить паренхімні і хлорофілоносні клітини (трабекули), між якими є великі повітряні порожнини;
- стебла одна (або кілька), оточена перициклом і ендодермою, ксилема – з трахеїд, флоема – ситовидні трубки з лубом.

Анатомічна будова листка. Філоїди селлагінеел мають вигляд лусок з жилкою і язичком зовні біля основи. Роль язичка не ясна.

Листок має:

- епідерму з продихами з нижнього боку;
- мезофіл – губчаста паренхіма з хроматофорами пластинчастої форми (а не хлорофіловими зернами).

Спорофіли зібрані в шишечки або колоски (стробіли), що розвиваються на кінцях гонів. У пазухах спорофілів – знаходяться мікро- і макроспорангії. Колоски двостатеві: макроспорангії – знизу, мікроспорангії – зверху колоска. Спорангії нирковидної форми. У мікроспорангіях утворюється багато мікроспор, після проростання яких утворюється дуже редукований чоловічий гаметофіт, який не покидає оболонку мікроспори. Він складається з двох клітин:

- проталіальної, яка є вегетативною і не ділиться;
- антеридіальної, з якої утворюється антеридій і сперма генні клітини (сперматозоїди з двома джгутиками).

У макроспорангіях утворюється 4 макроспори, з них – жіночі заростки, які теж не залишають оболонки спори. Заросток багатоклітинний, після розриву оболонки спори він утворює ризоїди і фотосинтезує (клітини зеленіють). На його верхній частині утворюється архегоній. Після запліднення формується зародок. Він має стебельце, 1-2 листочки, ризофор. Закріплюється в ґрунт і проростає.

*Біосферне та народно-господарське значення.* Участь плауноподібних у складі рослинного покриву незначна. Спори плауна, що містять 50% олій, використовують у якості природного тальку, у фасонному литті.

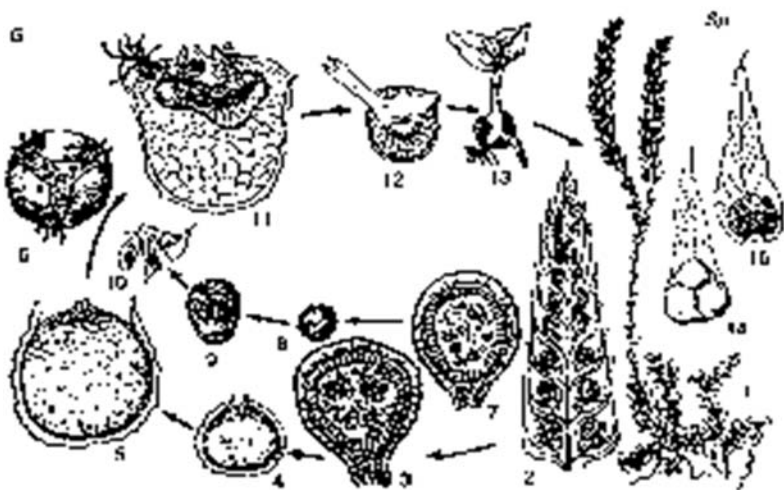


Рис. 50. Схема життєвого циклу селягінели: 1 – загальний вигляд селягінели (спорофіт зі стеблом і спороносними колосками); 2 – спороносний колосок (стробіл); 3 – мікроспорангій; 4,5,6 – утворення макроспор у макроспорангії та проростання макроспори у жіночий гамето фіт; 7,8,9 – утворення мікроспор у мікроспорангії та проростання мікроспори у редукований чоловічий гамето фіт; 10 – сперматозоїди; 11 – жіночий гамето фіт із зародком; 12-13 – розвиток спорофіта із зародка; 14 – спорофіл з мікроспорангіями; 15 – спорофіл з макроспорангіями.

### ВІДДІ ХВОЩЕПОДІБНІ (*EQUISETOPHYTA*)

Представляє лінію розвитку членисто-стеблових форм, що розвинулися з псилофітів. Налічує 29 видів, з них в Україні 9 видів. Розквіт Хвощеподібних мав місце в девонському, кам'яновугільному періодах палеозойської ери. Тоді панували деревовидні форми хвощеподібних: каламіти (*Calamites*), дендрокаламіти (*Dendrocalamites*) і клинолисти (*Sphenophyllum*). До наших днів дійшли тільки хвощі, решта вимерли на початку мезозою.

Характерні особливості:

- в життєвому циклі домінує спорофіт;
- бічне галузнення з мутовчатим розміщенням бічних пагонів;
- листки зібрані в мутовки, редуковані, з однією жилкою;
- вузли і меживузля чітко виражені;
- хлоропласти без піреноїдів;
- спорангії містяться на спорангіофорах – гомологах спорофілів, які відрізняються від них структурно;
- має місце гетероталізм – із однакових за розмірами спор утворюються різностатеві гамето фіти;

- оболонка спор (спородерма), окрім ентими і екзими, має ще один шар – *перину*, який складається з двох спіральньо закручених стрічок – *елатер*, що кріпляться до екзими. Вони гігроскопічні і виконують подвійну функцію: розповсюдження спор і з'єднання спор, що забезпечує спільне проростання чоловічого і жіночого гаметофітів;

- гаметофіти розмірами в кілька мм, зелені, одно- або двостатеві. Запліднення пов'язане з водою.

### Класифікація

У сучасній флорі поширені представники лише одного класу

## КЛАС ХВОЩЕВИДНІ (*EQUISETOPSIDA*)

### Порядок Хвощі (*Equisetales*)

Хвощі – трав'янисті рівноспорові рослини, входять до складу однієї родини Хвощових (*Equisetaceae*) з одним родом Хвощ (*Equisetum*), який має приблизно 29 видів, поширених по всій земній кулі, крім Австралії та Нової Зеландії. У флорі СНД – 13 видів, на Україні – 9. Усі хвощі є багаторічними трав'янистими рослинами, що

живуть у вологих місцях – лісах, на берегах річок, болотах, луках. Хвощі використовують як лікарські рослини. Деякі види (хвощ галузистий) – кормові рослини. У багатьох видів клітини епідерми інкрустовані кремнеземом, який використовують у якості наждачного паперу.

Хвощ польовий (*Equisetum arvense*) іноді є злісним польовим бур'яном. Розвинене кореневище проникає в землю до 1 м глибиною, деякі бічні короткі пагони кореневища утворюють бульби з запасом крохмалю. Добре розмножується вегетативно бульбами, які зимують і дають початок новим рослинам. Корінь має первинну будову. Надземні пагони двох видів:

- спороносні, що виникають раною весною – буруваті, не розгалужені, з колоском на верхівці, після спороношення вони відмирають;

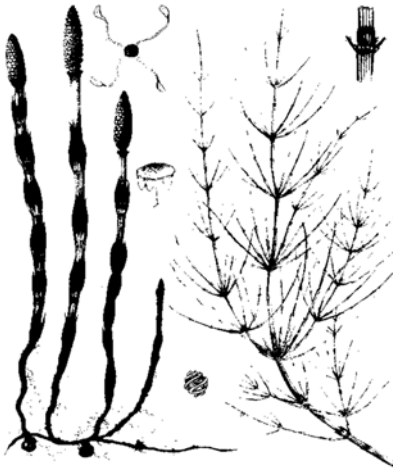


Рис. 51. Хвощ польовий: спороносний і вегетативний пагони

В Україні поширені інші види хвощів: *E. fluviatile* – хвощ річковий, *E. sylvaticum* – х. лісовий, *E. palustris* – х. болотяний, *E. pratense* – х. лучний.

- вегетативні, що з'являються пізніше, ребристі вздовж, кільчасто розгалужені, зелені, асимілюючі, живуть до пізньої осені.

Листки дрібні, розміщені кільцями і мають вигляд піхви, що охоплює стебло, закінчуються чорними з білим облямуванням зубцями. Зубці являють собою редуковані листові пластинки. Оскільки листи редуковані, то органом фотосинтезу є стебло (вегетативне), що має під епідермою добре розвинену хлорофілоносну тканину.

Анатомічна будова стебла має свої особливості:

- епідерма з кремнеземом, має численні продири;
- під епідермою – механічна (на виступах ребер) і хлорофілоносна тканини;

далі:

- корова паренхіма з великими порожнинами;
- ендодерма відокремлює центральний циліндр;
- тип стели – артростела.

Судинні пучки колатеральні, закриті, ксилема розвинена слабо. Пучки розміщуються завжди проти ребер, оточені перициклом. В центрі серцевина, клітини якої з часом розходяться, утворюючи порожнини. Стебло, як і корінь, не має камбію, отже не має вторинної будови. Спороносні пагони товсті, бурі, без хлорофілу, висотою 15-30 см, обхвачені у вузлах трубчастими піхвами з 8-9 зубцями. Спороносні колоски утворюються на верхівці, кожен колосок має вісь, на якій розміщені щитковидні спорофіли. Кожен спорофіл складається з шестикутної пластинки з ніжкою в центрі, якою прикріплюється до осі колоска, і з 5-10 спорангіїв у вигляді мішечків, розташованих навколо ніжки.

У спорангіях шляхом редукційного поділу утворюються спори однакової величини і форми. Вони мають *екзину*, *інтину* і *перину* або *епіспорій* (спіральні елатери). Після проростання спор утворюються *заростки* (гаметофіти), часто різностатеві – у вигляді зелених почленованих пластинок. Жіночі – крупніші і розгалужені, чоловічі – дрібніші і менш розгалужені. Архегонії та антеридії звичайні. Сперматозоїди багатоджгутикові. В умовах наявності крапельно-рідкої вологи відбувається запліднення. Із зиготи розвивається диплоїдне покоління – спорофіт.

Загальна схема життєвого циклу хвощевидних:

**Спорофіт (2n) → спорангії → редукційний поділ (R!) → спори (n) → жіночий (n) і чоловічий (n) гаметофіти → архегонії (n) і антеридії (n) → яйцеклітини і сперматозоїди → крапельно-рідка волога → запліднення → зигота → молодий спорофіт (2n)**

### **ВІДДІ ПАПОРОТЕПОДІБНІ (POLYPODIFORMITA)**

Представляє довголисту (макрофілну) лінію еволюції вищих рослин. Викопні та сучасні трав'янисті та дерев'янисті (в тропіках) рослини, наземні або епіфіти, рідше водяні. Поширені по всій земній

кулі, особливо у вологих тропічних лісах (епіфіти). Відомо понад 12 тисяч видів. В Україні 57 видів.

У циклі розвитку панує спорофіт, який у древніх був представлений деревними рослинами з прямим нерозгалуженим стеблом. У наш час під дією холодного та помірнього клімату виникли нові види.

**Класифікація.** Сучасні папороті представлені у складі трьох класів:

**Клас Вужачковидні (Ophioglossopsida)**

**Порядок Вужачкові (Ophioglossales)**

**Клас Маратієвидні (Marattiopsida)**

**Порядок Маратієві (Marattiales)**

**Клас Папоротеvidні (Polypodiopsida)**

**П/кл. Поліподіди**

**П/кл. Сальвініди**

**П/кл. Марсиліди**

#### КЛАС ПАПОРТЕВИДНІ (*POLYPODIOPSIDA*)

Найбільш поширені папорот. Спорофіт (трав'яниста багаторічна рослина) має вкорочений пагін у вигляді кореневища з слабо розвинутими меживузлями, дорзвентральної будови. Тип стели – сифоностела. Листи великі пірчастоскладні, наростають верхівкою, називаються *вайями*. Часто поєднують дві функції: фотосинтез і спороношення. У деяких видів верхні вайї спеціалізуються на спороношенні, нижні – на фотосинтезі. Спорангії розміщуються на листках вільно, або купками (сорусами), або зростаються у синангії, або містяться в спеціальних утворах – спорокарпях. Більшість видів – рівноспорові, водяні – різноспорові.

Гаметофіт має пластинчасту форму, одностатевий, у водяних – різностатевий. Запліднення відбувається в краплино-водному середовищі.

#### П/кл. ПОЛІПОДІДИ (*POLYPODIIAE*)

У складі підкласу рівноспорові папороті із трьох порядків. Найбільшу роль в екосистемах відіграють представники порядку Багатоніжкові (*Polypodiales*).

#### **Порядок Багатоніжкові (Polypodiales)**

#### **Родина Щитникові (Dryopteridaceae)**

Розглянемо будову і життєвий цикл папоротеподібних на прикладі найбільш поширеного роду Щитник (*Dryopteris*), що налічує близько 150 видів, поширених майже по всіх областях світу, особливо в помірній зоні. У нашій зоні відомо 15 видів, з яких найбільш поширена папороть чоловіча, або щитник чоловічий (*Dryopteris filix-mas*), що росте в листяних та мішаних лісах, серед скель. *Спорофіт* представлений багаторічною трав'янистою рослиною з товстим здерев'янілим темно-бурым кореневищем, горизонтальним або косим, що несе пучок великих (до 80-100 см)



двічіпірчастих листків, які на зиму відмирають. Листки (*вайї*) нарастають верхівкою (як стебло), розгортаючись від основи до верхівки. Розвиваються листки дуже повільно, з'являючись над землею лише на третій рік після закладання їх на верхівці кореневища, де міститься верхівкова брунька.

Стебло має складну будову:

- епідерма, кора, зовнішній шар якої представлений механічною тканиною;
- провідні пучки різних розмірів. Більші за розмірами тягнуться вздовж стебла, менші – відходять від стеблових пучків у листи. Оскільки у папороті листки великі за розмірами (на відміну від хвощів і плаунів), то кожен листовий слід утворює прорив стели (лакуну) – паренхімні ділянки над місцями відходу слідів. У результаті стела (після відмацерування стебла) має вигляд сітки, звідки її назва – *диктиостела* (диктион – сітка). У молодих папоротей біля основи кореневища стела простої будови – *протостела*, яка далі вище по кореневищу переходить в диктиостелу. Відомо, що протостела була представлена у псилофітів, отже, це вказує на походження папоротей від псилофітів.

### **Життєвий цикл**

У середині літа на нижній стороні листа вздовж середньої жилки утворюються спорангії, зібрані в соруси, які вкриті покривальцем – *індузієм*. Спорангії містяться на *плаценті* – масивному вирості нижньої сторони листа, від якого відходить індузія. Сам спорангій має вигляд двоопуклої лінзи на ніжці, вкритий одношаровою оболонкою, на якій розвивається протягом 2/3 довжини шар товстостінних клітин – *кільце*. Зовнішні оболонки клітин кільця тонкостінні, а радіальні і внутрішні – товстостінні. 1/3 клітин залишаються тонкостінними і утворюють *стомій* (вустя). У спорангіях відбувається редукційний поділ спорогенної тканини з утворенням великої кількості гаплоїдних спор. Після дозрівання спор спорангій підсихає, клітини кільця зменшуються в об'ємі і натягують кільце радіальними оболонками. Вустя (стомій) рветься від натягування, і спори висипаються в різні боки на відстані до 1 м. На одній рослині утворюється кілька десятків мільйонів спор. Із спор в умовах достатньої вологи і тепла виростає *гаметофіт* (*заросток*). Він має вигляд зеленої серцевидної пластинки діаметром до 1 см. На нижній поверхні заростка розвиваються ризоїди, якими гаметофіт щільно кріпиться до ґрунту. Там же знизу, біля виїмки розвиваються *архегонії* з червцем, зануреним в тканину гаметофіта, а в ризоїдальній частині утворюються *антеридії* зі сперматозоїдами спіральної звивистої форми, з війками в передній частині. За наявності крапельно-рідкої вологи (дощ, роса) під заростком утримується волога, що сприяє заплідненню. Із зиготи утворюється *зародок спорофіту*, який відразу проростає. Він має корінчик і стебельце з листком. Спочатку живиться тканинами заростка (дуже недовго). Вкорінившись, розвивається самостійно і з часом виростає в багаторічний міцний спорофіт, типову суходільну рослину.

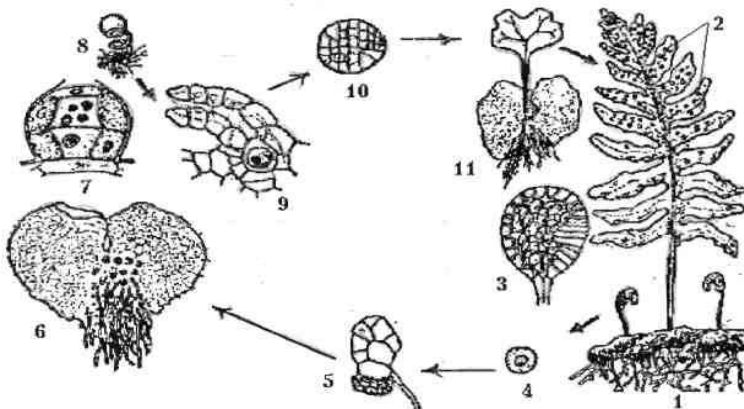


Рис. 52. Схема життєвого циклу папороті щитника чоловічого:  
 1 – спорофіт; 2 – соруси спорангіїв; 3 – спорангій; 4 – спора;  
 5 – проростання спори у гаметофіт; 6 – гаметофіт; 7 – антеридій;  
 8 – сперматозоїд; 9 – архегоній з яйцеклітиною; 10 – проростання зиготи; 11 – молодий спорофіт на заростку.

Папороть чоловіча – важлива лікарська рослина. Її кореневище здавна використовується як глістогінний засіб проти стьожаків і солітера. Препарат «Філіксан» викликає параліч м'язів глистів. Кореневище отруйне.

Досить розповсюдженим представником цього порядку є також Орляк звичайний (*Pteridium aquilinum*). Ростає в соснових лісах, чагарниках. Від довгого підземного кореневища відходять довгочерешкові листки з трійчато-розсіченою пластинкою. Спорангії утворюються на краях трійчастоскладних листків й прикриваються завернутим краєм листа. Кореневище орляка отруйне, містить сапонін (серцевий яд) і орляково-дубильну кислоту.

Деякі види щитника: щитник пахучий (*D. fragrans*), що росте навіть в арктичних широтах, щитник Віларе (*D. villarii*) – мають на листах залозки, які виділяють приємні бальзамічні запахи. Щитник пахучий застосовують в медицині як ранозагоюючий, тамуючий біль засіб.

#### П/кл. САЛЬВІНІДИ (*SALVINIACEAE*)

У складі підкласу різноспорові папороті тропічних і субтропічних, рідше помірних областей, що зростають в умовах водного середовища – на поверхні повільно текучих або стоячих водойм.

#### Порядок Сальвінієві (*Salviniales*)

Включає лише одну родину Сальвінієві (*Salviniaceae*) та один рід Сальвінія (*Salvinia*) у складі 12 видів. На Україні зустрічається один вид Сальвінія плаваюча (*S. natans*). Це реліктовий вид, включений до Червоної книги України (1996).

Стебло сальвінії тонке, горизонтальне, досить розгалужене, несе у вузлах мутовку з трьох листків, з яких два плаваючі, надводні та один підводний. Провідна система в стеблі сальвінії – протостела. В стеблі і листках багато повітряних камер, майже відсутні механічні тканини. Це риси пристосування до водного способу життя.

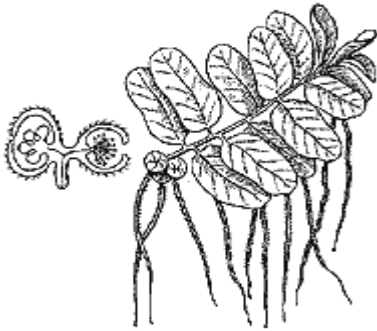


Рис. 53. Сальвінія плаваюча зі спорокарпіїми.

Плаваючі листки асимілюючі, зелені, з овальною або яйцеподібною пластинкою, вкритою численними волосками з шаром воску, з дуже короткими черешками. Підводні листки дуже схожі на корені, бурого кольору, розсічені на 8-12 довгих ниткоподібних частки, густо вкриті короткими волосинками.

Біля основи підводних листків на коротких ніжках містяться групи однакові за розмірами кулясті *спорокарпії* з подвійними оболонками. Соруси мікро- та макроспорангіїв розміщені на особливих підвищеннях – *плацентах*. У мікросорусах утворюється до 500 мікроспорангіїв (в кожному до 64 мікроспор), в макросорусах – до 25 макроспорангіїв (в кожному розвивається лише одна макроспора). Мікроспори проростають усередині мікроспорангія. Дуже редукований чоловічий заросток також частково залишається в оболонці спори. Проросла макроспора дає початок багатоклітинному жіночому заростку, який також не виходить з оболонки макроспори. Кожен жіночий заросток має кілька архегоніїв, але запліднення відбувається лише в одному. Із зиготи розвивається зародок спорофіта.

Спорокарпії зимують на дні водойми. Спорангії і спори сливаються на поверхню води раною весною. Процес проростання спор, запліднення і розвиток заростку відбувається у воді також навесні. І вже на початку червня можна побачити мініатюрні плаваючі сальвінії завдовжки 1-2 см.

---

## ТЕМА №17. ВІДДІЛ ГОЛОНАСІННІ

---

Походження, еволюційне значення насінних рослин  
Будова, сучасне поширення, класифікація Голонасінних  
Клас Хвойні

### Походження, еволюційне значення насінних рослин

Перші Голонасінні виникли у пермському періоді палеозойської ери близько 350 млн. років назад від насінних папоротей та праголонасінних. Їх поява пов'язана зі змінами клімату Землі у бік похолодання і сухості. Розквіт Голонасінних – кінець

палеозойської й середина мезозойської ери. Потім їх витіснили Покритонасінні. У циклі розвитку насінних рослин, як і у Папоротеподібних, домінує *спорофіт*. Гаметофіти редуковані. Усі насінні – *різноспорові*, утворюють мікроспори та макроспори. У них виникає видозмінений макроспорангій – *насінний зачаток*, із якого утворюється *насінина*. Насінний зачаток складається з *нуцелуса* (гомологічний макроспорангій), *інтегумента*, або покриву (одного або двох), *мікроніле* – пилковходу для доступу до жіночих гамет.

В умовах наземного існування *насінина* є більш досконалим утвором еволюції, ніж спора, оскільки:

- є багатоклітинним утворенням;
- містить уже сформований зародок спорофіта;
- має запас поживних речовин для розвитку зародка;
- захищена шкірочкою від несприятливих умов середовища.

### **Будова, сучасне поширення, класифікація Голонасінних**

*Життєві форми спорофіту* Голонасінних – дерева, чагарники, ліани. Трав'янистих форм немає. Галуження бічне, наростання пагонів моноподіальне. Листки у одних видів великі, розсічені, схожі на листки папоротей, у інших – цільні, дрібні, лусковидні або голчасті (хвоя). Корені – головний і бічні, – з мікоризою. Стебло має вторинну будову. Деревина складається із трахеїд. Ситовидні трубки без клітин-супутниць. Наявні смоляні ходи.

На спорофіті розвиваються мікро- і макроспорангії. Мікро- і макроспорангії містяться на мікро- і макроспорофілах, які мають різну будову, і часто зібрані в компактні утворення – *стробіли*. Розрізняють мікро- та макростробіли. У мікро- і макроспорангіях відбувається редукційний поділ спорогенної тканини і утворюються мікро- і макроспори. Із мікро- та макроспор розвивається статеве покоління – чоловічий і жіночий гаметофіти, які є дуже редукованими у Голонасінних.

*Гаметофіти* Голонасінних розвиваються на спорофіті і редуковані до мікроскопічних розмірів. Так, *чоловічий гаметофіт* (пиллох) складається з двох клітин: генеративної та клітини пилкової трубки. Генеративна клітина ділиться з утворенням двох спермій. Пилкова трубка проводить чоловічі спермії (гамети) до насінного зачатку, де формується редукований *жіночий гаметофіт* у складі двох архегоніїв з яйцеклітинами і гаплоїдним ендоспермом.

Для Голонасінних характерним є *одинарне запліднення*: один спермій зливається з яйцеклітиною, другий гине. Із утвореної зиготи розвивається зародок. Він складається з корінця, брунечки, зародкових листочків (або сім'ядолей від 2 до 15).

Отже, Голонасінні *не залежать від водного середовища*. Перетворення насінного зачатка шляхом внутрішнього запліднення в зрілу, готову до проростання насінину, відбувається на

материнській рослині (спорофіті), яка дає захист і живлення. Все це дає Голонасінним переваги для освоєння наземних умов існування перед безнасінними (споровими) рослинами. Спор утворюються мільйони, бо багато з них гинуть без належних умов проростання. Насінин утворюється у значно меншій кількості.

Таким чином, **у процесі еволюції з появою насіння відбулася своєрідна «турбота про потомство»: незалежність статевого процесу від водного середовища, розвиток одиниці розмноження і розселення (насінини) на спорофіті під його захистом, що забезпечило її складну будову і повноцінний розвиток.** У цьому полягає велика біологічна роль появи насіння.

У сучасній флорі налічують близько 800 видів Голонасінних, які розповсюджені по всій земній кулі. Найбільша різноманітність видів спостерігається по периметру Тихого океану, в Австралії і на прилеглих островах.

### **Класифікація Голонасінних**

Відділ нараховує шість класів:

- Клас Насінні папороті – Pterydospermatopsida
- Клас Бенетитовидні – Bennettitopsida
- Клас Гінкговидні – Ginkgopsida
- Клас Саговниковидні – Cycadopsida
- Клас Гнетовидні – Gnetopsida
- Клас Хвойні – Pinopsida

Серед них перші два класи представлені вимерлими групами мезозойських рослин у викопних формах. Клас Гінкговидні монотипний: у сучасній флорі має лише одного представника – релікта третинного періоду гінго дволопатевого (*Ginkgo biloba* L.). У класі Саговниковидні відомі як викопні, так і сучасні форми. Серед сучасних налічується близько 130 видів саговників, поширених у субтропічній і тропічній зонах.

Клас Гнетовидні нараховує 70 видів, мешканців переважно південних регіонів земної кулі.

### **КЛАС ХВОЙНІ (PINOPSIDA)**

Клас Хвойні налічує близько 600 видів сучасної флори, які поширені як у північній, так і у межах південної півкулі. Саме хвойні формують 95% обширних масивів хвойних і мішаних лісів.

### **Життєвий цикл Голонасінних на прикладі сосни звичайної (*Pinus sylvestris*)**

У представників класу Хвойні, або шишконосні, насіння утворюється в стробілах – шишках. Шишка має вісь і дві лусочки: *покривну* і *насінну*. Луски або дерев'яніють (у соснових, араукарієвих, деяких кипарисових) або стають м'ясистими (в

ялівців, тису) або стають шкірястими (туя). У шишках міститься від 1 до багатьох насінних зачатків.

Розглянемо цикл розвитку Голонасінних на прикладі *сосни звичайної (Pinus silvestris)*. Спорофіт – дерево висотою до 50 м, тривалістю життя до 400 років. Галуження бічне. Наростання пагонів моноподіальне. Бічні гілки містяться мутівками на добре вираженому стовбурі. Пагони вкриті бурими лусковидними листами, в пазухах яких містяться вкорочені пагони, що несуть по два голчастих листка (хвоїнки) плоскоопуклої форми з двома провідними пучками в центрі.

Спороутворення починається приблизно на 30-40 році життя. Макро- і мікроспорофіли зібрані в одностатеві шишки (стробіли), які різняться за виглядом, але утворюються на одній рослині (хвоїнці однодомні). Чоловічі шишки містяться групами, жіночі – по одній.

**Чоловіча шишка** утворюється в пазусі листка на місці вкороченого пагону, довжина її 4-5 мм, ширина 3-4 мм. Являє собою пагін з добре розвиненою віссю, на якій спірально містяться мікроспорофіли. Біля основи осі є лусочки, що відіграють захисну роль. Мікроспорофіл яйцевидної форми з двома мікроспорангіями на нижньому боці. В мікроспорангіях до осені закінчується обособлення материнських клітин (археспорій) мікроспор. Весною кожна материнська диплоїдна (2n) клітина в результаті мейозу утворює 4 мікроспори.

Мікроспора гаплоїдна, має 2 оболонки: *інтину* і *екзину* і два повітряних мішечки, які виникають внаслідок розходження цих оболонок. Тут же, в мікроспорангії, мікроспора проростає у чоловічий гаметофіт. Спочатку під час ділення ядра мікроспори утворюється 2 *проталіальні* клітини, гомологічні вегетативній частини чоловічого гаметофіту. Скоро вони руйнуються і під час наступного ділення проростаючої мікроспори утворюються ще дві клітини – маленька *антеридіальна* і велика *вегетативна* (клітина пилкової трубки). Це і є редукований чоловічий гаметофіт у складі двох клітин. Зовні він являє собою так званий *пилوک*, що висипається із пилка (мікроспорангію) через щілину і розноситься вітром. Хвоїнні – вітрозапильні рослини, отже, пилку утворюється багато, він легкий, довго тримається у повітрі. У такому стані чоловічий гаметофіт (пилوک) готовий до запилення.

**Жіночі шишки** утворюються весною на верхівках молодих пагонів, мають більші розміри. Шишка має вісь, що несе луски двох типів: *покривні*, невеликі за розміром і плодущі, або *насінні*, більші, на яких з верхнього боку при основі розміщені насінні зачатки. Плодущі луски містяться в пазухах покривних, і згодом дерев'яніють (вони є редукованими бічними пагонами, а не макроспорофілами).

Насінний зачаток, що за походженням являє собою видозмінений макроспорангій, має таку будову: яйцевидної форми *нуцелус* вкритий захисним покривом – *інтегументом*. Зверху – *мікропіле* (пилковхід). Спочатку нуцелус складається із однорідних диплоїдних клітин. Потім всередині поблизу мікропіле відособлюється одна найбільша археспоріальна клітина. Вона ділиться мейозом і утворює 4 макроспори. Три відмирають, а одна

багатократно ділиться мітозом, формуючи жіночий гаметофіт у складі гаплоїдних клітин, що активно накопичують поживні речовини. Разом вони складають так званий *первинний* (гаплоїдний) *ендосперм* ( $n$ ). Із двох верхніх клітин ендосперму, повернутих до мікропіле, утворюються два колбовидні *археонії*, дуже редуковані, порівняно із папоротями. У розширеній черевній частині мають добре розвинену *яйцеклітину* і черевну *канальцеву клітину*. Шийка археонію складається із кількох канальцевих клітин. У такому стані жіночий гаметофіт готовий до запилення і запліднення.

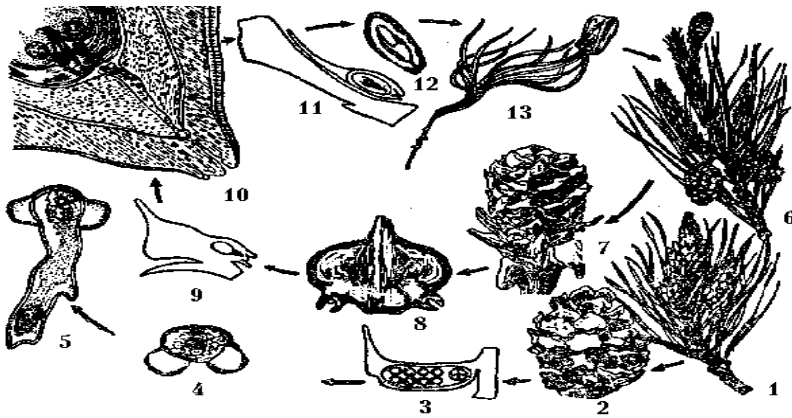


Рис. 54. Схема життєвого циклу сосни звичайної: 1 – пагіт із чоловічими шишечками; 2 – чоловіча шишечка; 3 – мікроспорангій з мікроспорами; 4 – мікроспора з повітряними пухирцями (пилкове зерно); 5 – сформований чоловічий гаметофіт; 6 – пагіт з жіночими шишечками; 7 – жіноча шишечка; 8 – насінна лусочка з двома макроспорангіями (насінними зачатками); 9 – проростання макроспори всередині насінного зачатка; 10 – жіночий гаметофіт з двома археоніями біля пилковходу; 11 – проростання зиготи у зародок; 12 – формування насінини; 13 – проростання насінини.

**Запилення.** Пилкок із чоловічих шишок переноситься вітром на жіночі шишечки, потрапляє до насінних лусочок і до насінного зачатку. Там вловлюється краплиною густої рідини, що заповнює простір між інтегументом і нуцелусом і виступає назовні через мікропіле. Підсихаючи, рідина поглинає пилкок всередину насінного зачатка до нуцелусу. Після запилення мікропіле заростає. Луски жіночої шишечки змикаються. Наступає період спокою до наступної весни. За цей час жіноча шишечка збільшується у розмірах, фотосинтезує й набуває зеленого забарвлення.

**Запліднення.** Наступної весни екзина на пилку тріскається і вегетативна клітина проростає у пилкову трубку (новоутворення у зв'язку з втратою рухливості гамет). Трубка проростає в тканину нуцелусу і направляєтья до археонію. Антеридіальна клітина

ділиться на дві клітини: спермагенну і стерильну, яка гине. Спермагенна ділиться ще раз, утворюючи два спермії. Вони рухаються по пиolkовій трубці, що через шийку архегонію проникає до яйцеклітини. Тургор пиolkової трубки збільшується, кінчик лопається і вміст переливається до яйцеклітини. Один із сперміїв зливається з яйцеклітиною, а другий, як правило, відмирає.

Таким чином, після запилення до запліднення у сосни проходить 13 місяців. Інколи запліднюються обидва архегонії, але повноцінний зародок розвивається у одному.

Із утвореної зиготи (2n) розвивається зародок спорофіту. Розвиток його відбувається за рахунок ендосперму, але не всього, частина залишається для розвитку майбутньої насінини. Зародок складається із короткого стебельця (підсім'ядольне коліно), який несе сім'ядолі (від 2 до 15). Корінець розвивається на нижньому кінці стебельця і направлений в сторону мікропіле. Зародок вкритий ендоспермом, а зовні – інтегументом, що перетворюється на тверду оболонку. Так насінний зачаток перетворюється на насінину. Дозріває насіння восени. В цей час жіночі шишки збільшуються в розмірах до 4-6 см. Узимку плодуші луски дерев'яніють, розходяться і насінини, що лежать відкрито, випадають із шишки. Вітром розносяться навкруги завдяки наявності крилець. Деякий час насінина перебуває у стані спокою, а з настанням сприятливих умов проростає. Отже, сосна має дворічний період розвитку. У 1 рік: весна (запилення); літо – осінь (період проростання гаметофітів); 2 рік: весна (запліднення); літо – осінь (розвиток і визрівання насіння в шишках); зима (розкриття шишок, випадання насіння).

Таким чином, Голонасінні мають ряд прогресивних ознак:

- гаметофіти повністю втратили самостійність, вони утворюються і розвиваються на спорофіті;
- запліднення не пов'язане з водою;
- зародок спорофіту міститься всередині насінини і живиться гаметофітом (ендоспермом), він надійно захищений від несприятливих умов.

---

## **ТЕМА №18. ВІДДІЛ ПОКРИТОНАСІННІ**

---

Походження, характерні ознаки і ароморфози

Покритонасінних

Класифікація Покритонасінних

П/кл. Магноліїди

П/кл. Ранункуліди

### **Походження, характерні ознаки і ароморфози Покритонасінних**

Покритонасінні – найчисельніша група рослин, що налічує 250 тис. видів сучасної флори. Перші Покритонасінні з'явилися,



ймовірно, близько 120-200 млн. років назад у крейдяному періоді мезозойської ери. Центром виникнення квіткових, згідно сучасних уявлень, є південно-східна Азія, зокрема, острови Калімантан, Сулавесі. Саме там знаходиться центр їх видового різноманіття – 120 тис. видів Покритонасінних. Ймовірно, предками Покритонасінних були бенетитовидні із відділу Голонасінних оскільки, згідно стробілярної теорії походження квітки, саме стробіл бенетитів був вихідним для появи і еволюції високоспеціалізованого органу розмноження Покритонасінних – квітки.

**Квітка** — видозмінений укорочений, нерозгалужений пагін з обмеженим ростом, метаморфізованими листками, призначений для утворення спор, гамет, запилення і статевого процесу, в результаті якого утворюється плід і насіння.

Це складна система органів, що забезпечує насінневе розмноження Покритонасінних (квіткових) рослин. У двостатевій квітці проходять мікро- і макроспорогенез, мікро- і макрогаметогенез, запилення, запліднення, розвиток зародка, утворення плоду з насінням. Поява квітки в процесі еволюції – ароморфоз, який забезпечив широке розселення Покритонасінних на Землі.

*Ароморфоз* («airо» – піднімаю, «morphosis» – форма) – один із головних напрямків еволюції, який супроводжується ускладненням будови і підвищенням рівня організації, що веде до розширення можливостей для пристосування організмів.

**Покритонасінні, або Квіткові, рослини, які історично з'явилися після Голонасінних, у своїй організації набули ряд нових прогресивних рис будови і функціонування (ароморфозів).**

1. Життєві форми спорофіта Покритонасінних представлені не тільки дерев'янистими і кущистими формами, як у Голонасінних, але й одно-, дво- та багаторічними трав'янистими.

2. В анатомічній будові стебла спорофіта Покритонасінних провідні тканини сягають найвищого рівня організації, зокрема, ксилема представлена трахеями, а у складі флоєми ситовидні трубки і клітини-супутниці. У Голонасінних ксилема представлена трахеїдами, а флоєма – лише ситовидними трубками без клітин-супутниць.

3. Для Голонасінних характерна стрижнева коренева система, у Покритонасінних зустрічаються також мичкуватий, змішаний типи корневих систем, а також рослини-паразити без коренів.

4. У Покритонасінних з'являється високоспеціалізований орган розмноження – квітка, де відбуваються процеси утворення спор, гамет, подвійного запліднення, в результаті якого утворюються плід і насіння.

5. У Голонасінних має місце запилення вітром. У Покритонасінних значно розширюється коло способів запилення: за допомогою комах, птахів, вітру та інших агентів, що сприяє різноманіттю їх форм та пристосувань.

6. Жіночий гаметофіт Голонасінних формується довго, протягом року. Має два архегонії, у заплідненні, як правило, бере участь лише один з них, другий архегоній гине. У Покритонасінних формування жіночого гаметофіту відбувається за кілька днів або, навіть, годин. Архегонії відсутні. Жіночий гаметофіт має вигляд 8 ядерного зародкового мішка, де представлені, серед інших, одна *яйцеклітина*, а також *центральне диплоїдне ядро*, які відіграють головну роль у заплідненні. Отже, має місце економія часу і енергії в процесі розмноження.

7. Для Голонасінних характерне одинарне запліднення, коли один спермій зливається з яйцеклітиною одного із архегоніїв, інший спермій гине. Із утвореної зиготи розвивається зародок насінини в оточенні гаплоїдного ендосперму – поживної речовини насінини, що за походженням є елементом жіночого гаметофіту.

8. Для Покритонасінних характерне подвійне запліднення, коли один спермій зливається з яйцеклітиною, утворюючи зиготу, а інший – з центральним диплоїдним ядром. Утворюється триплоїдне ядро, яке у подальшому ділиться і розвивається у триплоїдний ендосперм – поживну речовину насінини. Таким чином, триплоїдний ендосперм за походженням представляє сукупність елементів чоловічого і жіночого гаметофітів, що сприяє підвищенню життєвості дочірніх особин.

9. У Голонасінних сформована насінина має лише захисну шкірочку, що розвинулася із інтегументу. У Покритонасінних, крім шкірочки, насінина оточена стінками *плоду*, який формується із стінок зав'язі квітки. *Плід* захищає насіння й сприяє його поширенню.

## **Класифікація Покритонасінних**

Відділ Покритонасінні поділяють на два класи.

### *КЛАС ДВОДОЛЬНІ (MAGNOLIOPSIDA, DYCOTYLEDONEAE)*

Дводольні складають близько 80% усіх Покритонасінних, налічують понад 190 тисяч видів, що об'єднуються в 418 родин, 128 порядків.

Характерні ознаки класу:

- життєва форма спорофіта – дерева, кущі, трави;
- зародок насінини має дві сім'ядолі;
- зародковий корінець виростає в головний корінь, що несе бічні корені. Корінь здатний до вторинного потовщення через наявність камбію. Коренева система стиржнева;
- судинно-волокнисті пучки відкриті, містять камбій, розміщуються в стеблі по колу, або утворюють суцільний циліндр. Камбій утворює вторинне потовщення;
- листки прості і складні з сітчастим жилкуванням;
- число членів компонентів квітки кратне 5, рідше 4.

Клас поділяють на підкласи: Підклас Магноліїди (*Magnoliidae*), Підклас Ранункуліді (*Ranunculidae*), Підклас Гамамелідіди (*Hamamelididae*), Підклас Каріофіліді (*Caryophyllidae*), Підклас Діленіїди (*Dilleniidae*), Підклас Розіди (*Rosidae*), Підклас Ламіїди (*Lamiidae*), Підклас Аїстериди (*Asteridae*).

#### КЛАС ОДНОДОЛЬНІ (*LILIOPSIDA, MONOCOTYLEDONEAE*)

Однодольні складають близько 20% всіх квіткових. 80 тисяч видів Однодольних об'єднуються в 120 родин і 20-37 порядків (за різними системами). Основна життєва форма – трави, рідко – дерева (пальми).

Характерні ознаки класу:

- життєва форма спорофіта – переважно трав'янисті рослини;
- зародок насінини має одну сім'ядолю;
- головний корінь рано відмирає і замінюється системою додаткових коренів. Корінь має лише первинну будову. Коренева система мичкувата;
- судинно-волоконисті пучки замкнені, не мають камбію і розміщені в стеблі безладно. Вторинне потовщення відбувається внаслідок утворення вторинної меристеми в периметральній частині стебла;
- листи прості з паралельним або дуговим жилкуванням;
- число членів компонентів квітки кратне 3,1.

Виділяють підкласи: Підклас Алісматиди (*Alismatidae*), Підклас Ліліїди (*Liliidae*), Підклас Коммелініди (*Commelinidae*), Підклас Арециди (*Arecidae*), Підклас Зінгібериди (*Zingiberidae*).

Слід зауважити, що нині відбувається перегляд класифікації Покритонасінних на основі даних молекулярної філогенетики (аналізу ДНК). Відомі класифікації А. Кронквіста (1981) та А.Л.Тахтаджяна (1997, 2009) вважаються такими, що не відображають походження таксона. На сьогодні увагу привертає класифікація, створена міжнародною Групою філогенії Покритонасінних (*Angiosperm Phylogeny Group*), яка запропонувала свої три варіанти класифікації (опублікувала свій перший варіант таксономії у 1998 (відомий як APG-I), другий у 2003 (APG-II), і третій у 2009 (APG-III) роках. Впродовж останніх років набуває поширення *прагматична систематика Покритонасінних*, викладена Ревілом (2012), Шигуновим О.Б. (2013). Автори виділяють групу базальних Покритонасінних – Кл. *Magnoliopsida* (П/кл. *Magnoliidae* та П/кл. *Nymphaeidae*), а також Кл. *Rosopsida*, або справжні Дводольні та Кл. *Liliosida*, або Однодольні.

#### **П/кл. Магноліїди (*Magnoliidae*)**

Таксон невизначеного рангу та клада Покритонасінних (*Magnoliophyta*), що використовується у системах APG (1998) та APG II (2003).

Ця група не належить ні до Однодольних, ні до Дводольних, а створює третю велику кладу Покритонасінних. Неформально вона належить до парафілетичної групи дводольних рослин. У застарілій системі Кронквіста рослини цієї групи належали до підкласу Magnoliidae, основної групи класу Magnoliopsida (дводольних рослин).

Підклас Магноліїди охоплює 18 порядків і понад 40 родин найпримітивніших сучасних Покритонасінних. Для них характерні архаїчні примітивні ознаки: наявність ациклічних, геміциклічних, рідше циклічних квіток з яскравим забарвленням, простої або подвійної оцвітини з численними тичинками, розташованими в центропетальній послідовності, а типовим є апокарпний гінецей; стиглий пилок дво-, триклітинний.

До підкласу відносяться як дерева, чагарники або деревоподібні ліани, так і трав'янисті рослини (наземні або водні багаторічні кореневищні або навіть безхлорофільні паразитні трави, що живуть на коренях рослин-господарів).

Найбільшою примітивністю характеризуються представники порядку Магнолієцвіті, родин – Магнолієві, Дегенерієві, Гімнандрові та Вінтерові.

**Родина Магнолієві (*Magnoliaceae*)** охоплює 14 родів і близько 250 видів, поширених переважно в субтропіках Східної та Південно-Східної Азії, а також на південному сході Північної Америки, у Центральній Америці та Вест-Індії. Магнолієві належать до давніх квіткових рослин; в крейдовому та третинному періодах вони були широко поширені аж до сучасної Арктики.

**Життєва форма:** вічнозелені або листопадні дерева, чагарники, рідше ліани. Листки прості, цілісні або лопатеві, великі, з великими опадаючими прилистками, що обвивають бруньку. Після опадання прилистки залишають рубець навколо вузла.

**Квітки** великі, діаметром зо 30-40 см, поодинокі, двостатеві, здебільшого верхівкові, з видовженим квітколожем. Члени оцвітини розташовані більш-менш циклічно, тичинки і маточки – по спіралі на видовженому квітколожі. У квітки, як правило, є три чашолистка та шість і більше пелюсток. Тичинки вільні або зі зрощеними тичинковими нитками, з великим мікроспорангієм. Гінецей (жіноча частина квітки) апокарпний (роздільний), складається з багатьох спіралью розташованих плодолистків. Кожна маточка має верхню зав'язь з однією камерою і одним або більше насінним зачатком на краях.

**Плоди** – багатолистянки, рідше багатогорішки, коробочки або ягодоподібні. Насіння велике, зародок дуже дрібний.

**Формула квітки:**  $\sigma^9 * \text{Ca}_3 \text{Co}_{3+3} \text{A}_\infty \text{G}_2$

**Поширення в Україні:** Ряд представників родини інтродуковані в Україні, культивуються в умовах Криму: магнолія великоквітова (*Magnolia grandiflora*), тюльпанне дерево (*Liriodendron tulipifera*). Окремі листопадні форми витримують умови відкритого ґрунту навіть на широті Києва, Львова, Ужгорода тощо.



Рис. 55. *Magnolia grandiflora*



Рис. 56. *Liriodendron tulipifera*

**Родина Лаврові (*Lauraceae*)** містить 30 родів і близько 2200 видів. Лаврові – одна з найважливіших тропічних родин. Лише деякі представники проникають у субтропічні зони. Багато представників родини – великі дерева, що досягають верхніх ярусів лісу. Але зустрічаються серед них і невеликі дерева й чагарники. Листки прості, цілісні, з внутрішніми ефірними залозками, з характерним різким запахом. Лаврові дуже легко розпізнаються за своїми 3-2 – членними поліциклічними дрібними квітками. Квітки в суцвіттях, маточково-тичинкові, рідше маточкові і тичинкові, правильні. Тичинок 9-12 у 3-4 колах, нитки їх біля основи мають залозки; у деяких родів лише два або навіть одне коло фертильних тичинок; пиляки чотиригнізді або двогнізді в результаті абортів двох гнізд; пиляки відкриваються 2-4 клапанами. Маточка завжди одна, з єдиним насінним зачатком. Плід – кістянка або ягодоподібний. Дуже характерна купула (більш або менш розросле квітколоже) біля основи плоду. Якщо плід сухий, що буває рідко, то купула разом із плодом нагадує жолудь дуба.



Рис. 57. Лавр благородний (*Laurus nobilis*)

## Підклас Ранункуліди (*Ranunculidae*)

Підклас Ранункуліди в філогенетичному плані являють собою подальший розвиток магнолієвих у бік утворення трав'янистих форм. Це трав'янисті рослини з маточково-тичинковими, ациклічними або циклічними квітками з багатьма тичинками і маточками. Охоплює 4 порядки, 12 родин, понад 3000 тис. видів.

### Порядок Жовтецевоцвіті (*Ranunculales*)

**Родина Жовтецеві (*Ranunculaceae*)** – велика позатропічна родина. Нараховує близько 60 родів і 2000 видів. У флорі України – 135 видів Жовтецевих.

*Життєва форма:* багаторічні трави, рідше куці, ліани або однорічники.

Листки чергові, прості, рідше складні, без прилистків.

*Квітки* поодинокі або зібрані у суцвіття – колоски, китиці, волоті. Зав'язь верхня, одногнізда, з численними насінними зачатками.

Ця родина і нині перебуває у процесі інтенсивного видоутворення. Так, квітка жовтецевих еволюціонувала від невизначеної кількості членів простої оцвіттини до п'ятичленної подвійної оцвіттини, від ациклічної до гемі- і циклічної квітки.

*Плоди* у жовтецевих здебільшого апокарпні: збірна листянка, сім'янка, рідше ягода.

Будова квітки та тип плоду покладено в основу класифікації у межах родини, де виділяють 6 підродин.

Розрізняють чотири основні типи квіток у жовтецевих:

**Підродина Анемонові (*Anemonoideae*)**

*Квітки* примітивні, актиноморфні, з простою віночковидною оцвітиною, тичинок і маточок багато.

*Формула квітки:* \*♂♀ P<sub>5-20</sub> A<sub>x</sub>G<sub>20</sub>

*Плід:* збірна сім'янка

*Типові представники:* Анемона або Вітряниця, Соншироколистий, Ломиніс прямий, Печіночниця, Калюжниця.

**Підродина Жовтецеві (*Ranunculoideae*)**

*Квітки* актиноморфні з подвійною оцвітиною. Тичинок і маточок багато.

*Формула квітки:* \*♂♀ Ca<sub>5</sub> Co<sub>5</sub> A<sub>x</sub>G<sub>20</sub>

*Плід:* збірна сім'янка

*Типові представники:* Жовтець їдкий (*Ranunculus acris*), Жлопозучий (*R. repens*), Купальниця (*Trollius europaeus*), Горицвіт, або Адоніс весняний (*Adonis vernalis*).

**Підродина Дельфінієві (*Delphinioideae*)**

*Квітки* зигоморфні, з подвійною оцвітиною, мають шпорце – пристосування до запилення комахами, яке утворене видозміненими чашолистками і пелюстками.

*Формула квітки:* ↑♂♀ Ca<sub>5</sub> Co<sub>2-4</sub> A<sub>x</sub>G<sub>1-5</sub>

*Плід:* листянка, багато листянка, коробочка

Типові представники: Дельфіній (*Delphinium*), Сокирки (*Consolida regalis*), Борець (*Aconitum*).

**Підродина Рутвицеві** (Thalictroideae)

Квітки з вторинно редукованою оцвітиною як результат пристосування до запилення вітром. Оцвітина проста чашечко видна з рано опадаючими листочками. Тичинок багато й вони довші за листочки оцвітини. Маточок багато.

Формула квітки: \* $\sigma^{\circ} \rho^{\circ} P_4 A_{\infty} G_{5-9}$

Плід: багатогорішок

Типові представники: Рутвиця мала (*Thalictrum minus*)

**Підродина Коптисові** (Coptidoideae)

Квітки дрібні, актиноморфні у суцвіттях. Плід: багатонасінна ягода.



Рис. 58. *Coptis chinensis*



Рис. 59. *Actaea spicata*

Типові представники: Коптис китайський (*Coptis chinensis*) і Воронець колосистий (*Actaea spicata*)

**Підродина Чемерникові** (Helleboroideae)

Квітка правильна, оцвітина складається з п'яти забарвлених чашолистків, пелюстки (5-8) трубкоподібні, перетворені на нектарники. Тичинок багато. Маточок 3-10.

Плід: шкіряста багатолістянка.

Типові представники: Чемерник чорний (*Helleborus niger*).

Характерна біохімічна ознака родини: наявність у представників родини отруйних речовин: алкалоїдів, глікозидів, які у малих дозах мають лікарське значення, а у великих дозах призводять до отруєння. Як правило, тварини на пасовищах не поїдають жовтецеві. З аконіту у Древній Греції та Китаї добували отруту для стріл. В Тибеті аконіт називають «царем медицини» за його лікарські властивості. З адонісу отримують заспокійливий препарат «Адоніс-бром». Коптис китайський є натуральним антибіотиком і стимулятором імунної системи.

## П/кл. Гамамелідіди (Hamamelididae)

Давня група деревних рослин, що походять від древніх магнолієвих. Основний напрямок еволюції – перехід від ентомофілії до анемофілії (запилення вітром). Квітки мілкі, безпелюсткові, роздільностатеві або двостатеві. Включає 20 порядків, 22 родини. На Україні в природних умовах поширені представники двох порядків.

### Порядок Букоцвіті (Fagales)

Родина Букові (Fagaceae)

### Порядок Березоцвіті (Betulales)

Родина Березові (Betulaceae)

## Порядок Букоцвіті (Fagales)

**Родина Букові (Fagaceae)** – 8 родів, 900 видів, поширених в тропічних, субтропічних і помірних областях земної кулі.

*Життєва форма:* дерева, кущі, листопадні і вічнозелені.

*Листки:* прості, цілісні або перисто-лопатові, з прилистками, що рано опадають.

*Квітки:* дрібні, роздільностатеві, з простою 4-8 членною оцвітиною, зібрані у сережки або головки. Тичинкові квітки мають від 4 до 20 тичинок. Маточкові – з однією маточкою, що складається з 3-6 плодолистків. Зав'язь нижня, 3-6 гнізда, з 2-6 насінними зачатками, із яких розвивається лише один.

Формула квітки:  $\uparrow \delta \text{ P}_{4-8} \text{ A}_{4-20} \quad \uparrow \text{ P}_{4-8} \text{ G}_{(3-6)}$

*Плід:* горіх, оточений пліскою.

Рід Бук (*Fagus*) – нараховує 10 видів, на Україні – 2 види.

*Квітки:* тичинкові зібрані у головчасті суцвіття, маточкові – по 2-4, оточені щетинистою пліскою.

*Плоди:* тригранні горішки, їстівні у лише підсмаженому вигляді, оскільки містять алкалоїд фагін, що знешкоджується під час термічної обробки.

Бук лісовий (*F. sylvatica*) – могутнє тіньовитривале дерево висотою до 35 м, що зростає в Прикарпатті, утворюючи темні букові ліси або входить до складу дубово-буково-грабових лісів.

У горах Криму зростає бук східний (*F. orientalis*).

Бук має цінну деревину, що використовується для виготовлення меблів. Із горішків добувають харчову і технічну олію.

Рід Дуб (*Quercus*) – 600 видів, на Україні – 3 види. Могутнє дерево висотою до 40 м., віку сягає до 1000 років і більше.

*Квітки:* тичинкові – у сережках, маточкові зібрані по три у головки. Маточка складається із трьох плодолистиків.

*Плід:* циліндричний горіх з пліскою (жолудь). Має цінну деревину.

Дуб звичайний, або черешчатий (*Q. robur*) – важлива лісоутворююча порода, що формує як чисті дубові ліси (діброви), так і виступає домінантом в угрупованнях з іншими деревними породами: дубово-буково-грабові ліси на Правобережжі, дубово-липово-кленові на Лівобережжі, дубово-ліщинові в північній частині України. Цвіте у квітні-травні.





Рис. 60. Дуб звичайний:  
1 – загальний вигляд гілочки з суцвіттями; 2 – чоловічі сережки;  
3 – жіночі квітки; 4 – чоловічі квітки; 5 – жіноча квітка; 6 – плід: горіх з блискою (жолудь)



Рис. 61. Каштан посівний:  
1 – пагін; 2 – маточкові квітки, зібрані по три; 3 – плід.

форми, занурені у голчасту блиску, їстівні. З них добувають борошно і випікають хліб.

### Порядок Березоцвіті (Betulales)

**Родина Березові (Betulaceae)** – нараховує 6 родів, 150 видів, поширених переважно у поза тропічних регіонах.

*Життєва форма:* дерева, кущі.

*Листки:* прості, чергові з прилистками, що рано опадають.

*Квітки* роздільностатеві, без оцвіттини або з зачатковою 2-4 членною оцвітиною, у дихазіях, зібраних у суцвіття сережки або головки. Тичинкові, мають від 2 до 14 розщеплених тичинок,

Дуб звичайний має дві форми. Дуб ранній (*var. praecox*) навесні зацвітає рано, рано розпускається листя. Восени скидає листки на зиму. Дуб пізній (*var. tardiflora*) цвіте пізніше на два тижні. Восени листки буріють, але не опадають, перезимовують.

*Q. petraea* – дуб скельний, поширений в лісах Прикарпаття.

*Q. borealis* – дуб бореальний, або північний, культивується у лісо-насадженнях, характеризується загостреними листовими пластинками. Із культивованих видів практичний інтерес представляє дуб корковий (*Q. suber*), який дає цінну сировину – корок для помисловості.

Рід Каштан (*Castanea*) нараховує 10 видів, поширених на Кавказі, у південній Європі. В Україні культивується каштан посівний (*C. sativa*). Листки гостро зубчасті, тичинкові квітки у сережках, маточкові зібрані по 2-4. Горішки плоско округлої

маточкові – з однією маточкою із двох плодолистиків. Зав'язь нижня, двогнізда.

Формула квітки:  $\uparrow \sigma^{\text{P}}_{2-4} \text{A}_{2-14} \uparrow \text{P}_{2-4} \text{G}_{(2)}$

Плід: горіх або горішок, що міститься у пазусі 3-5 лопатевої луски.

Представники родини входять до складу лісоутворюючих порід. Деревина широко використовується у різних галузях народного господарства.

Рід Береза (*Betula*) нараховує 50 видів. На Україні в природних умовах зростає 4-5 видів. Квітки у триквіткових дихазіях, тичинок 2, горішок сплюснутий з двома перетинчастими крильцями. Кора біла, містить бетулін. Найбільш поширена Б. повисла, або бородавчаста (*B.pendula*, *B.varricosa*), дерево висотою до 25 м, з довгими звислими бородавчастими гілками, що зростає у лісах як домішка, або утворює чисті березові деревостани. Як правило, береза першою оселяється на згаріщах. На болотах, у вологих місцезростаннях у лісах зустрічається Б.пухнаста (*B. pubescens*), що характеризується густо опушеними молодими пагонами та спряганими догори гілками.

Два види Б.низька (*B. humilis*) та Б. карликова (*B. nana*) – кущисті форми висотою до 1,5 м з маленькими округлими або злегка загостреними листками, рідко зустрічаються на болотах Полісся. Охороняються як реліктові види.

Рід Вільха (*Alnus*) – 30 видів, на Україні три види.

Чоловічі квітки у триквіткових дихазіях, зібраних у сережки. Маточкові – у двоквіткових дихазіях, що разом зібрані у головки.

Приквітки маточкових квіток при плодах дерев'яніють, утворюючи луски, що разом нагадують шишечки до 2 см завдовжки.

Плід: плоский червоно-бурий горішок до 2 мм діаметром.

У прибережній зоні, вологих лісах поширена В. чорна, або клейка (*A. glutinosa*) – дерево висотою 20-25 м з чорною корою, міцними коренями, що часто виходять на поверхню, листки округлі або

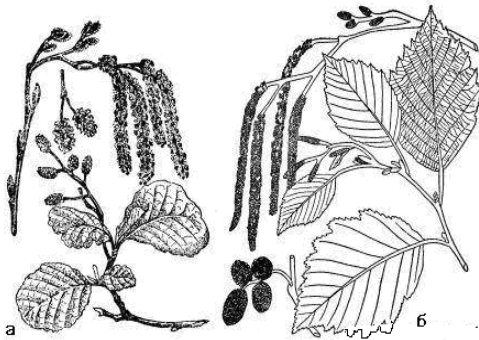


Рис. 62. Загальний вигляд квітучих пагонів: а – Вільха чорна; б – В.сіра.

оберненояйцевидні з виїмкою на верхівці. Зацвітає рано на весні до розпускання листків. Лікарська рослина, супліддя (шишечки) якої використовують при шлунково-кишкових захворюваннях. Деревина вільхи стійка проти гниття.

Всіра (*A. incana*) – дерево 10-15 м з сірою корою, листки загострені. Пагони і бруньки неклеїкі. Росте у вологих місцезростаннях у лісах Полісся.

Рід Граб (*Carpinus*) – 25 видів, на Україні – 2 види.

**Квітки:** тичинкові і маточкові у довгих сережках, розвиваються разом з листям. Чоловічі сережки до 6 см завдовжки, зібрані в циліндричні квіткові суцвіття. Кожна квітка має приквіткову червонувату лусочку, при основі якої знаходяться 5-7 тичинок. Жіночі сережки короткі, компактні (до 2 см завдовжки) при



достиганні видовжуються (до 15 см), малоквіткові. Квітки мають просту оцвітину, яка має короткий зубчастий відгин, тому вони сидять у пазухах дрібних покривних лусок. Пізніше покривні луски розростаються, утворюючи листопадібну трилопатеву обгортку (плюску). При достиганні плодів обгортка стає шкірястою і покриває горішок.

**Плід:** горіх, 3-6 мм у довжину, овальної форми, бурого забарвлення, ребристий на дотик. Зверху плід має залишки оцвітини.

Рис. 63. Граб звичайний:  
1 – пагін з листками і плодами; 2 – чоловіча сережка; 3 – жіноча сережка; 4 – чоловіча квітка; 5 – жіноча квітка; 6 – плід горішок з трилопатевою плюскою.

Граб звичайний (*C. betulus*) дерево 20-25 м заввишки, зростає у лісовій зоні правобережжя, де утворює чисті деревостани (грабинники) або виступає домішкою у дубово-грабових та дубово-буково-грабових лісах. Тіньовитривалий, має тверду і важку деревину, що

використовується як паливо та у деревообробній промисловості.

Граб східний (*C. orientalis*) зустрічається у нижньому поясі гірського Криму, де утворює низькорослі зарості разом з ялівцем.

Рід Ліщина (*Corylus*) нараховує 15 видів, поширених у межах північної півкулі. На Україні – 1 вид.

**Листки:** чергові, оберненояйцеподібні, широкі (7-16 см завдовжки і 4-8 см завширшки), біля основи скошеносерцеподібні, нерівномірно зубчасті, на коротких черешках.

**Квітки:** тичинкові у одноквіткових дихазіях, зібраних у сережки. Маточкові – у двоквіткових. Зацвітає рано навесні до розпускання листків.

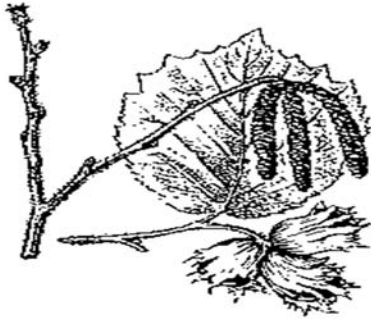


Рис. 64. Ліщина звичайна: пагін з чоловічими сережками, пагін з листком і плодами.

*Плід:* горіх, заглиблений у пліску. Насіння містить жири і білки. Є цінною харчовою сировиною для отримання олій, борошна.

Найбільш поширена Л. звичайна (*C. avellana*) – кущ висотою до 5 м, що утворює підлісок у складі дубово-ліщинових лісів. У культурі зустрічається Л. деревовидна, або ведмежий горіх (*C. colurna*) (батьківщина – Кавказ), дерево до 30 м з розлогою кроною.

### **П/кл. Каріофіліди (Caryophyllidae)**

Ймовірно, виникли від давніх Ранункулід, еволюціонували у бік пристосування до аридних (теплих і сухих) умов існування. У складі 3 порядків, 19 родин. Життєва форма: одно-багаторічні трави, напівкущі, кущі, невеликі дерева. Поширені по всій земній кулі. Представлені лісовими, лучними, напівпустельними видами рослин. Квітки двостатеві, одностатеві, циклічні, з подвійною оцвітиною або безпелюсткові.

#### **Пор. Гвоздикоцвіті (Caryophyllales)**

Родина Гвоздичні (Caryophyllaceae)

Родина Лободові (Chenopodiaceae)

Родина Щирицеві (Amaranthaceae)

#### **Пор. Гречкоцвіті (Polygonales)**

Родина Гречкові (Polygonaceae)

#### **Пор. Кермекоцвіті (Plumbaginales)**

Родина Кермекові (Plumbaginaceae)

### **Порядок Гвоздикоцвіті (Caryophyllales)**

*Характерна ознака:* зігнутість насінних зачатків і зародка в насінині, добре розвинений перисперм. Насінні зачатки прикріплюються до осевого сім'яносця (центральна плацентація).

*Квітки* зібрані у різноманітні суцвіття, актиноморфні, п'ятичленні, з подвійною оцвітиною. Тичинки розташовані у 1-2 колах або численні. Гінецей синкарпний, зав'язь верхня, напівнижня, нижня.

*Плоди* різних типів.

**Родина Гвоздичні (Caryophyllaceae)** – 80 родів, 2000 видів.

*Життєва форма:* одно-багаторічні трави.

*Листки:* прості, цілісні, супротивні, рідше чергові.

**Квітки:** актиноморфні, п'ятичленні, з подвійною оцвітиною, пелюстки на верхівці виїмчасті або двороздільні. Тичинок 5-10, маточка складається із 2-5 плодолистків. Зав'язь верхня.

**Формула квітки:** \* $\sigma^{\ast}\rho^{\ast}\text{Ca}_5 \text{Co}_5 \text{A}_{5-10} \text{G}_{2-5}$

**Плід:** коробочка, рідше горішок, ягода.

### **Підродина Гвоздикові**

Рід Гвоздика (*Dianthus*) 300 видів, на Україні – 40 видів.

Чашечка зрослолиста, циліндрична, пелюстки з довгими нігтиками. **Формула квітки:** \* $\sigma^{\ast}\rho^{\ast}\text{Ca}_{(5)} \text{Co}_5 \text{A}_{10} \text{G}_2$



Рис. 65. Гвоздика дельтовидна (*D. deltooides*)

На луках і узліссях поширена Гвоздика дельтовидна, або трав'янка (*D. deltooides*) з яскраво-рожевими квітками. У культурі представлені: Г.турецька (*D. barbatus*), Г. садова (*D. caryophyllalus*).

Під охороною у Лісостепу зустрічається на крейдяних ґрунтах г. андржейовського (*D. andrzejowskianus*)

Рід Мильнянка (*Saponaria*) представлений трав'янистими рослинами з білими, біло-рожевими квітками, зібраними у щитки, волоті. Плід: обернено яйцевидна коробочка. Найбільш поширеним є вид М. лікарська (*S. officinalis*).

У лісах навесні квітує Смолівка звичайна (*Viscaria vulgaris*) з пурпуровими квітками і клейкими смолистими стеблами. Смілка звичайна (*Silene vulgaris*)

має декоративний вигляд: квітки білі, рожеві. Зустрічається вздовж шляхів, на узліссях.

### **Підродина Мокричні**

Чашолистки не зрослі, пелюстки без нігтиків

Рід Зірочник (*Stellaria*): 100 видів, на Україні 14 видів. Одно- і багаторічні трави з лінійно-ланцетними листками, білими квітками.

Зірочник середній, або Мокрець (*S. media*) має сланке стебло, округлі листки, зустрічається як бур'ян на городах, на узліссях. У лісах навесні рано зацвітають Зірочники ланцетовидний (*S. holostea*) і злаколистий (*S. graminea*) з прямостоячим стеблом і видовженими листками.

**Родина Лободові (Cenopodiaceae):** 100 родів, 1500 видів, поширених переважно у степових, напівпустельних і пустельних областях.

**Життєва форма:** трави, рідше кущі, напівкущі і дерева.

**Листки:** прості, чергові, рідше супротивні, без прилистків, інколи редуковані.

**Квітки:** дрібні, непоказні, двостатеві і одностатеві, часто у клубочках, які зібрані у китиці або волоті. Оцвітина переважно

проста, п'ятичленна. Тичинок 5 або менше. Маточка складається із 2-5 плодолистків, зав'язь верхня одногнізда.

**Формула квітки:** \* $\sigma^{\overline{5}}P_5 A_5 G_{(2-5)}$

**Плід:** сухий, горішкоподібний, рідше ягодоподібний, інколи у вигляді супліддя.

Практичне значення: у природних умовах поширені на значних територіях, часто створюють ландшафти. Серед них багато рудерально-сегетальних видів. Культурні види: буряк, шпинат.

Буряк звичайний (*Beta vulgaris*) – дворічна рослина, що походить від буряка багаторічного, який дико росте у Середземномор'ї. У перший рік розвивається коренеплід із розеткою листків. На другий рік після перезимування розвивається квітконосне стебло. Квітки непоказні, часто зрослі у клубочки, що веде до утворення супліддя. Відомо три групи сортів буряка: столовий, кормовий та цукровий.

Шпинат городній (*Spinacia sativa*) городня високовітамінна культура. Квітки одностатеві.

Рід Лобода (*Chenopodium*) – 23 види на Україні. 1-2 бур'яни з характерною борошнистою поволокою. Квітки двостатеві. Поблизу жител, вздовж шляхів найчастіше зустрічається Л. біла (*Ch. album*). На солончаках, засмічених місцях – Л. сиза (*Ch. glaucum*), з видовженими листками, що знизу борошнисто-білі, зверху блискучо-зелені.

Рід Лутига (*Atriplex*) на Україні 13 видів. Однорічні бур'яни або напівкущики з черговими листками. Рослини однодомні. Квітки непоказні, одностатеві. Маточкові квітки без оцвітини, з двома приквітками. Тичинок з 4-5 членною оцвітиною, тичинок 5. Найбільш поширені Л. розлога (*A. patula*), Л. блискуча (*Anitens*).

У піщаних пустелях Середньої Азії утворює розрізнені лісові угруповання саксаул білий (*Haloxylon persicum*), деревце висотою до 4-5 м, з корявим стовбуром, лускоподібними листками, довгою кореневою системою (до 30 м.). Квітки двостатеві, п'ятичленні, розташовані по 4 у пазухах лусковидних приквітників. Плід – горішок, вкритий крильцями, утвореними плівчастими залишками оцвітини. Деревина саксаулу ламка, важка, має високу теплотворність.

## **Порядок Гречкоцвіті (Polygonales)**

**Родина Гречкові (Polygonaceae):** 40 родів, понад 1000 видів, поширених переважно у регіонах з помірним кліматом.

**Життєва форма:** трави, рідше кущі і дерева (у тропіках)

**Листки:** прості, чергові, цілісні, при основі з прилистками, які зростаючись, утворюють розтруб.

**Квітки** дрібні, непоказні, двостатеві, рідше одностатеві, зібрані у суцвіття колос, китиця, волоть. Оцвітина проста, 3-6 членна, залишається при плоді. Тичинок 6, розташованих у двох колах, рідше 3 або 9. Гінецей лізікарпний, з 2-3 (4) плодолистків, зав'язь верхня. Навколо основи зав'язі часто розташований нектарний диск.

**Плід:** горішок, насіння з борошнистим ендоспермом.

Характерна ознака: наявність у молодих пагонах оксалату кальцію, що зумовлює харчову цінність окремих видів (щавель, ревінь)

Рід Гречка (*Fagopirum*) – однорічні трав'янисті рослини з розгалуженим стеблом висотою до 1,5 м, трикутними листками. Квітки з простою віночковидною оцвітиною, 8 тичинками, маточка з трьох зрослих плодолистків. Плід: тригранний горішок. У культурі поширена Гречка їстівна (*F. esculentum*), цінна медоносна, кругляна культура з білими або рожевими квітками, завезена у Європу з Індії; як бур'ян у посівах сільськогосподарських культур зустрічається Г. татарська (*F. tatarica*) з жовто-зеленими квітками, стійка до заморозків, використовується для вигодовування худоби.

Рід Щавель (*Rumex*) – 100 видів. На Україні – 24 види. Одно-і багаторічні трави. Листки цілісні. Квітки дрібні у волотевидних суцвіттях. Оцвітина проста, чашечко видна із 6 листочків у двох колах. Листочки внутрішнього кола розростаються і охоплюють плід – тригранний горішок.

**Формула квітки:**  $*\sigma\bar{\varphi}P_{3+3}A_6G_3$

На луках, узліссях та у культурі поширений Щ. кислий (*Racetosa*)

Щавель шпинатний (*R. patientia*) використовується як овоч. На луках, вигонах поширений Щ. кінський (*R. confertus*) з крупними довгими листками. У розріджених лісах зустрічається Щ. туполистий (*R. obtusifolius*) із закругленими листовими пластинками, а також мілколистий Щ. горобиний (*Racetosella*).

Рід Гірчак (*Polygonum*): 250 видів, на Україні – 24 види. Одно-багаторічні трави, напівкущики з черговими цілісними листками. Квітки мілкі у колосовидних, волотевидних суцвіттях. Оцвітина проста віночковидна. **Формула квітки:**  $*\sigma\bar{\varphi}P_{4-6}A_{4-8}G_{2-3}$

Вдзовж шляхів, біля садиб поширений типовий синантропний вид Г. звичайний, або спориш (*P. aviculare*) зі сланким пружним подушкоподібним стеблом, мілкими еліптичними листками, білувато-рожевими квітками, що розташовані по 1-5 у пазухах листків.

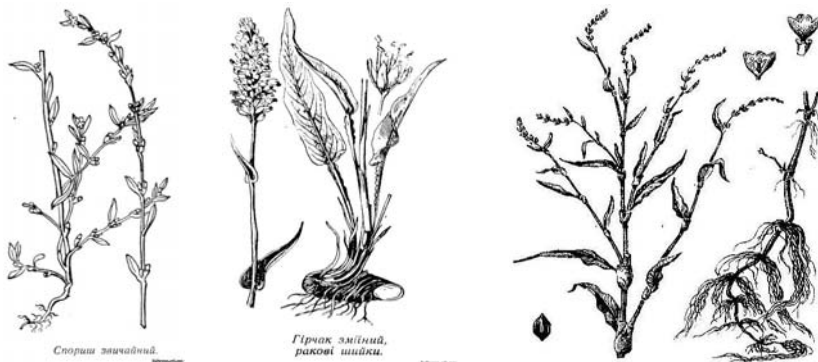


Рис. 66. Рід Гірчак: Г. звичайний, Г. зміїний, Г. перцевий

У вологих місцях зустрічається Г.перцевий (*P. hydropiper*), що характеризується гірким перцевим смаком, використовується у медицині як кровоспинний засіб. Квітки білуваті, зібрані у переривчасту китицю.

Г. зміїний, або ракові шийки (*P.bistorta*) поширений на болотах, у прибережній зоні. Квітки яскраво-рожеві у товстому колосовидному суцвітті.

### **П/кл. Розиди (Rosidae)**

Налічує 55 тис. видів, поширених по всій земній кулі, що відносяться до 39 порядків, 64 родин. Вік Розидів оцінюється в 117-108 млн років, перші скам'янілості, що відносять до Розидів, мають вік приблизно 94 млн років. Походять від Магнолід.

*Життєва форма:* трави, кущі і дерева, які мають чергові прості або складні листки з прилистками без.

*Квітки* поодинокі і в суцвіттях, циклічні, актиноморфні, рідше зигоморфні. Гінецей апокарпний і синкарпний, зав'язь верхня, напівнижня, нижня.

*Плоди* різноманітні: кістянка, біб, двосім'янка та ін. Найбільш поширені в Україні три порядки: Розоцвіті (Rosales), Бобовоцвіті (Fabales), Селероцвіті (Apiales).

### **Порядок Розоцвіті (Rosales)**

**Родина Розові (Rosaceae)** – велика родина рослин, що налічує близько 3000 видів, з яких 289 види зустрічаються в Україні.

*Життєва форма:* трави, кущі і дерева, які мають чергові прості або складні листки з прилистками без.

*Квітки* правильні, чашечка зрослолиста, часто буває подвійна, тобто складається із власне чашечки і підчаші. Віночок складається з п'яти або чотирьох вільних пелюсток. Численні тичинки і віночок прикріплюються до країв плоского, опуклого або увігнутого квітколожа. Таке квітколоже у розових називається *гіпантієм*.

*Плоди* різноманітні: це або однонасінні горішки, або кістянки, або багатонасінні коробочки, або ягодоподібні, або вони зібрані у вигляді складної кістянки, або складної сім'янки. Плід іноді буває несправжній (яблуко).

#### *Класифікація*

Традиційно за типом квітколожа та плодів родина ділиться на чотири підродини:

- Rosoideae
- Spiraeoideae
- Maloideae
- Amygdaloideae (Prunoideae)



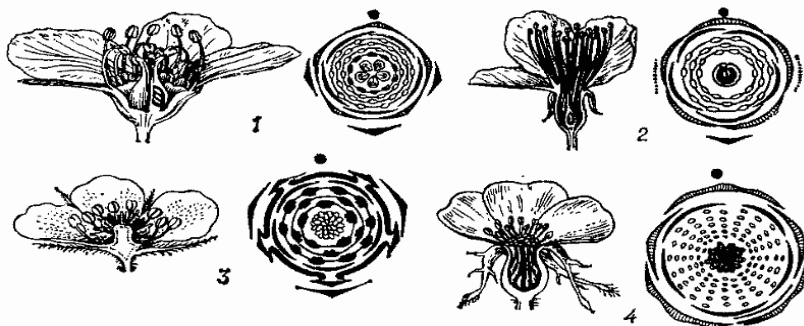


Рис. 67. Квітки і діаграми різних представників розових:  
 1 – спірейні (спірея); 2 – сливові (вишня); 3 – шипшинові (суниця);  
 4 – шипшинові (шипшина).

**Підродина Розанні, або Шипшинові (Rosoideae):** 800 видів, поширених в північній півкулі. Життєва форма: дерева вічнозелені і листопадні, кущі, ліани, багаторічні трави. Листки прості і складні. Квіткаложе чашовидне або опукле, сухе або м'ясисте. Розросле м'ясисте квіткаложе називається гіпантій. Плоди збірні: збірний горішок, багатокістянка. *Формула квітки:*  $*\varnothing\sigma Ca_5 Co_5 A_x G_{x-2}$ . *Типові представники:* шипшина, ожина, малина, полуниця, перстач, гравілат.

**Підродина Спірейні (Spiraeoideae)** – найпримітивніші серед розових (180 видів). Життєва форма: кущі, багаторічні трави. Квітки актиноморфні, мілкі, зібрані у суцвіття. Квіткаложе плоске або злегка увігнуте. Зав'язь верхня, містить два насінні зачатки. Плід збірний листянка, інколи коробочка. *Формула квітки:*  $*\varnothing\sigma Ca_5 Co_5 A_x G_5$ . *Типові представники:* спірея, екзохорда Альбертова, горобинник горбинолистий.

**Підродина Яблуневі (Maloideae, або Pomoideae):** 600 видів, поширених у помірних і субтропічних областях північної півкулі. Життєва форма: кущі, дерева. Листки прості і складні. Квітки правильні, надматочкові, зав'язь нижня. Гінецей складається з 1-5 плодолистків, що зростаються із стінками увігнутого квіткаложа (бокальчатий гіпантій). Плід несправжній, ягодоподібний: яблуко. На верхівці плоду помітні залишки чашечки.

*Формула квітки:*  $*\varnothing\sigma Ca_5 Co_5 A_x G_{1-5}$ .

*Типові представники:* яблуня, груша, айва, горобина, глід.

**Підродина Мигдалеві (Amygdaloideae, або Prunoideae):** понад 400 видів. Життєва форма: кущі, дерева. Листки прості. Квітки правильні, навколо маточкові, зав'язь верхня. *Формула квітки:*  $*\varnothing\sigma Ca_5 Co_5 A_x G_1$ . Плід: соковита (вишня, слива, абрикос) або суха (мигдаль) кістянка.

*Типові представники:* слива, персик, мигдаль, вишня, абрикос.

*Господарське значення.* Плодово-ягідні рослини, плоди яких багаті на вітаміни: яблуна, груша, слива, вишня, персик, абрикос.

*Лікарські рослини:* глід, шипшина, перстач прямий, парило звичайне, родовик лікарський, вовче тіло болотяне і т.д. Глід застосовують для лікування захворювань серцево-судинної системи. Шипшина містить багато вітаміну С, інші вітаміни (А, В, К, Р), мінеральні речовини, органічні кислоти, флавоноїди, дубильні речовини й цукор; в насінні – ванілін.

*Декоративні рослини:* спірея, троянда.

### Порядок Бобовоцвіті (Fabales)

650 родів, 18 тис. видів, поширених у всіх зонах земної кулі.

*Життєва форма:* дерева, кущі, трави. *Листки* чергові, складні, вторинно прості з прилистками. *Квітки* актиноморфні та зигоморфні з подвійною п'ятичленною оцвітиною. Тичинок 9,10. Гінецей апокарпний з двох плодолистиків. Квітки зібрані у суцвіття китиці, головки. *Плід:* біб

**Родина Бобові (Fabaceae)** у складі має три підродини Цезальпінієві (Caesalpinioideae), Мімозові (Mimosoideae) та Бобові (Faboideae), з яких дві (Цезальпінієві та Мімозові) поширені в тропічній і субтропічній зонах.

Бобових в Україні налічується всього 259 видів, 59 родів.



Рис. 68. Горох посівний: А – загальний вигляд рослини, Б – плоди; В – квітка; Г – елементи віночка: 1 – парус, 2 – весла, 3 – човник, Д – діаграма квітки гороху.

*Життєва форма:* дерева, кущі, трави. *Листки* чергові, складні, вторинно прості з прилистками. *Квітки* зигоморфні з подвійною

п'ятичленною оцвітиною. Чашечка зросло листа. Віночок складається з пелюсток, з яких одна велика (парус). Дві бічні (весла) і дві нижні зрослі між собою (човник). Тичинок 9,10. Гінецей апокарпний з двох плодолистиків.

**Формула квітки:**  $\uparrow \text{♀} \text{♂} \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{1+2+(2)} \text{A}_{9+1} \text{G}_{1-}$  Квітки зібрані у суцвіття китиці, головки.

**Плід:** біб різних розмірів і з різною кількістю насіння.

Характерною ознакою родини є симбіоз коренів бобових з азотфіксуючими бульбочковими бактеріями роду *Rizobium*, що сприяє накопиченню азоту у всіх частинах тіла рослин бобових. Саме тому бобові накопичують білок і є другою за значенням після злакових зерновою культурою людства.

**Типові представники:** з трійчасто-складними листками: конюшина, квасоля, буркун, люцерна; з пальчастоскладними: люпин багатолистий; з непарноперистоскладними – робінія, карагана деревовидна, горох, арахіс.

### Порядок Селероцвіті (Ariales)

3800 видів, 380 родів.

**Життєва форма:** дерева, кущі, трави.

Листки прості, цілісні або розсічені з прилистками, огортають стебло.

Квітки дрібні, зібрані у зонтик, складний зонтик, китиці, головки. **Квітки** п'ятичленні, двостатеві. Тичинок 5-10. Гінецей синкарпний. Зав'яз нижня. **Плід:** двосім'янка, розпадний.

**Життєва форма:** дерева, кущі, трави.

**Родина Зонтичні (Ariaceae):** 3000 видів, 300 родів, поширені по всій земній кулі, особливо в сухих тропічних областях. В Україні – 140 видів.

**Життєва форма:** переважно трави. **Листки** прості, цілісні або розсічені з прилистками, огортають стебло. **Квітки** дрібні, зібрані у зонтик, складний зонтик, китиці, головки. Квітки п'ятичленні, двостатеві. Тичинок 5-10. Гінецей синкарпний. Зав'яз нижня.

**Формула квітки:**  $* \text{♀} \text{♂} \text{Ca}_{0-5} \text{Co}_5 \text{A}_{5-10} \text{G}_{(2)}$ .

**Плід:** двосім'янка, або висло плідник, розпадний.

**Біохімічні особливості родини:** наявність ефірних олій в плодах, листках, що зумовлює їх використання у лікарських цілях (фенхель), як пряно-ароматичні (коріандр, кмин, аніс, фенхель). Деякі представники отруйні (болиголов плямистий, цикута отруйна), спричиняють опіки (борщівник Мантегазіана). Значна кількість овочевих видів: кріп, морква, петрушка, селера, пастернак. Багато видів природної флори зустрічаються у прибережно-водній зоні: омег водяний, цикута отруйна, вех широколистий, дягель лікарський; у лісах: дудник лісовий, буги́ла лісова, яглиця звичайна; вздовж шляхів – різак звичайний, болиголов плямистий, борщівник сибірський, пастернак посівний.

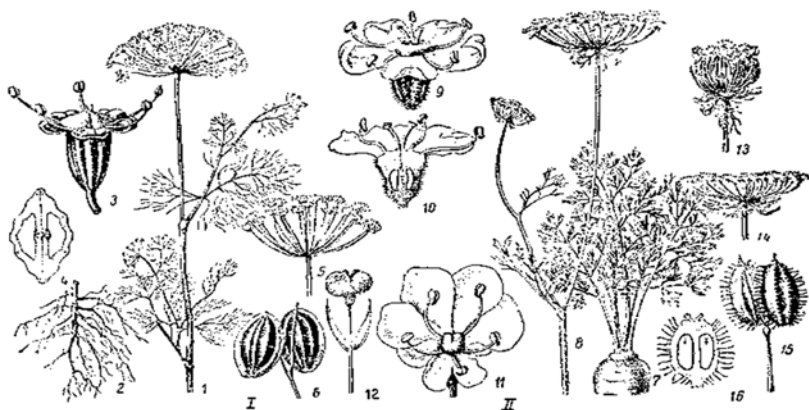


Рис. 69. Характерні ознаки зонтичних: I – кріп: 1 – загальний вигляд рослини; 2 – коренева система; 3 – квітка; 4 – поперечний зріз плоду; 5 – суцвіття складний зонтик; 6 – плід двосім'янка на карпофорі; II – морква посівна: 7 – загальний вигляд рослини 1 року; 8 – квітконосне стебло 2 року; 9 – квітка; 10 – квітка у повздовжньому розрізі; 11 – крайова квітка суцвіття; 12, 13, 14 – суцвіття – складний зонтик з обгорткою; 15 – плід двосім'янка; 16 – плід у розрізі.

### П/кл. Діленіїди (Dileniidae)

29 порядків, 60 родин. Життєва форма: деревні і трав'янисті рослини з простими, рідше складними листками. Квітки і плоди різних типів. Гінецей апокарпний і синкарпний. У філогенетичному плані є зв'язною ланкою між Магнолії дами і Розидами. Найбільш поширені і мають значне народногосподарське значення представники наступних порядків і родин:

#### **Порядок Вербоцвіті (Salicales)**

Родина Вербові (Salicaceae)

#### **Порядок Каперцецвіті (Capparales)**

Родина Капустяні (Brassicaceae)

#### **Порядок Мальвоцвіті (Malvales)**

Родина Мальвові (Malvaceae)

#### **Порядок Гарбузоцвіті (Cucurbitales)**

Родина Гарбузові (Cucurbitaceae)

#### **Порядок Вербоцвіті (Salicales)**

Відомі ще з верхньої крейди, найбільше поширення мали у третинному періоді.

**Родина Вербові (Salicaceae):** 400 видів, 3 роди. В Україні 2 роди, 41 вид.

*Життєва форма:* дерева, кущі, часто дводомні. *Листки* прості, чергові, з прилистками, що опадають. *Квітки* одностатеві, у суцвіттях сережки, без оцвітини, містяться в пазухах покривних листків. Тичинкова квітка має від 2 до 40 тичинок. Маточкова складається із однієї маточки із двох плодолистиків. Зав'язь верхня, насінних зачатків багато.

*Формули квіток:*

Тичинкова \*  $\sigma P_0 A_{2-\infty} G_0$

Маточкова \*  $\wp P_0 A_0 G_{(2)}$

*Плід:* двостулкова коробочка. Насіння дрібне, без ендосперму з пучком волосків при основі.

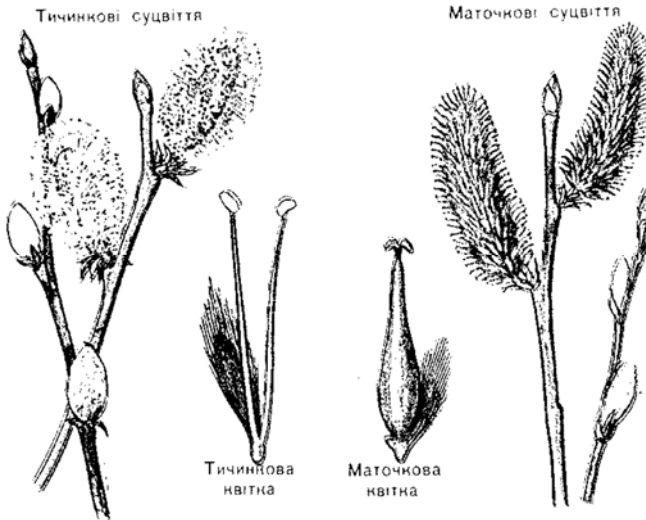


Рис. 70. Вербові: суцвіття і квітки

Рід *Верба (Salix)* нараховує 300 видів, на Україні – 30 видів. Найпоширеніші: вздовж водойм *В. біла (Salba)* (з жовтими сережками), *В. гостролиста (Sacutifolia)* вздовж річок. У лісах зустрічаються кущисті форми: *В. вушката (Saurita)*, *В. розмаринолиста (Srosmarinifolia)* висотою до 1,5 м, а також дерево до 8-15 м *В. козяча (Scaprea)*, що зростає на рідколіссі і має крупні широкі листки. На болотах, торфовищах можна зустріти рідкісні види *В. чорничну (Smyrtylloides)* (0,75 м), *В. лапландську (Slapponium)* з маленькими листками. У Карпатах поширені сланкі форми верб висотою 30-50 см: *В. трав'яна S. herbacea*, *В. сітчаста (S. reticulata)*

Як декоративна використовується *В. вавилонська (S. babilonica)* з пониклими гілками (плакуча). Із кори верб отримують відомий протизапальний препарат ацетилсаліцилову кислоту.

Рід *Тополя (Populus)* – нараховує 40 видів, у культурі – 25 видів.

Листки з широкою листовою пластинкою. Квітки у сережках. Тичинкові мають від 8 або багато тичинок. Маточкові – одну маточку з двох плодолистиків.

Найбільш поширені тополя біла (*P. alba*) з світло-зеленою корою, Осика або Т. тремтяча (*P. tremula*), у якої листки на довгих черешках, тому «тремтять» від найменшого впливу вітру. По заплавах зустрічається Т. чорна, або осокір (*P. nigra*) з темною, майже чорною тріщинуватою корою. У культурі використовують Т. пірамідальну (*P. pyramidalis*) з елегантною кроною, Т. бальзамічну (*P. balsamifera*) з клейкими пахучими бруньками.

Третій монотипний рід козенія (*Chosenia*) має лише один вид Ч. крупно лускувата (*Ch. macrolepis*) – високе до 40 м. зростає на Далекому Сході, в культурі майже не зустрічається.

Усі вербові вологолюбиві, швидкорослі, недовговічні, легко розмножуються вегетативно. Цвінуть рано, до розпускання листків або одночасно з цим.

*Практичне значення:* будівельний матеріал, папір, дублення шкір.

### Порядок Каперцевіті (Capparales)

**Родина Капустяні (Brassicaceae):** 370 родів, 3200 видів. Поширені по всій земній кулі, особливо в помірній зоні. На Україні – 220 видів.

*Життєва форма:* трав'янисті рослини, рідше кущі.

*Листки:* прості, чергові, нижні зібрані у прикореневу розетку.

*Квітки:* актиноморфні, двостатеві, зібрані у суцвіття китиці або волоті. Оцвітина подвійна, чашечка складається з чотирьох чашолистків, віночок із чотирьох пелюсток, розташованих хрестоподібно, тому друга назва родини: Хрестоцвіті. Тичинок 6, із них чотири довгі розташовані біля маточки, а дві, короткі, на периферії. Маточка із двох плодолистиків, зав'язь верхня.

*Формула квітки:* \* $\overline{\sigma}Ca_4 Co_4 A_{4+2} \underline{G}_{(2)}$ . *Плід:* стручок, або стручечок, має дві створки.

*Біохімічні особливості:* окремі представники містять гірчичні глікозиди, які після поїдання вражають органи дихання та шлунково-кишкового тракту.

*Практичне значення:* культивують як овочеві (редиска, редька, капуста, хрін, гірчиця); технічні культури (рапс, рижій, катран абіссінський); декоративні (левкої, вечірниця сибірська, лунарія оживаюча). Серед лікарських: грицики звичайні, талабан польовий, гірчиця. Багато рудерально-сегетальних бур'янів: редька дика, хрінниця смердюча, сухоребрик лікарський, кудрявець Софії, свербіжниця, жовтушник левкойний.

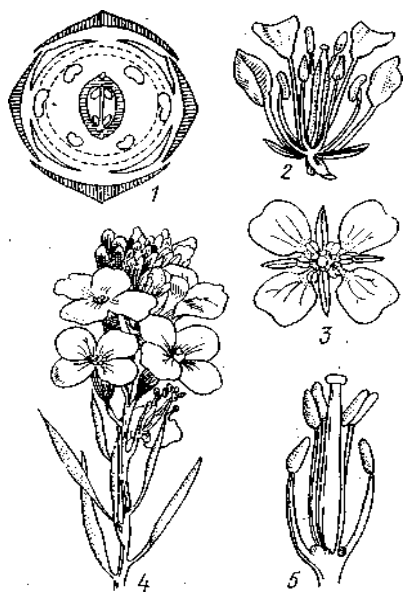


Рис. 71. Характерні ознаки капустяних: 1 – діаграма квітки; 2 – будова квітки; 3 – вигляд квітки зверху; 4 – суцвіття китиця; 5 – маточка і тичинки.

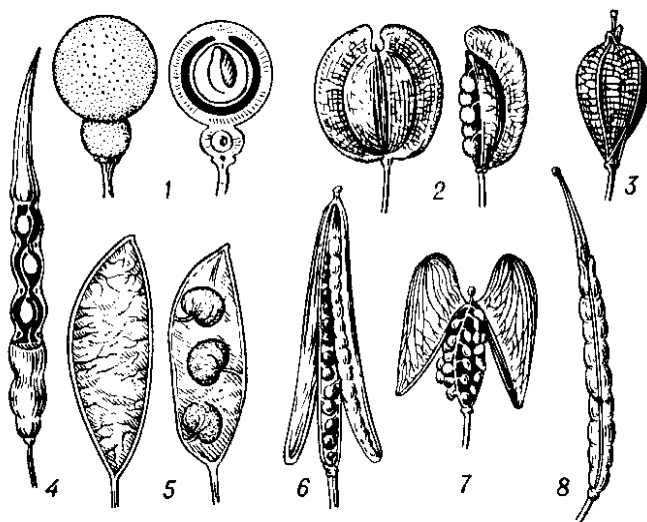


Рис. 72. Плоди капустяних: 1 – катран приморський; 2 – талабан польовий; 3 – рижій посівний; 4 – редька дика; 5 – лунарія оживаюча; 6 – жовтушник лакфіоль (жовтофіоль садова); 8 – бруква

## П/кл. Ламіїди (Lamiidae)

Охоплює 10 порядків, 52 родини.

У філогенетичному плані походять від Розидів. Еволюція відбувалась у напрямі зростання елементів оцвіттини, зигоморфії як результату пристосування до спеціалізованого запилення комахами. *Життєва форма*: трави, кущі, напівкущі, напівкущики, дерева. *Листки* чергові, частіше супротивні з прилистками і без. *Квітки* зрослопелюсткові, актиноморфні і зигоморфні, гінецей із двох плодолистків.

### Пор. Пасльоноцвіті (Solanales)

Родина Пасльонові (Solanaceae)

### Пор. Губоцвітовидні (Lamiales)

Родина Губоцвіті (Lamiaceae)

### Пор. Ранникоцвіті (Scrophulariales)

Родина Ранникові (Scrophulariaceae)

## Порядок Пасльоноцвіті (Solanales)

Налічує 98 родів, 2980 видів, поширених переважно у межах південної півкулі, найбільше видів зосереджено у Центральній Америці.

**Родина Пасльонові (Solanaceae)**: 90 родів, 2500 видів переважно тропічних і субтропічних рослин. На Україні: 30 видів. *Життєва форма*: багаторічні трави, у тропіках кущі і дерева.

*Листки*: чергові, рідше супротивні, прості, цілісні або розсічені.

*Квітки*: поодинокі або зібрані у суцвіття завійки, актиноморфні, з подвійною оцвітиною, п'ятичленні. Чашечка зрослолиста, чашолистки залишаються біля плоду. Віночок зрослопелюстковий, колесо-, блюдце-, дзвоникоподібний або трубчастий. Тичинок 5, прирослих до квіткової трубки. Маточка з двох плодолистків. Зав'язь верхня, двогнізда.

*Формула квітки*: \*σ♀Са<sub>(5)</sub> Со<sub>(5)</sub> А<sub>5</sub> G<sub>(2)</sub>

*Плід*: ягода або коробочка, рідко кістянка.

*Характерна біохімічна ознака*: наявність у представників родини алкалоїдів: соланіну, атропіну, нікотину, скополаміну, які у малих дозах використовуються у якості лікарських засобів, однак після перевищення доз викликають отруєння.

*Практичне значення родини*: багато культурних харчових овочевих видів рослин (картопля, помідори, баклажани, перець стручковий), лікарських (беладонна, скополія корніолійська, дурман звичайний, блекота чорна).

Родину умовно поділяють за типом плоду на дві групи рослин.

1. Рослини з плодом ягодою.

Рід Паслін (*Solanum*) – 1500 видів. В Україні – 11 природних і культурних видів.

Паслін чорний (*S. nigrum*) – однорічний рудерально-сегетальний бур'ян, з білими або фіолетовими мілкими квітками у завійках та плодом – чорною ягодою. Вздовж річок на деревах



подекуди зустрічається трав'яниста ліана П. солодко-гіркий (*S. dulcamara*) з червоними еліптичними ягодами. Найбільше значення має П. бульбистий (*S. tuberosum*), або картопля, завезений з Південної Америки у Європу у XVI ст. У Росії картопля відома з XVIII ст. Відомо понад 1000 столових, кормових, технічних сортів. Бульби містять до 24 % крохмалю, 2% білку, добову дозу вітаміну С для людини.

Баклажан синій (*S. melongena*) походить із Індії, представлений різними сортами з крупними м'ясистими ягодами.

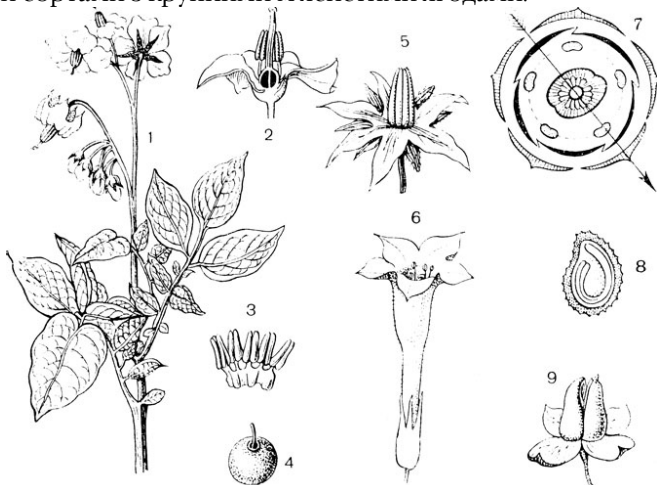


Рис. 73. Пасльонові: 1 – загальний вигляд пасліну бульбастого (картоплі); 2 – квітка у розрізі; 3 – тичинки; 4 – плід ягода; 5 – квітка томатів; 6 – квітка тютюну; 7 – діаграма квітки; 8 – будова насінини; 9 – плід – коробочка.

У Помідора їстівного (*S. lycopersicum*, *Lycopersicon esculentum*) в їжу використовують плоди ягоди, різноманітних розмірів, форм і забарвлення. Батьківщина – Південна Америка, де цей вид представлений і у деревній формі – томатне дерево.

Перець стручковий, або городній (*Capsicum mexicanum*) має м'ясисту, але не соковиту ягоду.

Беладонна (*Atropa beladonna*) – багаторічна трав'яниста рослина з темно-червоними квітками і чорними ягодами. У природних умовах зустрічається в Карпатах, Криму, на Кавказі. Всі частини тіла містять отруйний алкалоїд атропін, використовується в медицині при шлунково-кишкових, серцево-судинних захворюваннях.

2. Рослини з плодом – коробочкою.

Рід Тютюн (*Nicotiana*) – одно-багаторічні трави, кущі, що дико ростуть у Південній Америці, Австралії, Африці. Листки крупні, прості. Квітки у волотях. Віночок лійковидний, з п'ятилопатеvim

відгином. Плід: двогнізда коробочка. Надземні частини містять алкалоїд нікотин, що характеризується наркотичною і інсектицидною дією. Активно культивується з метою отримання сировини для цигарок. Відомий Т. справжній (*N.tabacum*) з рожевими квітками, Т.-махорка (*N. rustica*) з жовто-зеленими квітками, Т. пахучий (*N. alata*) – декоративний вид з пахучими рожевими, білими квітками з видовженою трубочкою.

Рід Дурман (*Datura*): 25 видів трав і дерев у тропіках. На Україні поширений вид Д. звичайний (*D. stramonium*) – однорічна трав'яниста рослина з білими крупними квітками, шипуватою коробочкою. Росте на смітниках. Завдяки наявності отруйних речовин є небезпечною, в медицині використовують листя. Нині введена у культуру як декоративна.

Рід Блекота (*Hyoscyamus*) – одно-, дво-, багаторічні трави з перисто-розсіченими або цілісними листками. В Україні поширена б. чорна (*H.nigrum*). 1-2 річна рудеральна рослина, стебло. Листки вкриті залозистими волосками. Квітки у завійках, брудно-жовті з фіолетовими прожилками. Плід – здуха коробочка, відкривається кришечкою. Зустрічається на смітниках, дуже отруйна. В медицині використовується листя у якості зовнішнього заспокійливого.

Рід Петунія (*Petunia*), вид П. гібридна (*P.hybridum*) – декоративний з яскравими квітками рожевого, синього, білого забарвлення.

### Порядок Губоцвітовидні (Lamiales)

Нараховує 3 родини, 300 родів, 6500 видів. Поширені по всій земній кулі.

*Життєва форма:* трави, напівкущі, кущі, дерева. *Листки* прості, без прилистків, переважно супротивні.

*Квітки* переважно двостатеві, зигоморфні з подвійною оцвітиною, або без неї. Чашечка зросло листа, залишається біля плоду. Віночок зрослопелюстковий. Тичинок переважно 4, маточка з двох плодолистиків. Зав'язь верхня.

*Плоди:* кістянко подібні, коробочкоподібні або розпадні горішкоподібні.

**Родина Губоцвіті (*Lamiaceae*):** 3500 видів, на Україні 230 видів.

*Життєва форма:* трав'янисті рослини, рідше напівкущі і кущі.

*Стебло* чотиригранне, листки прості, попарно-супротивні.

*Квітки* у несправжніх кільцях, зібраних у головки, китиці, волоті. Чашечка зросло листа трубчаста або дзвониковидна, з 5 зубцями або двогуба. Віночок складається із п'яти зрослих пелюсток, часто двогубий. Верхня губа дволопатева, нижня трилопатева. Тичинок 4, зрослих з трубочкою віночка. З них часто дві стерильні, дві фертильні. Маточка складається з двох зрослих плодолистиків. Зав'язь верхня, чотиригнізда.

*Формула квітки:*  $\uparrow \text{♂} \text{♀} \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(2+3)} \text{A}_4 \text{G}_{(2)}$

Плід: збірний з 4 горішків.

**Біохімічні особливості:** наявність у мезофілі листка або залозистих волосках різноманітних ефірних олій, що зумовлює широке використання в харчовій (м'ята, васильки); парфумерній (лаванда, розмарин, м'ята) промисловості, лікарській практиці (м'ята, меліса, собача кропива п'ятилопатева, чебрець, материнка, суховершки).

У межах родини виділяють до 11 підродин, класифікація базується на будові віночка і чашечки.

Рід М'ята (*Mentha*) – 60 видів, в Україні – 10 видів. Багаторічні трави з характерним запахом. Поширені у вологих місцезростаннях лісів, луків, вздовж водойм. Олія містить ментол, що використовується у цукерках, зубних пастах, мазях як болезаспокійливий та дезінфікуючий засіб. М. польова (*M. arvensis*), М. водяна (*M. aquatica*), М. перцева, М. холодна (*M. piperita*), .

Рід Шавлія (*Salvia*) – багаторічні трави або кущі. Квітки у суцвіттях фіолетового, синього, рожевого забарвлення. У південних областях та на Правобережжі зустрічається Ш. лікарська (*S. officinalis*). У Лісостеповій зоні на луках – Ш. лучна (*S. pratense*), як занесений вид – Ш. поникла (*S. nutans*). У культурі: лікарський вид Ш. мускатна (*S. sclarea*) з біло-рожевими квітками, декоративний – Ш. блискуча (*S. splendens*) з червоними яскравими квітками.



Рис. 74. Глуха кропива біла:  
1 – загальний вигляд;  
2,3,4 – будова квітки.

Рід Глуха кропива (*Lamium*) представлений рудеральними видами Г.к. біла (*Lamium alba*), Г.к. пурпурова (*L. purpureum*) та ін., які зустрічаються поблизу жител, вздовж шляхів, на вигонах тощо.

Рід Чебрець (*Thymus*) – на Україні 15 видів. Напівкущики, зі сланким здерев'янілим в нижній частині стеблом висотою до 10-35 см, з листками від лінійної до оберненояйцевидної форм, мілкими рожево-ліловими квітками, зібраними у головки. Значний вміст ефірних олій, зокрема, тимолу, зумовлює його лікарське значення. Чебрець повзучий (*T. serpyllum*) поширений на пісках, на луках, узліссях зустрічається Ч. Маршаллів (*T. marschalliana*).

## П/кл. Айстериди (Asteridae)

5 порядків, 20 родин, 27880 видів, розповсюджених у всіх природних зонах земної кулі. Айстрові завершують еволюційний

розвиток головної філеми класу дводольних. Найдавніші представники відомі ще з крейдового періоду мезозойської ери, однак, і у наш час айстериди перебувають у процесі формотворення.

*Життєва форма:* 1,2 і багаторічні трави, напівкущі, рідше кущі, дерева.

*Листки* різноманітні. *Квітки* зібрані у різноманітні суцвіття (головка, кошик, китиці), актиноморфні і зигоморфні, переважно двостатеві, оцвітина зросла, тичинок 5, зрослих, маточка з двох плодолистиків, зав'язь переважно нижня.

### Порядок Айстроцвіті (Asterales)

**Родина Айстрові (Asteraceae):** 1200 родів, 20 000 видів. поширених по усій земній кулі. На Україні: 800 видів.

*Життєва форма:* 1,2 і багаторічні трави, напівкущі, у тропіках ліани, кущі, невисокі дерева.

*Листки:* прості, чергові, рідше супротивні і мутовчасті, з різним ступенем розсічення пластинки, без прилистків. У багатьох видів зібрані у прикореневу розетку.

*Квітки:* зібрані у суцвіття *кошик*, актиноморфні і зигоморфні, переважно двостатеві. Чашечка редукована або перетворена на волоски, плівчасті вирости, що лишаються біля плоду. Віночок зрослопелюстковий у вигляді трубочки, язичка, лійки. Тичинок 5, зрослих; маточка з двох зрослих плодолистиків, зав'язь нижня.

*Кошик:* складається з широкого опуклого або плоского квітколожа, на якому густо розміщені дрібні квітки. Розміри кошиків варіюють. Часто кошики додатково зібрані у волотевидні, щитковидні суцвіття. По краю основи кошика розміщені видозмінені верхівкові листочки, що утворюють *обгортку* кошика. Обгортка складається із зелених, бурих листочків, різних за формою, розмірами, що є систематичною ознакою під час визначення рослин.

Квітки розрізняють 4 типів:

*Трубчасті квітки* – актиноморфні, пелюстки в нижній частині зростаються у трубку, яка у верхній частині розширюється і закінчується 5-ма зубчиками у вигляді зірки; тичинок 5 зрослих навколо маточки; маточка із двох зрослих плодолистків; зав'язь нижня. Приклади: квітки у центральній частині суцвіття соняшника, ромашки. Усі квітки у суцвітті лопуха, пижма.



*Формула квітки:* \* $\sigma^{\ast} \rho$   $\text{Ca}_0 \text{Co}_{(5)} \text{A}_{(5)} \text{G}_{(2)}$



*Язичкові квітки* – зигоморфні, пелюстки зростаються у вигляді язичка (звідси і назва) з 5-ма зубчиками; тичинок 5 зрослих навколо маточки; маточка із двох зрослих плодолистків; зав'язь нижня. Приклади: із язичкових квіток складається суцвіття кульбаби, осоту жовтого.

Формула квітки:  $\uparrow \delta^{\circ} \text{♀} \text{Ca}_0 \text{Co}_{(5)} \text{A}_{(5)} \text{G}_{(2)}$



*Несправжньоязичкові квітки* – зигоморфні, пелюстки зростаються у вигляді язичка (звідси і назва) з 3-ма зубчиками; не мають тичинок, а часто — і маточки; їх функція — приваблювання комах-запилювачів до суцвіття. Несправжньоязичкові квітки, як правило, розташовані по краю суцвіття. Приклади: крайові квітки кошиків соняшника, ромашки.

Формула квітки:  $\uparrow \delta^{\circ} \text{♀} \text{Ca}_0 \text{Co}_{(3)} \text{A}_0 \text{G}_{(2)}$



*Лійкоподібні квітки* – зигоморфні, пелюстки зростаються у вигляді лійки; тичинки і маточка відсутні. Функція – приваблювання комах-запилювачів до суцвіття. Приклад: крайові квітки суцвіття волошки синьої.

Формула квітки:  $\uparrow \delta^{\circ} \text{♀} \text{Ca}_0 \text{Co}_{(5-7)} \text{A}_0 \text{G}_0$

*Плід:* сім'янка, часто з волосками

*Характерна біохімічна ознака:* запасна речовина інулін, що надає лікарських властивостей (топінамбур, оман високий).

У багатьох видів наявні молочні ходи, схизогенні вмістилища, заповнені молочним соком (осот жовтий, кульбаба лікарська).

Традиційно у межах родини виділяють дві підродини, однак, у різних авторів склад підродин дещо різний.

### **Підродина Айстрові**

Квітки у кошику різні: в середині кошика – трубчасті, по краям кошика – несправжньоязичкові.

Рід Айстра (*Aster*) – одно, багаторічні рослини. Квітки у кошиках різного забарвлення, трубчасті і несправжньо-язичкові. Кошики діаметром 1-5 см, поодинокі або зібрані у щитковидні чи волотевидні суцвіття. У природних умовах зустрічаються у горах, на степових схилах. В Україні 6 видів, серед них а. степова (*A. amellus*), а. альпійська (*A. alpinus*). У культурі відомо багато сортів декоративних айстр.

Рід Деревій (*Achillea*): 100 видів. на Україні – 20 видів. Багаторічні трав'янисті рослини. Листки перисто-розсічені, рідше цілісні з зубчастим краєм. Кошики мілкі, зібрані у щитки. Квітки білого, рідше рожевого забарвлення. Містять ефірні олії, гіркі речовини, тому з давнини використовують для лікування шлунково-кишкових

захворювань, як кровоспинний засіб і т.д. Д. майжетисячочлистий (*Asubmillefolium*) зустрічається вздовж шляхів, на луках, узліссях.



Рис. 75. Айстрові: А – соняшник однорічний (*Helianthus annuus*):  
 1 – загальний вигляд; 2 – суцвіття соняшника: а – плоске донце; б – листки обгортки; в – несправжньоязичкові квітки; г – трубчасті квітки; 3 – будова трубчастої квітки; д – приквітник; е – чашечка; ж – віночок; з – тичинки; и – маточка; к – зав'язь; 4 – плід сім'янка.  
 Б – осот польовий: 1 – загальний вигляд; 2 – язичкова квітка:  
 а – зав'язь, б – волоски; в – пелюстки.

Рід Соняшник (*Helianthus*) – однорічні і багаторічні рослини з прямим стеблом висотою до 2 м. Кошики поодинокі, квітки жовтого забарвлення. Відома олійна культура с. однорічний (*H. annuus*) Європу завезений на початку XVI ст. із Мексики. Декоративний вид із Північної Америки с. бульбистий, або топінамбур (земляна груша) (*H. tuberosus*) утворює підземні бульби із 10-15% запасом інуліну, що корисно використовувати для лікування цукрового діабету.

Рід Нагідки (*Calendula*) – однорічні трави висотою до 50 см з розгалуженим стеблом і цілісними овальними листками, з яскраво оранжевими трубчастими і несправжньоязичковими квітками у кошиках. Лікарська рослина к. лікарська (*C. officinalis*) широко використовується як протизапальний, дезінфікуючий засіб, покращує травлення.

### **Підродина Лактукові, або Цикорієві**

Квітки у кошику однакові: усі язичкові або усі трубчасті.

Рід Цикорій (*Cichorium*) – однорічні і багаторічні рослини з поодинокими кошиками, що містять язичкові квітки синього забарвлення. Корені потовщені, містять до 25 % інуліну, гіркоти. Використовується корінь у якості замітника кави. Найбільш поширений ц. звичайний (*C.intybus*) на узліссях, луках, вздовж шляхів. Культивують з метою отримання сировини для харчової промисловості та фармакології.

Рід Кульбаба (*Taraxacum*) – 70 видів. на Україні – 13 видів. Багаторічні трави з вираженою прикореневою розеткою пірчастих листків та голим квітконосним стеблом, на кінці якого лише один кошик жовтих язичкових квіток. Стебло порожнисте, заповнене молочним соком. Цінна лікарська рослина к. лікарська (*T. officinale*) поширена скрізь в Україні на луках, узліссях. Поблизу жител. Відомі каучуконосні види кок-сагіз тянь-шанський, к-с. кримський, корені яких містять каучук.

Рід Лопух (*Arctium*) – 8 види, з яких 4 – в Україні. Дво-, багаторічні рослини висотою до 1,5 м., з крупними листками. Кошики округлої форми, зібрані у волоті, вкриті обгорткою із гострих лінійних листків. Квітки трубчасті, рожево-бузкового забарвлення. Лікарська, медоносна рослина. Л. павутинистий (*A. tomentosum*) росте як бур'ян поблизу жител, на луках, галявинах.

---

## **ТЕМА №19. ВІДДІЛ ПОКРИТОНАСІННІ. КЛАС ОДНОДОЛЬНІ**

---

### **П/кл. Ліліїди (Liliidae)**

Налічує 21 порядок, 78 родин. Поширені по всій земній кулі. Найбільше значення мають порядки та родини:

#### **Пор. Лілієцвіті (Liliales)**

Родина Лілійні (Liliaceae)

#### **Пор. Амарилісоцвіті (Amaryllidales)**

Родина Амарилісові (Amaryllidaceae)

Родина Цибулеві (Alliaceae)

#### **Пор. Тонконогоцвіті (Poales)**

Родина Тонконогові (Poaceae)

#### **Порядок Осокоцвіті (Cyperales)**

Родина Осокові (Cyperaceae)

### **Порядок Лілієцвіті (Liliales)**

#### **Родина Лілійні (Liliaceae)**

Згідно до сучасних уявлень Лілійні – невелика родина, яка об'єднує десять родів і близько 470 видів, поширених у помірних та

субтропічних областях північної півкулі із сухим і теплим кліматом (Середземномор'я, Західна, Східна і Середня Азія). З десяти родів цієї родини шість представлені у флорі України.

*Життєва форма:* багаторічні трав'янисті рослини, в яких підземні запасуючі органи представлені цибулинами.

*Листки:* прості, від лінійних до яйцевидних.

*Квітки:* маточково-тичинкові, актиноморфні, зібрані в різні суцвіття (китиця, зонтик), або поодинокі; оцвітина проста, віночкоподібна, здебільшого яскраво забарвлена; шестичленна, з двох кіл, листочки її вільні, сегменти оцвітини вільні і звичайно однакові, нектарники знаходяться біля основи сегментів оцвітини; тичинок шість; маточка одна, складена з трьох плодолистків, з верхньою тригніздою зав'язю; стовпчик один, рідше три; гінецей синкарпний.

*Формула квітки:* \* $\overline{\sigma P}_{3+3} \overline{A}_{3+3} \overline{G}_{(3)}$

*Плід:* коробочка.

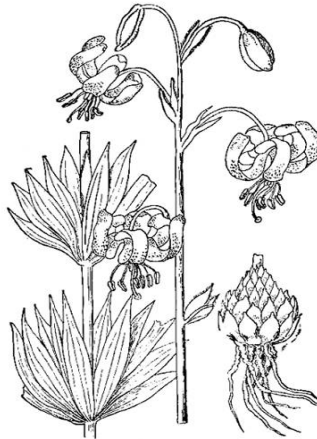
Рід Лілія (*Lilium*) – 80 видів, поширених у лісовій зоні північної півкулі. В Україні – 1 вид.

*Листки* лінійні, лінійно-ланцетовидні, овальні, чергові або розміщені кільцями.

*Квітки* двостатеві, зібрані в китиці, іноді поодинокі.

*Плід* – довгаста коробочка.

Л. лісова, або саранка (*L. martagon*), росте в листяних та мішаних лісах. В культурі (понад 2000 сортів) поширені видові й садові форми Л. На Україні вирощують Л. білу (*L. candidum*), Л. тигрову (*L. tigrinum*) та ін. Використовують в озелененні, для зимової вигонки (в теплицях) та для зрізування



5

Саранка—*Lilium martagon* L.

В. С. Савченко

Рис. 76. Лілія лісова (*L. martagon*).



Рід Тюльпан (*Tulipa L.*): 140 видів, поширених у Європі та Азії; в Україні близько 10. Ростуть у степах на вапнякових і крейдових відслоненнях, на сухих кам'янистих схилах тощо. Багаторічні цибулинні трав'янисті рослини висотою від 10 до 100 см. За ритмом сезонного розвитку тюльпани відносяться до весняних ефемероїдів. Їх зростання і розвиток триває 80-120 днів: з початку квітня і до кінця червня, коли засихає наземна частина.

Висота рослин коливається залежно від виду і сорту від 10-20 до 65-100 см.

*Стебло* представлене трьома формами: денце, стелон і генеративний пагін, що несе квітки і листя.

*Листки* подовжено-ланцетні, зелені або сизуваті, з гладкими або хвилястими краями і легким восковим нальотом. Нижній лист найбільший, верхній, так званий прапор-лист – найменший.

*Квітка* правильна, двостатева, оцвітина проста, віночковидна, з шести вільних листочків, розташованих у два кола. Тичинок шість, з подовженими пиляками; маточка з трьох плодолистків, з коротким стовпчиком і трилопатевою сидячою приймочкою. Зав'язь верхня, тригнізда. Часто основа пелюсток забарвлена в інший колір, що відрізняється від основного, що утворює так зване «дно» квітки. Форма квітки теж різноманітна: келихоподібна, чашовидна, овальна, лілієвидна, махрова (піоновидна), зірчаста. Квітки великі, завдовжки до 12 см, діаметром від 3 до 10 см, а в повному розкритті у видових тюльпанів до 20 см.

*Плід*: багатонасінна коробочка тригранної форми. Насіння плоске, трикутне, коричнево-жовте, розташоване горизонтально у два ряди в кожному гнізді коробочки.

У природних умовах на півдні лісостепу і в степовій зоні України зустрічаються Т. Шренка (*T. schrenkii*), на схилах Т. гранітний (*T. graniticola*), у межах заповідних територій Асканії-Нова Т. скіфський (*T. scytica*). У дубових лісах на Лівобережжі – Т. дібровний (*T. quercetorum*). Усі види тюльпанів занесені до Червоної книги України.

У культурі поширений т. Геснера (*T. gesneriana*). Відомо понад 800 сортів тюльпанів.

### **Порядок Амарилісоцвіті (Amaryllidales)**

15 родин, 221 рід, 4570 видів.

*Життєва форма*: багаторічні трави з цибулинами, іноді з потужним кореневищем чи бульбами. Корені часто конрактильні.

*Листки*: чергові, рідше дворядні, з піхвовою основою, часто соковиті або навпаки сухі та жорсткі.

*Квітки*: різних розмірів, актиноморфні, рідше зигоморфні, зібрані у різноманітні суцвіття. Оцвітина проста, віночковидна, шестичленна. Тичинок 6, у двох колах, рідше 3. Маточка із трьох зрослих плодолистків, зав'язь верхня і нижня.

*Плід*: коробочка, горіх, ягода.

Серед представників багато ранньоквітучих рослин, декоративних і кімнатно-декоративних видів.

**Родина Амарилісові (*Amaryllidaceae*)**: за різними оцінками нараховує від 60 до 75 родів і від 800 до 1000 видів, поширених по всій земній кулі, але найбільше видів зосереджено в тропічних і субтропічних регіонах: в Капській області (Південна Африка), Центральній і Південній Америці.

**Життєва форма**: багаторічні трави з цибулинами, іноді з потужним кореневищем чи бульбами. Корені часто контрактильні.

**Квітки**: актиноморфні, рідше зигоморфні, зібрані у різноманітні суцвіття. Оцвітина проста, віночковидна, шестичленна. Характерна ознака: привіночок у вигляді чашоподібної коронки. Тичинок 6, у двох колах. Маточка із трьох зрослих плодолистиків, зав'язь нижня.

**Формула квітки**: \*♀♂P<sub>3+3</sub>A<sub>3+3</sub>G<sub>(3)</sub>.

**Плід**: коробочка.

**Практичне значення**: серед амарилісових багато культурно-декоративних видів для вирощування як у закритому, так і у відкритому ґрунті.

Деякі амарилісові використовуються в медицині. Сік деяких видів містить алкалоїди, які можуть призвести до опіків у разі контакту з незахищеною шкірою людини.

Рід Підсніжник (*Galanthus*) включає 17 видів, поширених в Європі, Малій Азії, на Кавказі. В Україні – 3 види. Ранньоквітучі ефемероїди із сніжно-білими пониклими квітками. Зустрічається в лісах Правобережжя П.білосніжний (*G. nivalis*), в гірських лісах Криму – П. складчастий (*G. plicatus*).

Рід Нарцис (*Narcissus*) – 60 видів, приурочених до зростання у горах. Квітки білі, жовті. Оцвітина з коронкою. Широко культивується Н. білий, або поетичний (*N. poeticus*), що має поодинокі, рідше парні квітки, ароматні, чисто білі, коронка їх у вигляді блюдця, жовтувата з червоним краєм або без нього.

У природних умовах у горах Карпат зустрічається Н. вузьколистий (*N. angustifolius*). Величезну площу 256 га займає найбільша долина нарцисів, що ростуть в дикій природі в Європі. Місце це збереглося з часів льодовикового періоду. Долина розташована в Закарпатті, недалеко від маленького українського міста Хуст.

**Родина Цибулеві (*Alliaceae*)**: 32 роди, 750 видів, поширених по всій земній кулі, але найбільше в середземноморському регіоні, Передній і Малій Азії.

**Життєва форма**: багаторічні, трав'янисті рослини, що мають видозміну пагону – цибулини.

**Листки** прості, сидячі, чергові.

**Квітки**: актиноморфні, двостатеві, зібрані у суцвіття зонтик. Оцвітина проста, віночковидна із 6 вільних або при основі зрослих пелюсток. Тичинок 6, маточка складається із трьох плодолистиків, зав'язь верхня.

Формула квітки: \*♀♂ P<sub>6</sub>A<sub>6</sub>G<sub>(3)</sub>

Плід: тригранна коробочка.

*Характерні біохімічні особливості:* наявність у всіх частинах тіла рослин легких речовин з антибактеріальною дією – фітонцидів, які надають їм специфічного запаху. З давніх часів цибуля і часник використовувались як амулет від злих сил та чарів, а також у якості сильнодіючого бактерицидного засобу під час епідемій чуми, грипу.

Рід Цибуля (*Allium*) налічує понад 1250 видів. В Україні близько 40 видів. В Україні культивується переважно вісім видів: Ц. ріпчаста (*A. cepa*), порей (*A. porrum*), шалот (*A. ascalonicum*), батун (*A. fistulosum*), запашна (*A. odorum*), слизун (*A. nutans*), часник (*A. sativa*).

Серед дикорослих видів Ц. найбільш поширені Ц. гранчаста (*A. angulosum*, мишачий часник), Ц. переможна (*A. victorale*) і Ц. ведмежа (*A. ursinum*).

Ц. ріпчаста (*A. cepa*), дво- або багаторічна рослина. Цибулини у неї кулясто-довгасті з плівчастими, суцільними жовтими, червонуватими, фіолетовими або білими зовнішніми лусками і м'ясистими внутрішніми.

*Стебло* безлисте, прямостояче, заввишки 30-80 см, трубчасте, у середині роздуте, а біля основи обгорнуте піхвами 4-9 листків.

*Листки* дворядні, трубчасті, м'ясисті, біля основи жолобчасті, вище довгоциліндричні, загострені.

*Квітки* білі, дрібні, актиноморфні, двостатеві, на довгих (до 3 см) квітконіжках, зібрані в кулястий, багатоквітковий (200-600 квіток) зонтик, вкритий чохлам, який під час цвітіння розривається на 2-4 частини. Оцвітину віночкоподібна, зірчаста, шестипелюсткова. Пелюстки 4-6 мм довжиною, білі, із зеленою жилкою по спинці, довгасті, тупі. Тичинок 6, що перевищують оцвітину не більше ніж в 2 рази; внутрішні тичинки при основі розширені й забезпечені 2 маленькими зубцями. Маточка з верхньою тригнізною зав'яззю і ледве видимим з оцвітини стовпчиком. Насіння зморшкувате, дрібне, покрите щільною чорною оболонкою. Цвіте у червні-серпні, плодоносить у серпні-вересні. Розмножується цибуля вегетативно і насінням, а також дочірними виводковими бруньками – «дітками», які утворюються в суцвітті разом з квітками. Використовують листя та цибулини. Ц. ріпчаста містить флавоноїди, фенольні та сірковмісні сполуки, амінокислоти, органічні кислоти, сапоніни, глікозиди, вітаміни та інші сполуки. Як сільськогосподарська культура Ц. відома приблизно з IV тис. до н.е., більшість дослідників вважають її батьківщиною Середню Азію. На сьогодні існує близько 1000 сортів цибулі.

Ц. ведмежа (*A. ursinum*), черемша, трав'яниста багаторічна цибулина рослина висотою 20-40 см, без кореневищ.

*Стебло* пряме, тільки квітконосне, округле, голе, при основі вкрите листовими піхвами. *Листки* прицибулинні, довгі, у формі загостреного еліпса, поступово звужені у черешок. *Квітки* дрібні,

прості, білі, правильні, в діаметрі близько 1 см, зібрані в кулястий зонтик. Цвіте у травні-червні.

*Плід* округла тригранна коробочка. Насіння округлої форми чорного кольору. Рослина з дуже сильним часниковим запахом. Поширена в тінистих листяних та мішаних лісах України, в Карпатах.



Рис. 77. Цибулеві. Цибуля Шуберта (*Allium schubertii*): 1 – загальний вигляд; 2 – сегменти оцвітини з тичинками. Цибуля кільчаста (*A. verticillatum*): 3 – загальний вигляд; 4 – коробочка зі стовпчиком, тичинками, сегментами оцвітини, які залишилися.

### Порядок Тонконогоцвіті (Poales)

**Родина Тонконогові (Poaceae):** 900 родів, 11 тис. видів, поширених по всій земній кулі. Походять від Рестієвих, що родом із тропічної Америки.

*Життєва форма:* одно-, дво- і багаторічні трави, деревоподібні рослини з здерев'янілим стеблом без вторинного росту. Характерна ознака: у зрілому віці стебло порожнисте (соломина). Має чіткий розподіл на вузли і міжвузля. Поблизу вузлів зосереджена інтеркалярна меристема, що забезпечує вставний ріст і піднімання стебла в разі полягання.

*Листки* прості, чергові, лінійні, часто охоплюють стебло у вигляді піхви, рідше овальні або стріловидні, черешкові. У місці прикріплення листа до стебла утворюються півчасті язички, вушка специфічної форми, що є систематичною ознакою.

*Квітки:* зигоморфні, двостатеві, рідше одностатеві, з редукованою оцвітиною, у одноквіткових або багатоквіткових колосках, зібраних у складний колос, волоть, початок. Колосок оточений верхньою і нижньою колосковими лусками, кожна квітка у колоску оточена верхньою і нижньою квітковими лусками (брактеями). Оцвітина редукована, представлена двома плівчастими утвореннями – *лодікулами*. Тичинок від 1 до 6, маточка із двох-трьох зрослих плодолистиків, зав'язь верхня.

*Формула квітки:* Жито :  $\uparrow \delta \text{♀} \text{P}_2 \text{A}_3 \text{G}_{(2)}$

*Плід:* зернівка. Шкірочка насінини зростається із стінкою плода (перикарпієм), тому зернівка є одночасно насіниною і плодом.

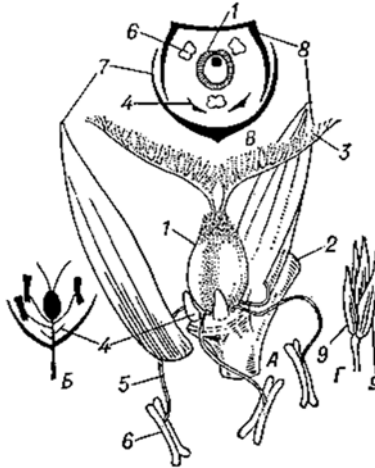


Рис. 78. Квітка злакових: А – загальний вигляд квітки;

Б и В – продольна і поперечна діаграми;

Г – колосок; 1 – зав'язь, 2 – вісь колоска, 3 – приймочка, 4 – лодікули, 5 – тичинкова нитка, 6 – пиляк, 7 – лемма (нижня квіткова луска), 8 – верхня квіткова луска, 9 – верхня і нижня колоскові луски.

Злакові (Тонконогові) є панівними у складі багатьох рослинних угруповань, що утворюють специфічні природні ландшафти: луки, степи, прерії, саванни.

Тонконогові представляють основні зернові харчові культури людства: пшениця, жито, овес, просо, ячмінь, рис, кукурудза, цукрова тростина.

**Підродина Бамбуковидні:** 50 родів, 600 видів в тропіках і субтропіках.

*Життєва форма:* багаторічні кореневищні рослини із дерев'янилим стеблом висотою до 30-40 м. Ростуть дуже швидко: за місяць – на висоту 15-20 м.

*Листки* черешкові, овальні, загострені.

Квітки у одно квіткових або багатоквіткових колосках, що зібрані у китиці або волоті. Тичинок 6, лодікул 3.

Плід: зернівка, інколи ягода.

Використання універсальне: як будівельний матеріал, водопровідні труби, виробництво паперу. Кошиків. Молоді пагони їстівні. Розмножуються кореневищами.

Рід Бамбук (*Bambusa*) поширений у тропічних регіонах. У південно-східній Азії утворює ліси Бзвичайний (*B.vulgaris*), пагони якого є основним кормом панди великої. Знищення бамбукових лісів внаслідок використання людьми призведе до вимирання і цього виду тварин.

**Підродина Тонконоговидні:** рослини з трав'янистим стеблом, колоски одно-багатоквіткові, зібрані у складний колос, волоть, початок. Квіткових лусок дві.

Розрізняють зернові і кормові злаки.

До зернових відносять пшеницю, жито, ячмінь, кукурудза, рис, цукрова тростина, пирій.

До кормових відносять овес, очерет, тимофіївку, тонконіг, стоколос, ковила.

Хлібні зернові культури вирощують на всіх континентах нашої планети. Північні і південні кордони їх ареалу збігаються з межами землеробства. Серед хлібних зернових культур найпоширеніші пшениця (*Triticum*), рис (*Oryza*) (особливо в країнах Азії), кукурудза (*Zea*) (найбільші площі в Північній Америці), жито (*Secale cereale*) (головним чином у Європі), овес (*Avena*) (у Північній Америці та Європі), ячмінь (*Hordeum vulgare*) (у Європі, Азії, Північній Америці), просо (*Panicum*) і сорго (*Sorghum*) (в Азії, Африці). Решта культур менш поширені: чумиза (*Setaria italica*), пайза загалом у Китаї, африканське просо, тефф (*Eragrostis tef*) у Ефіопії.

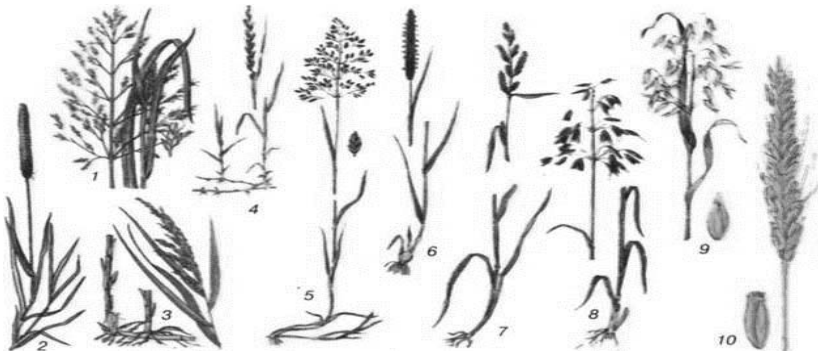


Рис. 79. Злакові: 1 – сорго алепське; 2 – гребінник звичайний; 3 – очерет південний; 4 – пирій повзучий; 5 – тонконіг лучний; 6 – тимофіївка лучна; 7 – плоскуха півняче просо; 8 – вівсюг звичайний; 9 – овес посівний; 10 – жито посівне.

## Порядок Осокоцвіті (Cyperales)

**Родина Осокові (Cyperaceae):** 120 родів і до 5600 видів, поширених по всій земній кулі, але переважно в регіонах з помірним і холодним кліматом. В Україні 140 видів. Приурочені часто до прибережних, заплавлених місцевостей, на болотах, в нижньому ярусі світлих лісів.

**Життєва форма:** багаторічні (рідко однорічні) трави висотою від кількох сантиметрів (Ситняг (*Eleocharis*)) до 3-4 метрів (Смикавець (*Cyperus*)). Кореневище коротке вертикальне, або довге горизонтальне, містить крохмаль.

**Стебла:** тригранної форми, суцільні, рідко порожнисті.

**Листки:** чергові, лінійні, часто жорсткі, з ріжучим краєм, сидячі, охоплюють стебло піхвою. Інколи листки редуковані.

**Квітки:** дрібні, непоказні, вітрозапильні, одностатеві, рідше двостатеві, розміщені у пазухах приквіткових лусок та зібрані у колоски, що об'єднуються у більш складні суцвіття – складний колос, головки, китиці, волоті, зонтик. Деякі види дводомні. Оцвітина редукована, у вигляді лусок, щетинок або волосків. Тичинок від 1 до 6, найчастіше 3. Маточка одна, утворена 2-3 зрослими плолистками; зав'язь верхня, одногнізда.

**Формула квітки:** осока пухирчата:  $\uparrow \sigma^{\text{P}_0\text{A}_0\text{G}_{(3)}} \uparrow \text{P}_0\text{A}_3\text{G}_0$

**Плід:** тригранний, кулястий або приплюснутий горішок.

**Біохімічні особливості:** у листках і стеблах осокових розвинені механічні тканини, багато сполук кремнію, що обумовлює їх застосування у якості покривельного та виробничого матеріалу, зокрема, для виготовлення циновок.

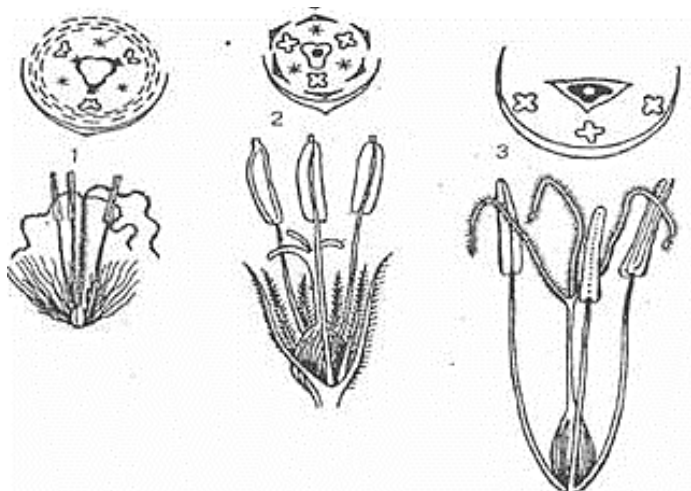


Рис. 80. Квітки та діаграми квіток осокових:

1 – пухівка (*Eleocharis*); 2 – комиш (*Scirpus*); 3 – папірус (*Cyperus*)

## Підродина Осокові

Рід Осока (*Carex*): 2500 видів, 92 види в Україні.



Рис. 81. Осока  
несправжньосмикавцева  
(*Carex pseudocyperus*)

Стебла тригранні, часто загострені, без здутих вузлів. Нижні листки лусковидні, бурі, чорні, пурпурові. Серединні листки лінійні, довгі. Квітки одностатеві з редукованою оцвітиною. Зав'язь вкрита видозміненим листком у вигляді шкірястої або плівчастої оболонки – мішечком, форма якого є систематичною ознакою. Квітки зібрані у маточкові та тичинкові колоски, що розташовуються окремо на квітконосному пагоні. Найчастіше тичинкові у верхній частині пагону, маточкові – нижче.

У помірних областях за ступенем участі у рослинному покриві осоки не

поступається злакам та айстровим, а подекуди їх перевершують. Найбільше видів осок мешкає на болотах, на сирих та болотистих луках, берегах водойм, де осоки формують монодомінантні угруповання, утворюють купини, дерновини та



Рис. 82. Комиш  
лісовий (*Scirpus  
sylvaticus*)

визначають ландшафт місцевості: *O. гостра* (*C. acuta*), *O. побережна* (*C. riparia*), *O. несправжньосмикавцева* (*C. pseudocyperus*) висотою до 1 м і більше. На степових луках, на схилах зустрічається *O. низька* (*C. humilis*) висотою до 10 см. У рідких лісах, на узліссях серед травостою помітна *O. волосиста* (*C. pilosa*). Рано навесні помітне цвітіння *O. ранньої* (*C. praecox*).

## Підродина Смикавцеві

До найрозповсюдженіших належать представники роду Комиш (*Scirpus*), що утворюють великі зарості біля берегів прісних водойм: *К. лісовий* (*S. sylvaticus*), *К. озерний* (*S. lacustris*).

Рід Смикавець (*Cyperus*): 300 видів, в Україні 7 видів.

Культивований середземноморський вид *С. їстівний*, або чуфа (*C. esculentus*)



вирощують на півдні України. Його підземні бульби («земляні горішки») містять вітаміни Е, С, олії, крохмаль, білки, цукри, мікроелементи – магній, кальцій, фосфор, залізо. Використовують у харчовій промисловості у якості сурогатів кави, какао тощо. Із папірусу (*C. papyrus*), що зростає поблизу водойм у тропічній Африці і має стебла висотою до 5 м, з часів Древнього Єгипту і до Середньовіччя виготовляли папір, тканини.

Рід Пухівка (*Eriophorum*): 20 видів. В Україні – 5 видів.

Багаторічні болотяні трави, зустрічаються на гіпново-сфагнових болотах: П.багатоколоскова (*E. polystachyon*). Щетинки оцвітини розростаються біля плоду у пучок довгих білих волосків, що нагадують пух.

### **П/кл. Алісматиди (Alismatiidae):**

Нараховує 490 видів, на Україні – 44 види. Водні і болотні травянисті рослини.

*Листки* чергові, рідше супротивні, охоплюють стебло.

*Квітки* актиноморфні і зигоморфні, дво-і одностатеві, у суцвіттях. Гінецей апокарпний, рідше паракарпний і ценокарпний.

*Плоди* різних типів, у архаїчних багато листянка. Найбільше поширення мають представники порядків і родин:

#### **Пор. Рдесникоцвіті (Potamogetonales)**

Родина Рдесникові (Potamogetonaceae)

#### **Пор. Жабурникоцвіті (Hydrocharitales)**

Родина Жабурникові (Hydrocharitaceae)

#### **Пор. Частухоцвіті (Alismatales)**

Родина Частухові (Alismataceae)

#### **Порядок Сусакоцвіті (Butomales)**

Родина Сусакові (Butomaceae)

### **Порядок Рдесникоцвіті (Potamogetonales)**

*Життєва форма:* одно-і багаторічні трави з кореневищами. Листки чергові або майже супротивні, занурені у воду, плаваючі сидячі або з черешками.

*Квітки* дрібні у колосовидних суцвіттях, що піднімаються над поверхнею води, двостатеві, актиноморфні, чотиричленні (рідше 2-3 членні). Оцвітина складається з чотирьох стулчастих сегментів. Тичинок 2-4, зростаються з сегментами. Гінецей з 2-3, 4, 5-8 вільних плодолистиків.

*Формула квітки:* \* $\sigma^{\varphi}P_4 A_{2-4} G_{2-8}$

*Плоди* складаються з кістянокоподібних або горішкоподібних плодиків.

**Родина Рдесникові (Potamogetonaceae):** 100 видів, поширених по всій земній кулі у водоймах зі стоячою або повільною течією. Рдесник плаваючий (*Potamogeton natans*), Р. курчавий (*P. crispus*), Р. пронизанолистий (*P. perfoliatus*).



Рис. 83. Рдесник плаваючий (*Potamogeton natans* L.)

### Порядок Сусакоцвіті (**Butomales**)

#### **Родина Сусакові (*Butomaceae*)**

*Життєва форма:* багаторічні трави з повзучими кореневищами.

*Квітки* в пазушних симподіальних суцвіттях, що складаються з трьох завійок, біля основи оточених обгорткою з трьох брактей двостатеві актиноморфні тричленні з подвійною оцвітиною. Тичинок 9 у двох колах: зовнішнє коло з 3-х пар, що чергуються з пелюстками, а внутрішнє з 3-х окремих. Нитки довгі. Гінецей з 6 вільних плодолистиків. На нижніх сторонах плодолистиків є нектарні залозки.

*Плоди:* багатолістянки.

Рід Сусак (*Butomus umbellatus*) С.зонтичний поширений у помірних областях Євразії. Листки використовують на плетиво. Кореневища містять крохмаль.



Рис. 84. Сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*)

### Порядок Жабурникоцвіті (Hydrocharitales)

Водні занурені і плаваючі однорічні і багаторічні трави. Листки з диференціацією на черешок і пластинку.

*Квітки* різних розмірів маточкові і тичинкові з покривалом зібрані в цимозні зонтиковидні суцвіття актиноморфні або злегка зигоморфні, тричленні.

*Плоди*: сухі або соковиті під водою.

**Родина Жабурникові (Hydrocharitaceae)** : 100 видів. В Україні – 4 види.

Рід Жабурник (*Hydrocharis*), вид Ж. звичайний (*Hydrocharis morsus-ranae*) – багаторічна рослина з округлими плаваючими листками, поширений на поверхні водойм, розмножується вегетативно особливими зимуючими бруньками із запасом речовин – туріонами.

Елодея канадська (*Eloдея canadensis*) – адвентивний вид північноамериканського походження, що широко розповсюджений на дні водойм України. Стебла облистені, повністю занурені у воду. Рослина дводомна. Маточкові квітки – на довгих квітконосах, однак розмножується переважно вегетативним шляхом.

Водяний різак алоєвидний (*Stratiotes aloides*) – зустрічається на поверхні водойм, листки шипувато-пилчасті, зібрані у прикореневу розетку.



Рис. 85. Жабурник звичайний (*Hydrocharis morsus-ranae*)



Рис. 86. Водяний різак алоєвидний (*Stratiotes aloides*)

### Порядок Частухоцвіті (Alismatales)

111 видів водних, прибережних, болотних рослин.

**Родина Частухові (Alismataceae)**: 100 видів, поширених по всій земній кулі. На Україні – 7 видів.

Частуха подорожникова (*Alisma plantago-aquatica*): багаторічна прибережно-водна рослина з черешковими листками, що за

формою схожі на листки подорожника великого. Отруйна. Квітки двостатеві, білі, блідо-рожеві, зібрані у кільчасто розгалужені волоті.

*Плід:* сім'янка.

Стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia*) – багаторічна рослина, з характерними надводними стріловидними листками, підводні листки лінійні.

*Квітки* одностатеві, зібрані кільцями по три у китицевидні суцвіття. Тичинкові на довгих квітконіжках.

*Плід:* крилата сім'янка.



Рис. 87. Частуха подорожникова (*Alisma plantago-aquatica*)



Рис. 88. Стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia*).

---

## ТЕМА №20. ПРИРОДНІ ЗОНИ УКРАЇНИ. ОХОРОНА РОСЛИННОГО СВІТУ

---

Поняття про флору. Рідкісні, реліктові, ендемічні види рослин

Поняття про рослинність

Поняття про ботаніко-географічні зони

Природні зони України

### Поняття про флору. Рідкісні, реліктові, ендемічні види рослин

*Флора* – історично складена сукупність видів рослин певного територіального виділу. Наприклад, флора Європи, флора України, флора м. Києва тощо. Розділ ботаніки, що вивчає флори, називається *флористикою*.

У процесі дослідження флори серед інших видів виділяють:

- *ендемичні* – види, які зустрічаються тільки у межах досліджуваної території;
- *реліктові* – види, які збереглися у складі флори з давніх, зокрема, дольдовикових часів;
- *рідкісні* – види, чисельність яких скорочується внаслідок різних причин.

### **Поняття про рослинність**

Однак, види рослин існують не відокремлено. Вони утворюють популяції виду, угруповання з іншими видами в залежності від умов зростання. Наприклад, угруповання рослин лісу, угруповання рослин водойм, боліт тощо різняться за своїм видовим складом та чисельністю популяцій видів.

Рослинні угруповання популяцій видів рослин, які склалися історично на певних однорідних за природними умовами територіях називають *фітоценозами*. Наприклад, фітоценоз мішаного лісу, фітоценоз суходільних лук тощо.

*Рослинність* – сукупність різних типів фітоценозів, яка історично склалася на певній території з однорідними фізико-географічними умовами. Розділ ботаніки, що вивчає рослинність, називається *фітоценологією*, або геоботанікою.

### **Поняття про ботаніко-географічні зони**

Флористичний склад території і типи рослинності залежать від фізико-географічних умов: рельєфу, типу ґрунтотворних порід і ґрунтів, клімату, температурного режиму, вологості повітря і ґрунту, кількості атмосферних опадів протягом року. Разом вони утворюють природні (ботаніко-географічні) зони.

***Природні зони – це природне і закономірне явище, яке є наслідком взаємодії материнської породи, ґрунту, клімату, тварин, рослин і виробничої діяльності людини.***

Ще у XIX ст. В. В. Докучаєв показав, що природні зони мають свою історію формування і змінюються у часі й просторі.

В Україні, що простяглася на 1316 км із заходу на схід та 893 км із півночі на південь і має загальну площу 603 500 кв.км виділяють такі ботаніко-географічні зони: зона мішаних лісів (Українське Полісся), лісостепова зона, степова зона, середземноморська лісова зона (південний берег Криму). За вертикальною зональністю виділяють передгірні та гірські райони Карпат і Криму.

### **Природні зони України**

У минулому вся територія України була вкрита природним рослинним покривом. У наш час понад 50% земель зайняті агрофітоценозами. Лісистість України складає всього 13,6%. Однак, на Поліссі – 26 %, у Лісостепу – 13 %, у горах Криму і Карпат – 36 % і 39 % відповідно.

**Зона мішаних лісів** простягається на півночі України. Південна межа проходить по лінії Луцьк – Рівне – Житомир – Київ – Глухів. Рельєф рівнинний, опадів 550-700 мм на рік. Ґрунти переважають дерново-підзолисті, подекуди піщані.

Типи рослинності: ліси, луки, болота. У складі лісів соснові ліси складають 57 %, дубові – 21 %, березові – 10 %, вільхові – 6%. На бідних піщаних ґрунтах зростають сосново-лишайникові бори, на дерново-підзолистих ґрунтах – свіжі сосново-зелено-мохові бори, на суглинках мішані сосново-дубові ліси.

На Правобережжі переважають мішані *сосново-дубово-грабові* ліси. Невеликі площі у західній Україні мають букові темні ліси, де у трав'яному ярусі лише ефемероїди: підсніжник білосніжний, анемона жовтецева.

На Лівобережжі переважають мішані сосново-дубово-липові ліси. У підліску: ліщина звичайна, бруслина європейська і бородавчаста, орляк звичайний, безщитник жіночий, копитняк європейський, медунка темна, анемона дібровна, зірочник лісовий.

Серед рідкісних видів соснових лісів: реліктова папороть Страусове перо звичайне, плауноподібні – плаун річний, дифазіаструм стиснутий, баранець звичайний; із квіткових лілія лісова, сон чорніючий, рябчик руський.

Зрідка у крайній північній частині трапляються ділянки ялинових темнохвойних лісів. Біля боліт зустрічаються вільхово-березові ліси.

*Дубові ліси* (діброви) розвиваються на сірих опідзолених ґрунтах з близьким заляганням ґрунтових вод. У складі деревостану крім дуба звичайного зустрічаються: ліщина звичайна, ясен звичайний, в'яз гладкий, клен гостролистий. Серед трав: рясц ущілнений, первоцвіт весняний, анемона дібровна, а. жовтецева, конвалія травнева.

Лучна рослинність представлена вологими заплавними луками та материковими луками.

*Заплавні* луки поширені у заплавах Дніпра, Десни, Прип'яті та їх чисельних притоків. Характерна особливість – щорічне затоплення повеневими водами з наносом поживних речовин, що сприяє з одного боку заболоченню луків, з іншого – рясному розвитку лучної рослинності. Тут у травостої – лепешняк плаваючий, тонконіг болотний, осока гостра, комиш лісовий, айр звичайний, кизляк китицевидний, рідкісні орхідеї – пальчатокорінник травневий, п. м'ясо-червоний, п. Фукса. Справжні луки у складі костриці лучної, тонконога лучного, лисохвоста лучного.

*Материкові* луки за рельєфом і зволоженням поділяють на суходільні, які виникли на місці зведених лісів (у травостої – біловус стиснутий, мітлиця тонка) та низинні луки, що формуються у заглиблених ділянках рельєфу, більш зволожені (осока чорна, о. гостра, о. лисяча).

Болотна рослинність широко представлена на Поліссі, тут зосереджено 70% боліт України. У центральному і західному Поліссі

переважають верхові болота оліготрофні, що утворилися в умовах бідного атмосферного живлення, мають високу кислотність, характеризуються бідним рослинним покривом: сосново-пухвіково-сфагнові, сфагнові ценози із вічнозеленими чагарничками багна болотного, журавлини, андромеди.

У східній частині поширені низинні болота, що утворилися в умовах багатого мінерального живлення (евтрофні). Серед них розрізняють:

- лісові у складі вільхи чорної, берези пухнастої, чорниці, вересу, лісових мохів;
- трав'яні болота; характеризуються різноманітним рослинним покривом у складі трав (осока дерниста, ситник блискучий, вовче тіло болотяне, калюжниця болотяна, білозір болотяний);
- трав'яно-мохові, переважно осоково-гіпнові, де серед болотного різнотрав'я зустрічаються рідкісні види орхідних.

Серед водних рослин є реліктові і рідкісні види: реліктова водяна папороть сальвінія плаваюча, водяний горіх плаваючий, плавун щитолистий. Серед болотних видів до Червоної книги занесені верба чорнична, береза низька, зозулинець болотний, коручка болотна, шейхцерія болотна, півники борові тощо.

**Лісостепова зона** займає 34% площі України. Південна межа проходить по лінії Ананьєв – Кіровоград – Кременчук – Зміїв. Ґрунти сірі лісові і чорноземи. Кількість опадів – 450-600 мм на рік. Природна рослинність представлена листяними лісами і лучно-степовою рослинністю. Болота і луки зустрічаються в заплавах рік. 67% території зайнято під сільськогосподарські угіддя.

На Правобережжі переважають листяні ліси *дубово-грабові*, де у складі деревостану також ясен високий, явір, клен польовий.

На Лівобережжі – *дубово-липово-кленові* ліси з липою серцелистою, кленом гостролистим, к. татарським. У підліску ліщина звичайна, бересклет європейський. Із хвойних порід зустрічаються ділянки лісів у складі сосни звичайної, с. крейдяної. Ліси світлі, з розвиненим травостоєм: купина багатоквіткова, підмаренник запашний, зірочник лісовий, осока волосиста.

Лучна рослинність утворює кілька типів лук: заплавні луки, болотисті луки, справжні луки, луки на солонцях з галофільною рослинністю (айстра солончакова, подорожник солончаковий), остепнені луки.

Остепнені луки мають у своєму складі лучне ксерофільне різнотрав'я: шавлія лучна, ш. поникла, деревій звичайний, горошок мишачий, королиця звичайна, роман напівфарбувальний, серед злакових – грястиця збірна, тонконіг лучний, костриці, мітлиці, а також подекуди зустрічаються ділянки, у складі яких типові степові види ковили пірчастої, к. вузьколистої, к. волосистої, занесені до Червоної Книги України.

**Степова зона** займає 40 % території України. Простягається на південь від Лісостепу до Чорного і Азовського морів та передгір'я

Криму. Загальна площа 20 млн. га. Це рівнинна територія, яка на заході розчленовується схилами Волино-Подільської та Придніпровської височини, на сході – відрогами Донецького кряжу, а також долинами річок Дністра, Дніпра, Сіверського Дінця, Південного Бугу. На ґрунтотворних породах – лесах, лесовидних суглинках, алювіальних пісках сформувались звичайні і глибокі чорноземи (на півночі) та темно-каштанові ґрунти (на півдні). Кількість опадів на рік складає на півночі – 450 мм на рік, на півдні – 200-250 мм на рік. 75% земельного фонду розорано під агрофітоценози. Природна рослинність залишилась лише на непридатних для окультурення землях. Лісова рослинність зустрічається рідко: по берегах річок, на крутосхилах. Поширені лісосмуги та захисні насадження, які захищають ґрунти від ерозії, зберігають вологу та захищають посіви від суховіїв. У складі деревостану байрачних лісів дуб звичайний, берест (в'яз граболистий), в'яз гладкий, ясен високий. У підліску терен, жостер, бруслина. Серед трав: осока колхідська, чебрець Паласа, ковила волосиста. У долинах річок зустрічаються ділянки осокових, вербових лісів.

Лучна рослинність зустрічається лише у заплавах річок.

Справжні степи збереглися мало, лише на заповідних територіях. Вони представлені трьома смугами:

- *північні різнотравно-типчакowo-ковилowі* степи: дернинні злаки типчак (костриця борозниста), ковила волосиста, к. вузьколиста, к. червона, к. українська, к. Лесінга, келерія сиза. Бобові у складі конюшини гірської, к. альпійської, люцерни румунської. Різнотрав'я у складі: горицвіту весняного, синяка Попова, катрана татарського, тюльпана Шренка. Степові чагарники у складі карагани кущової, сливи степової, вишні степової, шипшини собачої.

На крейдяних відслоненнях Сіверського Дінця зустрічаються унікальні ділянки у складі сосни крейдяної (пліоценовий релікт), ендеміків: китятки крейдяної, деревій голий, полин донський, сиренія Талієва, булатка червона. Такі ділянки збереглися у складі заповідних територій: Стрілецький степ, Кам'яні Могили, Хомутовський степ.

- *типчакowo-ковилowий* степ розвивається на каштанових ґрунтах, характеризується збідненим видовим складом, зрідженим травостоем (щільнодернинні ксерофільні злаки – ковила Лесінга, к. українська, к. волосиста, житняг гребінчастий, келерія гребінчаста, ферула східна, кермек сарептський).

- *типчакowo-полиновий* степ у причорноморській смузі і Присивашші у складі типчака (костриця овеча), полину кримського, а також рослин перекоти-поле: миколайчики польові, кермек, курай.

На ділянках морського узбережжя поширені галофільні угруповання у складі солонцю європейського, содника солончакового, сарсазану шишкуватого.

Значного поширення набувають бур'янисті рослини: карантинний бур'ян амброзія полинолиста, мишій сіро-зелений, повитиця, ценхрус якірцевий.



У Криму степ простягається до висоти 100 м н.р.м. на північному макросхилі. Далі рослинний покрив розташовується поясами:

- лісостеповий пояс 150-250 м н.р.м. у складі лісів із дуба звичайного, д. скельного, д. пухнастого пневого походження висотою до 5-8 м. Супутниками є берест (в'яз граболистий), граб східний. Серед кущів скумпія звичайна, дерен справжній.

- середній лісовий пояс на висоті 300-700 м н.р.м. дубові ліси із дуба скельного і д. пухнастого, яловця високого, грабу східного;

- верхній лісовий пояс – 600-1300 м н.р.м. букові ліси із бука кримського і бука східного.

**Середземноморська лісова зона** простягається на теренах південного берега Криму. Тут клімат має ознаки середземноморського. Середньорічні температури у передгір'ї південного берега складають +11-12°C. Сума річних опадів у передгір'ї 350-600 мм, на високогір'ї – 700-900 мм. Серед поширених середземноморських видів кипарис вічнозелений, яловець високий (*Juniperus exelsa*), трахикарп високий, кедр гімалайський (*Cedrus deodara*), сунічник дрібноплідний, магнолія багатоквіткова, кущ кам'яна троянда, рускус понтійський з філокладіями, дрік іспанський (віничник прутівидний), скумпія звичайна, сумах дубильний тощо.

Рослинність **південного берегу Криму** розташовується у трьох висотних поясах:

- перший лісовий пояс: від берега до 300-350 м висоти над рівнем моря поширені ялівцево-дубові ліси і рідколісся за участю дуба пухнастого (*Quercus pubescens*), фісташки туполистої (*Pistacia mutica*), яловця високого (*Juniperus exelsa*);

- другий лісовий пояс: 350-500 м н.р.м. хвойні ліси у складі сосни Паласової (с. кримської, *P. pallasiana*), також клену Стевена, на висоті 500-800 м до складу деревостану додаються дуб скельний, граб звичайний;

- третій лісовий пояс: 800-900 м н.р.м. ліси у складі бука східного (*Fagus orientalis*) і сосни звичайної (*Pinus sylvestris*);

- пояс гірських лучних степів, або пояс яйл – безлісних горбистих вершин, вкритих трав'янистою рослинністю лучно-степового ряду: ковила Браунера, стоколос каппадокійський, чебрець кримський, сонцецвіт Стевена, осока низька.

Серед рослин Криму багато *ендемичних і рідкісних* видів: роговик Біберштейна (кримський едельвейс), цикламен Кузнецова, вероніка гірська, червонокнижні види півонія даурська, півонія тонколиста, еремур кримський, пальчатокорінник римський. До третинних реліктів відносять рідкісну сосну Станкевича (*P.stankewiczii*)

### **Українські Карпати**

Зона Карпат займає південно-західну частину України. Гірський рельєф зумовлює клімат і розподіл рослинності. Середньорічна температура на висоті 652 м н.р.м. становить + 6°C, на висоті

1266 м н.р.м. – +3,2°C. Річна сума опадів відповідно складає 1100 мм та 1300 мм. Характерні тривалі сніжні зими.

У Карпатах чітко виділяється вертикальна поясність

- передгірний пояс висота 350-400 м н. р.м. дубові ліси із домішкою грабу звичайного (*Carpinus betulus*), ясену високого (*Fraxinus excelsior*), бука лісового (*Fagus sylvatica*);

- ніжній гірський лісовий: 800-900м н.р.м. букові ліси із зрідженим травостоєм;

- верхній гірський лісовий на висоті 900-1450 м н.р.м. темнохвойні ліси у складі ялини європейської (*Picea abies*), ялиці білої (*Abies alba*);

- субальпійський пояс до висоти 1800 м н.р.м. – полонини – високогірні безлісні простори, вкриті трав'янистою рослинністю у складі біловусу стиснутого, костриці мальованої, осоки вічнозеленої. Використовуються у якості пасовищ. На межі верхнього гірського та субальпійського поясів знаходиться криволісся (на західному схилі букове, на східному ялинове), яке під впливом вітрів набуває прапоровидних форм. У східних Карпатах поширена на схилах сланка сосна гірська (жереп) висотою 2-3 м, що має захисне протиерозійне значення. На полонинах поширені зарості ялівцю сибірського.

- альпійський пояс полонин займає найбільші вершини (Чорногора, Чивчин, Свидівця) на висоті 1800 м н.р.м. і вище у складі вівсяниці низької, ситника трироздільного. Рослини низькорослі, подушкоподібної форми – кардамінопсіс занедбаний, роговик альпійський, едельвейс альпійський, котячі лапки карпатські, волошка м'яка, анемона нарцисоцвіта, тирлич жовтий.

Реліктові та ендемічні види Карпат, занесені до Червоної Книги України: дріада восьмипелюсткова, волошка східнокарпатська, ліннея північна, айстра альпійська, рододендрон Кочі, родіола рожева, королиця круглолиста. З деревних видів – модрина польська (*Larix polonica*), тис ягідний (*Taxus baccata*).

Всього на Україні із 70 тис. видів організмів близько 26 тис. (37 %) складають рослини та гриби (15 тис. видів грибів та міксоміцетів, 5,1 тис. видів вищих судинних рослин, 4 тис. видів водоростей, 1 тис. видів лишайників, 800 видів мохів). Серед вищих судинних рослин кількість природних видів складає 4 тис., культивованих – 600 видів, культивованих, що дичавіють – 550 видів (1999 р.). Найбільшою видовою різноманітністю відзначаються Кримські (2,3 тис. видів) і Карпатські гори (2 тис. видів). Їх ендемізм складає для Гірського Криму близько 300 (12,5%) видів, для Карпат – 90 (4,5%) видів.

Для збереження фіторізноманіття складені і постійно оновлюються списки рідкісних видів рослин: Європейський Червоний Список, Червона Книга України, регіональні (обласні) червоні списки. Так, до другого видання Червоної Книги України (1996) включено 439 видів вищих судинних рослин, 28 – мохів, 17 – водоростей, 27 – лишайників, 30 – грибів. До третього видання (2009) включено 611 видів вищих судинних рослин, 46 видів

мохоподібних, 60 видів водоростей, 52 види лишайників, 57 видів грибів.

Для збереження фітоценотичного різноманіття в Україні створено Зелену Книгу України (1987), куди включено рідкісні, реликтові і типові рослинні угруповання (синтаксони). Серед них: реликтові угруповання глечиків жовтих (*Nupharetta lutea*), латаття сніжно-білого (*Nymphaeeta candidae*), ковили пірчастої (*Stipeta pennatae*), типові угруповання дубових лісів ліщинових (*Querceta (roboris) corylosa*) та ін.



Рис. 89. Природні зони України

# ЧАСТИНА І. ОСНОВИ БОТАНІКИ.

## ОСНОВИ МІКОЛОГІЇ



---

## ТЕМА №21. МІКОЛОГІЯ. ГРИБИ І ГРИБОПОДІБНІ ОРГАНІЗМИ

---

Мікологія, її предмет і завдання  
Будова та способи розмноження грибів  
Екологічні групи грибів  
Значення грибів у природі й житті людини

### **Мікологія, її предмет і завдання**

**Мікологія** – наука, що вивчає гриби. Предметом мікології є гриби, їх будова, особливості життєдіяльності, класифікація. Завданням мікології є визначення місця грибів та їх окремих груп у загальній системі органічного світу і створення філогенетичної класифікаційної системи грибів. З середини ХХ ст. гриби виділено в окреме Царство органічного світу. Ця надзвичайно різноманітна група організмів нараховує понад 100 тис. видів, а прогностично їх кількість може сягати понад 1, 5 млн. видів.

*Гриби* – безхлорофільні організми, які мають окремі ознаки рослин і тварин. З тваринами їх об'єднує відсутність хлорофілу і гетеротрофний спосіб живлення готовими органічними речовинами; наявність в обміні речовин сечовини; запасного продукту глікогену, а не крохмалю; наявність в оболонці клітин хітину (як у комах). З іншого боку, прикріплений спосіб життя, необмежений ріст, живлення шляхом поглинання (адсорбції), а не ковтання (голозойно) поєднують їх із рослинами.

Гриби переважно наземні організми, рідше водянні, одноклітинні, багатоклітинні, мікроскопічні й макроскопічні. Попри величезну різноманітність їх об'єднують спільні риси:

- особливості будови тіла й клітин;
- розмноження;
- фізіологічні функції;
- життєва стратегія (осмогетеротрофне живлення).

За сучасними уявленнями гриби розглядають як групу організмів з грибною стратегією життя: це еукаріоти, що живляться готовими органічними речовинами шляхом їх поглинання усюю поверхнею тіла.

***Гриби – еукаріотичні осмогетеротрофи, що мають необмежений ріст і розмножуються за допомогою спор.***

### **Будова та способи розмноження грибів**

Основою вегетативного тіла більшості грибів є *грибниця*, або *міцелій*, що являє собою систему тонких розгалужених нитчастих утворів – гіф. Гіфи гриба скупчуються і розгалужуються на поверхні субстрату або всередині його. Грибниця, або міцелій, має загалом

велику поверхню і осмотично, за допомогою ферментів, засвоює із субстрату органічні та мінеральні речовини.

Міцелій буває двох типів:

- *неклітинний (несептований)*, характерний для нижчих грибів, позбавлений внутрішніх клітинних перегородок, містить багатоядерний живий протопласт;
- *багатоклітинний (септований)*, характерний для вищих грибів, розділений перегородками на численні клітини, в перегородках залишаються маленькі отвори – *пори*.

У багатьох низькоорганізованих грибів міцелій відсутній, а їх вегетативне тіло являє собою грудочку голої або вкритої оболонкою цитоплазми. У деяких з грибів (у внутрішньоклітинних паразитів) розвивається зачатковий міцелій – *ризоміцелій*.

У багатьох високоорганізованих грибів розвинулись спеціалізовані (видозмінені) форми міцелію. Це міцеліальні тяжі, ризоморфи, склероції.

*Міцеліальні тяжі* – пучки паралельно розташованих гіф з ущільненим периферичним шаром просто складених або склеєних внаслідок ослизнення оболонки, або зрослих. Вони сприяють поширенню гриба, а також проводять воду і поживні речовини.

Відходять від основи плодового тіла багатьох шапинкових грибів.

*Ризоморфи* – масивні пучки гіф з темнозбарвленою поверхнею, зовні подібні до коренів вищих рослин. По ним пересуваються поживні речовини, завдяки ним гриби зберігаються в несприятливих умовах, поширюються (у опенька).

*Склероції* – щільні переплетення і зростання вегетативних гіф. Вони багаті запасними речовинами і дають можливість грибу вижити взимку, під час посухи. Зовні склероції темні, округлі, або неправильної форми, від мілких до 30 см у діаметрі.

Щільні переплетення гіф у грибів часто схожі на тканини, проте у них не має плазмодесм і утворились вони не поділом клітин, як звичайно утворюються тканини, а тому називаються несправжніми тканинами, або *плектенхімою*.

**Клітини грибів** мають оболонки, хімічний склад і будова яких ускладнюються від низькоорганізованих до високоорганізованих грибів. У перших речовини оболонки близькі до целюлози, а у більшості високоорганізованих грибів оболонка складається з інших полісахаридів – фунгіну, метацелюлози, пектинів, часто із значною домішкою хітину. Клітини часто багатоядерні, розміри ядер – 2-3 мк, в органах статевого розмноження – до 10 мк. Цитоплазма зерниста, має мітохондрії, центросоми, кристали білка, зернятка глікогену, олії, волютину. Клітинний сік вакуоль містить глюкозу, мікозу, дубильні речовини, барвники. Останні являють собою такі пігменти: жовтий каротин, жовтий монаскофлавін, червоний монаскорубрін, мускаруфін, цитронін, зелений ксиліндаїн.

Загальною фізіологічною особливістю грибів є відсутність у них фотосинтезуючих пігментів, зокрема, хлорофілу. Саме тому гриби не здатні до автотрофного живлення.

За способами гетеротрофного живлення виділяють наступні групи грибів:

- *обов'язкові (облігатні) сапрофіти* – живляться тільки за рахунок мертвого органічного матеріалу;
- *обов'язкові (облігатні) паразити* – живуть на живих організмах, лише пускають в клітини цих організмів особливі присоски – *гаусторії*;
- *факультативні сапрофіти* – живуть переважно як паразити, але частину життя – у сапрофітних умовах;
- *факультативні паразити* – існують нормально як сапрофіти, проте в певних умовах переходять до паразитичного живлення;
- *гриби-симбіонти* – в своєму живленні пов'язані з відповідним компонентом співіснування. Наприклад, мікориза окремих видів дерев (грибокорінь), а також симбіоз гриба та водорості, який дає лишайникову форму існування.

*Серед чисельної армії грибів-паразитів 10000 видів грибів паразитують на рослинах, 1000 видів – на тваринах і людині.*

**Розмноження грибів.** Гриби розмножуються вегетативним, нестатевим і статевим способами.

*Вегетативне* розмноження надзвичайно різноманітне, здійснюється за допомогою відокремлених частинок міцелію, брунькування, а також склероціями, оїдіями, хламідоспорами, гемами.

*Оїдії* – це клітини з тонкою оболонкою, що виникають і відокремлюються на кінцях грибних гіф під час поділу останніх численними перегородками.

*Хламідоспори* – мають товсті темні оболонки і значний запас поживних речовин. Вони виникають внаслідок стягання окремих ділянок неклітинного або розпаданя багатоклітинного міцелію на окремі ділянки. Хламідоспори дуже стійкі і є спорами спокою.

*Геми* – клітини або ділянки міцелію із згущеним вмістом і товстою оболонкою, чим схожі на хламідоспори, але не мають певної форми і розмірів. Часто виникають за несприятливих умов і мають значення для збереження виду.

*Нестатеве розмноження* має у багатьох грибів основне значення і відбувається за допомогою різних видів спор. За способом утворення спори нестатєвого розмноження бувають *ендогенними* і *екзогенними*.

*Ендогенні спори* утворюються всередині спеціальних клітин – *спорангіїв*, і бувають рухомими (*зооспори*) або нерухомими (*спорангіоспори*). Зооспори являють собою голі грудочки цитоплазми з ядром й джгутиками. Властиві низькоорганізованим водяним грибам. Спорангіоспори вкриті оболонкою, позбавлені органів руху, часто багатоядерні. Притаманні наземним нижчим грибам. Ендогенні спори після дозрівання виходять назовні крізь розрив або після ослизнення стінок спорангія і поширюються водою (зооспори) або вітром (спорангіоспори).

*Екзогенні спори*, або *конідії* розвиваються на поверхні особливих відгалужень міцелію – *конідієносців*. Конідії одно- або багатоклітинні, мають оболонку. Вони відокремлюються від конідієносця і поширюються вітром або комахами. Конідієносці бувають прості або

розгалужені і по-різному розташовані на міцелії, в залежності від виду грибів. Конідійне спороношення характерне для високоорганізованих і деяких низькоорганізованих грибів, виникло як результат пристосування до повітряних умов існування.

*Статеве розмноження* грибів неоднакове в різних групах. Можна виділити 4 типи статевої копуляції у грибів.

1. Злиття двох одноядерних клітин, диференційованих на гамети. Характерне для нижчих грибів і має форму ізо-, гетеро-, оогамій.

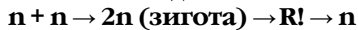
2. Злиття недиференційованих на гамети клітин. Характерне для найпростіших нижчих грибів у формі *гологамії* (злиття двох одноклітинних особин), у деяких нижчих наземних *соматогамії* (злиття двох вегетативних клітин). У багатьох високоорганізованих грибів відбулося згасання типового статевого процесу, і він набрав форми злиття протопластів вегетативних клітин – соматогамії (сингамії) або попарного злиття в клітині ядер – *автогамії* (каріогамія).

3. *Сперматизація* – злиття чоловічої нерухомої гамети – спермация з жіночим статевим органом. Буває у деяких високоорганізованих грибів.

4. Злиття різних за виглядом статевих органів (гаметангіїв) – *гаметангієгамія*. Буває у вищих аскомікотових грибів.

У примітивних грибів статевий процес здійснюється на основі гомоталізму, у більш організованих – на основі гетероталізму.

У циклі розвитку низькоорганізованих грибів переважає гаплоїдна фаза (n). Диплоїдна (2n) лише зигота, яка деякий час перебуває у стані спокою, тому її називають *ооспорою*, або зигоспорою. Перед проростанням зигота редуційно ділиться, даючи зооспори або гіфу з зооспорангієм, спорангієм чи конідією.



У високоорганізованих грибів під час статевого злиття клітин спочатку зливаються лише цитоплазми (*плазмогамія*), а ядра зближуються попарно, утворюючи так звані *дикаріони*. Через деякий час відбувається і злиття ядер (*каріогамія*). У період між плазмогамією і каріогамією ядра дикаріона діляться синхронно, збільшуючи кількість ядер і дикаріонів. Потім внаслідок каріогамії утворюється диплоїдне ядро, що ділиться редуційно, даючи гаплоїдні ядра, що стають центрами утворення гаплоїдних спор (n).

У високоорганізованих грибів переважає особливий спосіб утворення спор – *статеве спороношення*. Тут спори утворюються в результаті різних типів статевого процесу із диплоїдної зиготи після її редуційного поділу. Такі гаплоїдні спори мають оновлений після мейозу каріотип, що значно розширює спектр пристосувальних ознак грибів нового покоління. Розрізняють:

- *аскоспори* (сумкоспори), утворюються ендогенно, по 8 в особливих клітинах – *асках*, або сумках (після злиття ядер дикаріону, мейозу і мітозу);

- *базидіоспори*, утворюються по 4 екзогенно на особливих клітинах – *базидіях* (після злиття ядер дикаріону і мейозу).

Сумка і базидії беруть свій початок з клітини, що має дикаріон. Статеве спороношення зазвичай завершує життєвий цикл.



Таким чином у циклі розвитку високоорганізованих грибів чергуються три фази:

**гаплоїдна (n) → дикаріотична (n + n) → диплоїдна (2n)**

Диплоїдна фаза короткочасна, а гаплоїдна і дикаріотична – основна частина життєвого циклу.

### **Екологічні групи грибів**

Гриби широко розповсюджені в природі. У процесі пристосування до різних умов життя або використання для живлення різних речовин або живих тканин утворились різноманітні екологічні групи грибів.

*Грунтові гриби* пристосувалися до життя в товщі ґрунту. Зона розповсюдження – до 90 см, але найбільше в поверхневому шарі 10-15 см. В 1г ґрунту налічують до 100000 і більше мікроскопічних грибів. Найбільше грибів у лісових ґрунтах. Ці гриби беруть участь у мінералізації органічних речовин, утворенні гумусу, руйнуванні лісової підстилки. Сюди відносять і шапінкові гриби – підстилкові сапрофіти. Виділяють групу *контрофілів* – грибів, що живуть на ґрунтах, багатих перегноем; *кератинофілів* – мешканців волосяного покриву, рогів, копит тварин. Особливу групу складають *ксилофіти* – гриби-руйнівачі деревини живої і мертвої (домовий гриб). Чітко виражена група грибів-паразитів рослин і тварин, а також група грибів-симбіонтів, що співіснують з іншими рослинами у симбіозі (мікориза).

*Водяні гриби* пристосувалися до життя в умовах водного середовища. Серед них розрізняють сапротрофів, що живляться рослинними залишками, паразитів водних рослин і тварин, а також гриби, що вкривають дерев'яні частинки суден, причалів.

Існують специфічні екологічні групи грибів, що розвиваються на різних промислових матеріалах, зокрема, на металах і металевих виробках та викликають їх руйнування, а також гриби, що мешкають на папері (книгах, рукописах).

### **Значення грибів у природі та господарстві**

Гриби (разом з бактеріями) є своєрідними санітарами нашої планети. Розкладаючи органічні залишки, вони збагачують продуктами розкладу ґрунт, підвищують його родючість.

Протягом свого життя гриби виділяють у навколишнє середовище різні органічні кислоти, спирти, ферменти, отруйні речовини, ростові речовини, антибіотики, що також впливає на кругообіг речовин в природі. Так, наприклад, антибіотики пригнічують шкідників, оздоровлюючи ґрунт.

Важливе значення має здатність грибів утворювати симбіотичні зв'язки, переважно облігатні. Прикладами цього є: мікориза, лишайники. Тут має місце не лише обмін елементами мінерального та вуглеводного живлення, а й обмін вітамінами, ростовими речовинами. Живлення рослин за участю гриба називається *мікотрофізмом*. Облігатні мікоризоутворювачі: білий гриб, маслюк, мухомор, рижик, трюфель. Спори або насіння деяких рослин, наприклад, орхідей настільки малих розмірів, що майже не містять запасу поживних речовин, необхідних для проростання. Такі рослини потребують

обов'язкової участі гіф гриба, які сприяють ґрунтовому живленню, проростанню насіння.

Гриби є цінним продуктом харчування. Містять білки, глікоген, фосфорні сполуки, мікроелементи, вітаміни А<sub>1</sub>, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub>, D, РР, ароматичні речовини. Відомо 500 видів їстівних грибів.

#### *Використання грибів у виробництві*

Широко використовуються дріжджові гриби у хлібопекарській промисловості, у виноробстві й пивоварінні. Плектаскальні гриби незамінні у виготовленні делікатесних сортів сиру. Види гриба торули, так звані молочні дріжджі, застосовують у молочнокислій промисловості. Гриби є продуцентами білків та жирів для кормових цілей у тваринництві.

#### *Лікувальні властивості грибів*

Відкриття у 30-ті роки ХХ ст. О. Флемінгом антибіотичної дії гриба роду пеніциліум стало революційним у медицині. З нього був виділений антибіотичний препарат пеніцилін, який став запорукою лікування багатьох запальних процесів, хвороб людини, особливо під час другої світової війни. За пеніциліумом був стрептоміцес, виділений з ґрунту актиноміцет. Отриманий з нього антибіотик стрептоміцин був дієвим проти туберкульозної палички. В наш час лікування багатьох небезпечних хвороб не можна уявити без використання препаратів антибіотичної дії – антибіотиків.

Антибіотична дія грибів використовується і у фітопатології. Так, гриб триходерма продукує антибіотики загальнотоксичної (гліотоксин), протигрибкової (віридин) дії для боротьби з фітопатогенними грибами шляхом внесення у ґрунт.

Відомі й інші лікувальні властивості грибів, зокрема, регуляція обміну речовин. Так, екстракт березового гриба чага використовується при серцевих, шлункових хворобах.

Гриб гіберела продукує гібереліни – ростові речовини, які прискорюють ріст, цвітіння, фізіологічні процеси у рослин.

Ентомофільні гриби селяться на комах, тим самим регулюючи чисельність їх популяцій. Гриб целомоміцес знищує личинки комара із роду *Aedes* – переносника малярії, запобігаючи поширенню цього захворювання.

Окремі види грибів живляться нематодами, допомагаючи у боротьбі з гельмінтозами тварин. Цікаво, що існують гриби-вторинні паразити, які пригнічують життєдіяльність цілого ряду паразитичних грибів – хвороботворних шкідників рослин і тварин. Їх використовують для боротьби із грибовими захворюваннями плодово-овочевих, злакових культур.

*Гриби мають і негативне значення.* Паразитичні гриби спричиняють хвороби людей, тварин, рослин (гнилі, іржа, сажка, домовий гриб). Мікози у тварин, аспергілози у ссавців, людей, в рибному господарстві – сапролегнії, ахлії нищать ікринки, мальків. Цілий ряд видів отруйних грибів кожного року спричиняють тяжкі отруєння людей.

Гриби, як правило, паразитують у тілі організмів, що мають кислу реакцію, яку не витримують патогенні бактерії.

## ТЕМА №22. ОСНОВИ СИСТЕМАТИКИ ГРИБНИХ ОРГАНІЗМІВ

Основні таксономічні категорії та таксономічні ознаки у класифікації грибів  
Сучасна класифікація грибів та грибоподібних організмів  
Відділ Оомікоти  
Відділ Хітрідіомікоти  
Відділ Зигомікоти

### Основні таксономічні категорії та таксономічні ознаки у класифікації грибів

У класифікації грибів традиційно використовують таксономічні категорії, прийняті у систематиці рослин: *види, роди, родини, порядки, класи, відділи*. Згідно сучасних уявлень, гриби і грибоподібні організми (примітивні організми з грибною стратегією життя) за походженням є неоднорідною групою, тому в основу їх класифікації покладено низку критеріїв: анатомо-морфологічний (тип і місце розташування джгутиків), біохімічний (шлях синтезу амінокислоти лізину, тип полісахаридів клітинної оболонки), фізіологічний (запасний полісахарид), цитологічний (тип мітозу) і т.д.

Таблиця 1.

### Характерні ознаки несправжніх і справжніх грибів (Д. Барр, 1992)

Ознака	Грибоподібні організми (несправжні гриби)	Справжні Гриби
Запасний полісахарид	міколамінарин	глікоген
Шлях біосинтезу амінокислоти лізину	діамінопімеліновий (ДАП)	альфа-аміноадипіновий (ААА)
Полісахарид клітинної стінки	$\beta$ -1,3-глюкан + целюлоза	$\beta$ -1,3-глюкан + хітин
Тип джгутикового апарату	акро-плевроконтний (верхній і бічний)	опістоконтний або відсутній (нижній базальний)

За пропозицією американського міколога Дональда Барра (1992) усі гриби і грибоподібні організми (організми з грибною стратегією життя) об'єднують у союз Гриби (Union Fungi). До складу

союзу Гриби включають Царство Справжні Гриби (Eumycota) (відділи Хітрідіомікоти, Зигомікоти, Аскомікоти, Базидіомікоти), і несправжні гриби, або грибоподібні організми, які представлені у складі інших царств (відділ Оомікоти, відділ Слизовики (Міксомікоти) і Плазмодіофоромікоти.

Таблиця 2.

**Сучасна класифікація грибів і грибоподібних організмів (Д. Барр, 1992)**

<b>Союз Гриби: Union Fungi</b>		
Грибоподібні організми (несправжні гриби)		Царство Eumycota (Справжні Гриби)
Частина царства Chromista (двоклітинні водорості)	Частина підцарства Protozoa (Найпростіші)	
Відділ Oomycota	Відділ Mucromycota (Слизовики) Відділ Plasmodiophoromycota (Плазмодіофорові слизовики)	Відділ Chitridiomycota Відділ Zygomycota Відділ Ascomycota Відділ Basidiomycota

**ВІДДІЛ ООМІКОТИ (ООМУСОТА)**

Налічує 800 видів, що мають добре розвинений розгалужений неклітинний міцелій з багатьма гаплоїдними ядрами. Нестатеве розмноження – зооспори з двома джгутиками – пірчастим і гладким. Статевий процес – оогамія. Паразити вищих рослин. Водяні сапрофіти, селяться на рештках рослин, комах.

**Порядок Сапролегніальні (Saprolegniales)**

Представники: сапролегнія (*Saprolegnia*) – зустрічається на рибах, на комах. Її видно у вигляді білої цвілі. Ахлія (*Achlia*) – оселяється на ікрі риб, ослаблених рибах і раках, афаноміцес (*Aphanomyces*) – паразитує на цукрових буряках.

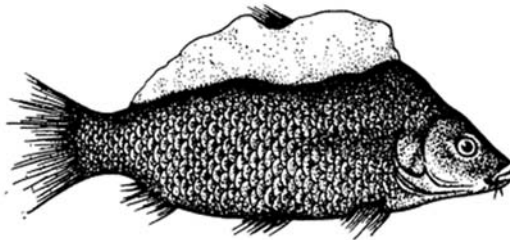


Рис. 90. Сапролегніоз у риб

## Порядок Пероноспорові (Peronosporales)

Представник – фітофтора (картопляний гриб) *Phytophthora infestans*, який паразитує на рослинах представників родини пасльонових, зокрема, на картоплі, поматах. Гриб вражає бадилля і бульби. Зараження відбувається шляхом потрапляння спор гриба через продиhi листка всередину рослини-хазяїна. Спора проростає у міцелій. Міцелій гриба, занурений у тканини рослини, розростається по міжклітинниках, іноді посилаючи всередину клітини присоски (гаусторії), через які всмоктує із неї осмотично поживні речовини. Клітини рослини-хазяїна відмирають, що помітно на рослині у вигляді бурих плям. З досяганням зрілості, міцелій переходить до розмноження. Вирости особливих гіф гриба (спорангійноносців) проростають через продиhi листка назовні. На кінчиках їх утворюються спорангії, які добре помітні у вогуку погоду на нижньому боці листа у вигляді білого нальоту. В спорангіях розвиваються спори, що переносяться вітром на нові листки картоплі. Тут вони або проростають через продиhi у нові гіфи, або (за достатньої вологості і наявності крапельної вологи) утворюють зооспори (6-16), які також вражають лист. Зооспори або зооспорангії (конідії), потрапляючи в ґрунт, заражають і бульби картоплі.

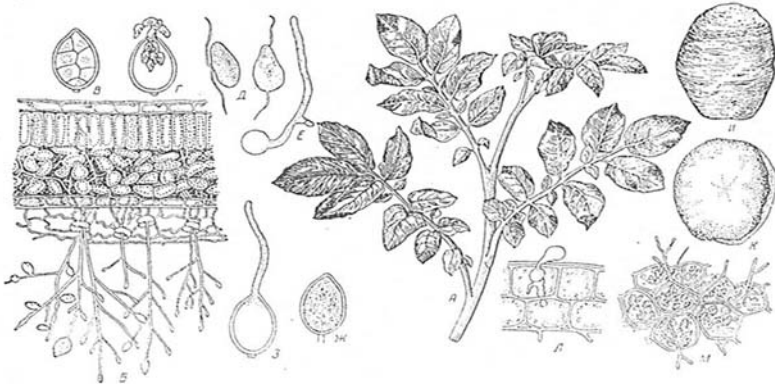


Рис. 91. Фітофтора (*Phytophthora infestans*). А – пагін картоплі, уражений фітофторозом; Б – зріз листка, на якому видно гіфи гриба та конідієносця, що проходять через продиhi назовні; В і Г – конідії та вихід зооспор; Д – зооспори; Е – проростання зооспори; Ж – конідії; З – проростання конідії; И та К – бульби, уражені фітофторозом; Л та М – проникнення міцелію в тканини бульб.

Статевий процес гриба існує лише на батьківщині (Мексичі), проходить на ґрунті у відмираючих листочках. Оогонії і антеридії утворюються лише тоді, коли поблизу знаходиться два фізіологічно різних міцелії (за гетероталічним типом). В середині оогонію

розвивається одна яйцеклітина. Гіфа з антеридієм проростає в бік оогонію, через пори проникає всередину оогонія, досягає яйцеклітини і зливається з нею, утворюючи ооспору. Після періоду спокою ооспора ділиться мейозом й проростає в гіфу із зооспорангієм. Спорангії фітофтори називаються конідіями. У Мексиці завдяки статевому процесу утворюється багато нових агресивних рас. У нас виводять нові фітофторостійкі сорти картоплі.

Боротьба з фітофторою ведеться у двох напрямках: 1) використання хімічних методів (бордоська рідина (суміш міцного купоросу з вапном), фунгіциди); 2) виведення стійких до захворювання сортів.

Інші представники: *плазмонара* викликає мільдю винограда (*Plasmopara viticola*), *соняшникові борошниста роса* викликає *P. helianthi*, *борошниста роса тютюну (пероноспора)* викликає *P. tabacina*.

## ВІДДІЛ ХІТРИДІОМІКОТИ (*CHYTRIDIOMYCOTA*)

Включає 1000 видів найпримітивніших грибів, життя яких пов'язане з водним середовищем або надмірною вологою. Вегетативне тіло представлене плазмодієм – голою, багатоядерною, цитоплазматичною масою. В основному – внутрішньоклітинні паразити водоростей і вищих рослин.

### Порядок Міксохітрідіальні (*Muxochytridiales*)

Мицелію немає. Вегетативне тіло представлене плазмодієм – голою, багатоядерною, цитоплазматичною масою. В основному – внутрішньоклітинні паразити водоростей і вищих рослин.

Представник – ольпідій капустианий (*Olpidium brassicae*), збудник хвороби розсади капусти (вражає корінь і частину підсім'ядольного коліна), викликаючи захворювання «чорна ніжка». Гриб у вигляді голих одноядерних клітин перебуває в клітинах епідермісу або паренхімах. Згодом плазмодій гриба збільшується, кількість ядер росте, і тіло гриба перетворюється на зооспорангій з багатьма одно- джгутиковими зооспорами, які виходять назовні крізь довгу виводкову шийку, наближаються до нової рослини, прикріплюються до епідерми й переливають свій вміст в її клітини. Ядро паразита ділиться, утворюючи новий плазмодій, а згодом і зооспорангій. Цей процес триває 2-3 дні. У разі затримання проростання зооспорангія зооспори поводять себе як гамети – зливаються, утворюючи двоядерну зиготу з двома джгутіками. Зигота також проникає в клітини рослини, де вкривається оболонкою (цистою) і перезимовує. Після загнивання тканин рослини хазяїна циста проростає, утворюючи зооспорангій і зооспори.

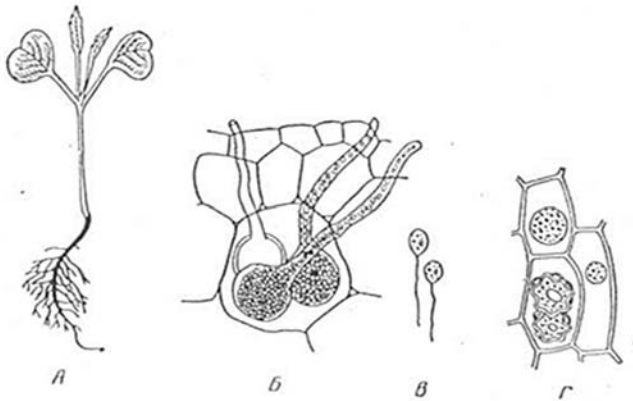


Рис. 92. Ольпідій капустяний (*Olpidium brassicae*).  
 А – чорна ніжка розсади капусти; Б – зооспорангій в клітинах тканин капусти; В – зооспори; Г – спорангій в стані спокою.

Ще один небезпечний представник – синхитрій ендобіотичний (*Synchytrium endobioticum*) уражає бульби картоплі, утворюючи пухлинні нарости. Зооспори гриба, проникаючи в клітини бульб, викликають їх збільшення. Клітини навколо багатократно діляться, дерев'яніють. Нестатеве розмноження гриба здійснюється шляхом утворення із плазмодія груп (сорусів) із 5 – 9 зооспорангіїв із зооспорами, які вражають нові бульби картоплі. Статеве розмноження – ізогамія. Дві ізогамети копулюють. Утворена зигота із джгутиками проникає у бульбу, утворює оболонку (цисту), яка перезимовує, а потім проростає і мейотично ділиться з утворенням чотирьох гаплоїдних зооспор. Життєздатність цисти триває до 20 років. Дощова погода сприяє утворенню спорангіїв. Знешкоджують збудника введенням в ґрунт хлорпікріна.

### Порядок Мікохитрідиальні (*Mycchytridiales*)

Налічує 200 видів грибів із зачатковим міцелієм (ризоміцелієм). Вегетативне тіло одно- або багатоядерне. Міцеліальні відростки без власних ядер. Паразити водоростей, інколи нижчих водяних тварин і наземних рослин. Розмножуються зооспорами, статево (гологамія). *Представники*: поліфаг *Polyphagus* (паразит хламідомонад, евглен), ризофідій пилковий *Rhizophydium pollinus* (на пилку сосни, розвивається у воді).

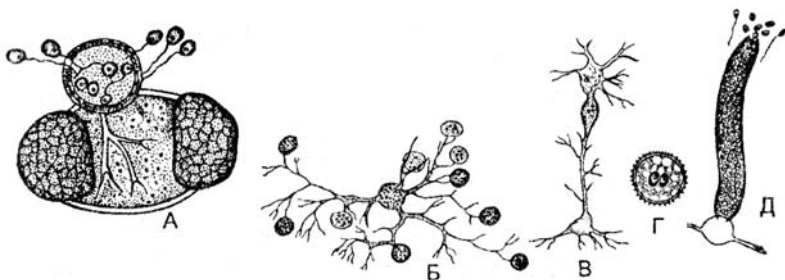


Рис. 93. Хітридіальні гриби: А – *Rhyzophyidium pollinis* на пилку сосни; Б – Д – *Polyphagus*. Б – вегетативне тіло гриба із захопленими цистами евлени; В – статевий процес; Г – зигота; Д – вихід зооспор із зооспорангія

### ВІДДІ ЗИГОМІКОТИ (*ZYGOMYCOTA*)

Близько 11 000 представників, що ведуть наземний спосіб життя на залишках рослинного і тваринного походження. Деякі паразитують на комах та інших грибах. Мають розгалужений міцелій, оболонки гіф якого містять хітин. Нестатеве розмноження відбувається внаслідок наземного існування за допомогою спорангіоспор, або конідій. Статевий процес – зигогамія. Зигота вкривається товстою темнозбарвленою оболонкою й після періоду спокою проростає з утворенням спорангію зі спорами. Сапрофіти в ґрунтах, цвіль на хлібі, овочах.

#### Порядок Мукові (*Mycorales*)

Налічує понад 400 видів. Сапрофіти в ґрунтах, цвіль на хлібі, овочах.

Представник – мукор (*Mycor mucedo*). Розвиває характерну білу цвіль на хлібі, варенні, інших продуктах. Білі гіфи міцелію мукора проникають всередину субстрату, живлячись і збільшуючи масу гриба. З часом гриб переходить до *нестатевого розмноження*. Гіфи утворюють вирости – спорангієносці, на яких розвиваються спорангії у формі кулі з гаплоїдними спорами. Після дозрівання спор спорангії вкриваються темною оболонкою, що веде до потемніння цвілі. Такі спори називаються ендоспорами, або спорангіоспорами. Після розриву оболонки спорангію спори поширюються назовні, проростаючи у нові міцелії (на вологих субстратах). *Статевий процес* має місце лише тоді, коли поряд знаходяться два різні (гетероталічні) міцелії. Гіфи ростуть назустріч. Кінчики гіф двох міцеліїв – гаметангії, наблизившись і відділившись перегородками від міцеліїв, з'єднуються попарно. Зигота з диплоїдними ядрами, «вдягається» в товсту оболонку – зигоспору і спочиває. Потім проростає в гіфу з зародковим спорангієм, де в результаті мейозу



утворюються гаплоїдні спори, які є фізіологічно нерівнозначними (+ i -, або ♀ i ♂). Проростаючи, ці спори дають гетероталічні міцелії.

Ще один представник порядку – пілоболус (*Pilobolus*) цікаво пристосувався для розповсюдження спор. У спорангієносцях цього гриба розвивається тиск до 55 атм., внаслідок чого спори відлітають на 2м.

Представники роду Різопус (*Rhizopus*) – утворюють чорну, сіру цвіль на овочах, фруктах, пророслому насінні. Цикл розвитку подібний до циклу розвитку мукора.

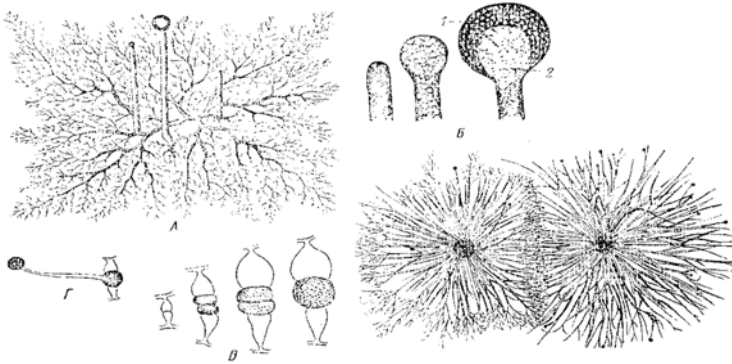


Рис. 94. Розмноження мукора: А – загальний вигляд міцелію; Б – розвиток спорангію: 1 – головка спорангію, 2 – спори; В – зигогамія; Г – проростання зигоспори у спорангій.

### Порядок Ентомофторальні (*Entomophtorales*)

Паразити на комах. Представники: емпуза мушина (*Empusa muscae*) – тіло комахі обсапється білими конідіями, внаслідок чого вона стає кволою і гине; *ентомофтора* (*Entomophthora*) паразитує на гусені шовкопряда, на сарані, в кишечнику жаб, ящірок, риб. Вони використовуються у боротьбі з личинками комарів, мошок.

### ВІДДІ АСКОМІКОТИ (*ASCOMYCOTA*)

Багаточисленний відділ грибів, що налічує 35000-50000 видів. Будова і спосіб життя дуже різноманітні. Сюди відносять дріжджі, численні види цвільових грибів, трюфелі тощо. Переважно наземні сапрофіти і паразити. Міцелій багатоклітинний, розгалужений. Нерідко представлені видозміни міцелію: ризоморфи, склероції, міцеліальні тяжі. Клітини міцелію одно- і багатоядерні з клітинними оболонками, що містять хітин.

Найхарактернішою ознакою аскомікотових є *статеве спороношення*, що супроводжується утворенням особливого

утворення – сумки (аску), яка має завжди точно визначене число особливих спор (від 2 до 8) – аскоспор.

Утворенню сумок передують *статевий процес (гаметангієгамія)*. Спочатку на гіфах міцелію утворюються статеві органи – гаметангії: жіночий (архікарп) і чоловічий (антеридій). На прикладі *Ruporteta confliuens* розглянемо процес запліднення.

Архікарп утворений двома клітинами – нижньою кулястою – *аскогоном* і верхньою циліндричною – *трихогіною*. Антеридій складається з однієї циліндричної клітини. Обидва мають багатоядерний, недиференційований на гамети вміст. Трихогіна врослає кінцем в антеридій, який одразу переливає свій вміст в аскогон. Цитоплазми зливаються, а ядра чоловічі і жіночі розташовуються попарно, утворюючи *дикаріони*. Такий спосіб злиття вмісту гаметангій без злиття ядер, але з їх попарним розташуванням, називається *плазмोगамією*. Разом з цим із аскогону починають розвиватися мішковидні розгалужені вирости – *аскогенні гіфи*, куди переходять дикаріони (пари чоловічих та жіночих ядер). Ядра дикаріона діляться мітозом одночасно і паралельно одне одному. Число дикаріонів збільшується, вони рухаються і потрапляють до всіх верхівок розгалужених гіф. Одночасно утворюються перегородки, і гіфи стають багатоклітинними.

Далі розвиток верхівкової клітини відбувається послідовно за схемою:

- кінчик верхньої клітини загинається гачком;
- обидва ядра діляться одночасно;
- два (не сестринські) ядра залишаються в місці перетину, а два інших рухаються по-різному: одне залишається біля основи гачка, а друге йде в загнутий кінчик;
- з'являються перегородки, що вичленовують середню двоядерну клітину, що і є материнською клітиною сумки;
- два ядра сумки зливаються, відбувається *каріогамія*,
- утворена зигота ділиться двічі: мейозом і мітозом;
- утворюється 8 аскоспор, що мають гаплоїдний набір хромосом.

Таким чином, ***у життєвому циклі аскомікотів відбувається чергування трьох ядерних фаз: довготривалої гаплоїдної; досить короткотривалої – дикаріонтичної і зовсім короткочасної – диплоїдної (зигота).***

Сумка (аск) є тим органом, де відбувається статевий процес. Сумки рідко виникають безпосередньо на міцелії, майже завжди вони розміщуються цілим шаром – гіменіальним, або *гіменієм*, чергуються з тонкими безплідними нитками – *парафізами*. Об'єднання сумок, парафізів і аскогенних гіф, щільне їх переплетіння утворює *плодове тіло* гриба.

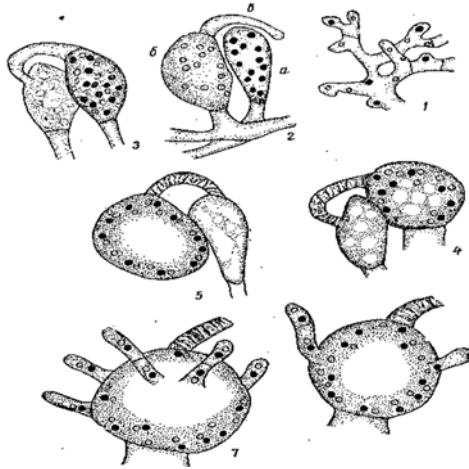


Рис. 95. Розвиток сумчастого гриба пиронети (*Pyroneta confluens*): 1 – міцелій; 2 – статеві органи-гаметангії: а – антеридій; б – аскогон архікарпа; в – трихогіна; 3,4 – зростання трихогіни з антеридієм і перехід вмісту антеридія у аскогон; 5 – утворення дикаріонів у архікарпі; 6,7 – ріст і розвиток аскогенних гіф з дикаріонами.

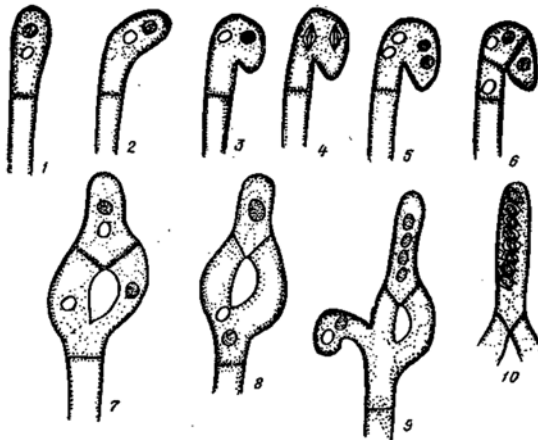


Рис. 96. Утворення сумки (аску): 1 – кінчик аскогенної гіфи з дикаріоном; 2-7 – поява гачка і синхронний поділ ядер дикаріону; 8 – злиття ядер і утворення зиготи; 9 – розвиток сумки (аску) в результаті мейозу і утворення 4 гаплоїдних спор; 10 – мітози і утворення 8 аскоспор у сумці.

Існує три види плодових тіл гриба:

- *апотеції* – відкрите плодове тіло у формі блюдця, гіменіальний шар розвивається відкрито на поверхні. Це є зручним для розсіювання спор вітром і комахами;

- *перитеції* – напіввідкрите плодове тіло, що має вигляд глечика з вузькою шийкою;

- *клеїстотеції*, або *клеїстокарпії* – цілком замкнене плодове тіло, що руйнується для звільнення спор.

Розрізняють кілька типів асків: прототунікатні, унітунікатні, бітунікатні.

- прототунікатні: аскоспори звільняються пасивно шляхом ослизнення або автолізу оболонки аску;

- еутунікатні: аскоспори звільняються примусово шляхом викидання з аску. Залежно від кількості оболонок поділяються на *унітунікатні* (з однією оболонкою) і *бітунікатні* (з двома оболонками). Унітунікатні, як правило, на верхівці мають щілину (*іноперкулятні*) або кришечку (*оперкулятні*). Бітунікатні мають між оболонками міжфібрилярне кільце

*Нестатева розмноження* аскоміцетів відбувається за допомогою *конідій* – спор, що багаторазово утворюються на кінчиках гіф відкрито протягом вегетаційного періоду. Частина примітивних аскомікотових розмножуються *брунькуванням*.

У межах відділу виділяють шість класів. До провідних фенотипових ознак цих класів належать: а) наявність справжніх плодових тіл; б) тип асків. Виділяють наступні класи:

**1. Клас Сахароміцети – *Saccharomycetes*.** Плодові тіла відсутні. Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з плазмалеми аску. Специфічна особливість – мананово-глюканові клітинні оболонки.

**2. Клас Тафріноміцети – *Taphrinomycetes*.** Плодові тіла відсутні. Аски унітунікатні, проте двошарові. Покриви аскоспор утворюються з плазмалеми аску. Специфічна особливість – здатність аскоспор до брунькування.

**3. Клас Сордаріоміцети, або аскоміцети – *Sordariomycetes (Ascomycetes)*.** Плодові тіла наявні (клеїстотеції, перитеції, апотеції). Аски унітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка.

**4. Клас Леканороміцети – *Lecanoromycetes*.** Плодові тіла наявні (апотеції, рідше перитеції). Аски унітунікатні, леканорового типу. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Специфічна особливість – утворення симбіотичних комплексів із водоростями – лишайників.

**5. Клас Локулоаскоміцети – *Loculoacomyces (Dothideomycetes)*.** Плодові тіла наявні (переважно псевдотеції). Аски бітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка.

**6. Клас Євроціоміцети – *Eurotiomycetes*.** Плодові тіла наявні (переважно клейстотеції). Аски прототунікатні. Покриви

аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Специфічна особливість – відсутність у карпогону трихогінї.

#### КЛАС САХАРОМИЦЄТИ (*SACCHAROMYCETES*)

Всім відомі дріжджі – мікроскопічні дріжджові гриби родини *Saccharomycetaceae*. Не утворюють типового міцелїю. Протягом всього або більшої частини життєвого циклу вони існують у вигляді роздільних поодиноких клітин. Клітини міцелїю одноядерні, сферичної або овальної форми. За сприятливих умов розмножуються брунькуванням. Брунька виникає у вигляді невеликого виросту, що з'являється на одному кінці клітини. Вона розростається і відокремлюється від материнської клітини. Може залишитися з материнською клітиною і сама утворити нову бруньку або, навіть, ланцюжки клітин.

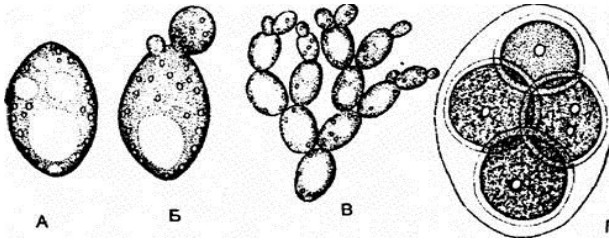


Рис. 97. *Saccharomyces cerevisiae*: А – вегетативна клітина; Б – клітина, що брунькується; В – псевдоміцелїї; Г – аск з аскоспорами

За недостатності поживних речовин вміст клітин може зливатися, утворюючи зиготу, яка після редукційного подїлу і мітозу дає 4 або 8 аскоспор (статевий процес – зигогамія). Таким чином, вона є сумкою, яка розвивається із зиготи.

Дріжджі – органотрофні еукарїоти з абсорбційним типом живлення. Одноклітинна будова дає більш високу швидкість обміну речовин (в розрахунку на одиницю маси), ніж у міцелярних грибів. Термін дріжджі означає зв'язок з явищами, що супроводжують процес бродіння – дріжджання. «Дріжджі» – піноутворююча бродяча рідина. Залишки пивоварень та хлібопекарень свідчать про їх існування ще 2-6 тис. років до н.е. Луї Пастер перший відкрив зв'язок між бродінням і дріжджами («Очерки о пиве», «Бродіння є життя без повітря»). Дріжджі є збудниками алкогольного бродіння. *S. cerevisiae* – пивні або пекарські дріжджі, *S. vini*, *S. ellipsoideus* – винні дріжджі. На сахаристих середовищах відбувається спиртове бродіння, викликаючи розклад цукру на спирт і вуглекислий газ ( $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2$ ). *S. kefir* – молочнокислі (кефірні) дріжджі беруть участь у ферментативних перетвореннях молока у виробництві кефіру, кумису.

Дикі дріжджові гриби, які поширені на рослинах і дні водойм є важливими компонентами харчової ланки водних ценозів, оскільки слугують їжею для планктонних рачок, а ті, в свою чергу служать кормом для риб.

Дикі дріжджі разом з бактеріями оцтовокислого бродіння є компонентами відомого у побуті «чайного, або японського гриба». Кислий напій, що виникає в результаті їх спільної діяльності, має дієтичні властивості. Окремі дріжджові гриби можуть використовувати для живлення дешеві продукти – складові нафти – парафіни і за рахунок цього нагромаджувати білкові речовини, що є перспективним для одержання їстівних білків.

## КЛАС ТАФРИНОМІЦЕТИ (*TAPHRINOMYCETES*)

### Порядок Тафринові, або Екзоаскові (*Taphrinales, Exoascales*)

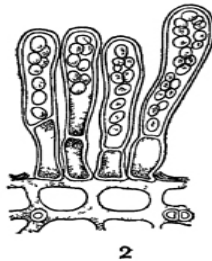


Рис. 98. Тафрина (*Tapbrina pruni* var. *padi* (на черемусі): 1 – гілка зі справжніми і деформованими плодами, 2 – сумки на поверхні дутого плоду (видно аскоспори, що брунквються)

Налічує 100 видів облігатних паразитів на вищих рослинах.

Характеризується: розвитком справжнього міцелію, утворенням сумок не із зиготи, а з особливої двоядерної аскогенної клітини та розташуванням їх суцільним шаром – гіменієм

Представники: тафрина сливова (*Tapbrina pruni*) має багаторічний міцелій, що зимує в гілках, а розростається в м'якоті плодів. Плоди деформуються, здуваються, тому хворобу називають «дудики».

Вид тафрина деформуюча (*T. deformans*) спричиняє захворювання кучерявість листя персика), *Tapbrina cerasi* сприяє утворенню на деревах вишень і черешень особливих розростань гілок – «відьминих мітел».

## КЛАС ЕВРОЦІОМІЦЕТИ (*EUROTIOMYCETES*)

### Порядок Євроціальні (*Eurotiales*)

Характеризуються наявністю плодових тіл – клейстотеціїв. Сумки прототунікатні, розташовані в плодових тілах безладно. Аскоспори звільняються пасивно після руйнування оболонки сумки. Клейстотеції з безладно розташованими сумками утворюються безпосередньо на міцелії. У життєвому циклі більшості еуроцієвих грибів суттєву роль відіграє безстатеве розмноження за допомогою конідій. Цікаво, що саме конідіальні стадії належать до родів *Aspergillus*, *Penicillium*, *Acremonium*. Типовим представником порядку є рід *Eurotium*, який нараховує 18 видів. Зустрічається в природі на рослинних залишках, на продуктах, що зберігаються, у вигляді цвілі зеленого, жовтуватого, червоно-жовтого забарвлення залежно від розвитку конідіальної або сумчастої стадії. Перший вид цього роду еуроціум гербарний (*Eurotium herbariorum*) – був відкритий Г. Ф. Лінком ще в 1809 г. на сухому гербарному зразку. Лише у 1854 році А.де Барі довів його зв'язок з конідіальною стадією роду *Aspergillus* – сизим аспергілом (*A. glaucus*).

Рід Аспергіл (*Aspergillus*) характеризується одноклітинним нерозгалуженим конідіеносцем, здутим на верхівці, від нього радіально відходять стеригми, що несуть ланцюжки конідій – лічний гриб. Сумчасте спороношення розвивається рідко. *Aniger* – чорна цвіль, що заражає продукти, вогкий одяг, взуття, книги. *A. brouckialis* – проникає в дихальні шляхи, у вушні порожнини тварин і людей, викликає хвороби – аспергілози.

Рід Пеніцил (*Penicillium*) відрізняється від *Aspergillus* будовою конідіеносця. Зверху він розгалужений і закінчується китицями з довгих ланцюжків конідій, що сидять на стеригмах (китичник – зелена, блакитна цвіль). Псують продукти. *P. notatum*, *P. chrysogenum* – джерело одержання антибіотика пеніцилліна (C<sub>14</sub>H<sub>19</sub>O<sub>6</sub>N), який відкрив Флемінг у 1929 році.

Еуроціум повзучий (*Eurotium repens*), викликає цвіль зерна та інших продуктів за вологості 13-15%, дуже швидко поширюється у зерносховищах. Еуроціуми здатні пошкоджувати навіть пластмасу, целофан, гуму, скло оптичних приладів, прискорюють процеси корозії металів.

Інший представник порядку – **елафоміцес зернистий, або трюфель оленьчий (*Elaphomyces granulatus*)** є рідкісним, його макроскопічні плодові тіла – клейстотеції з товстим щільним перидієм – розвиваються під землею. Клейстотеції кулясті, жовто-коричневі, 1-5 см, з дрібно бородавчастою поверхньою. Міцелій елафоміцеса характерного жовтого кольору, обплітає корені дерев. Зустрічається гриб переважно восени, в хвойних лісах на піщаних ґрунтах. Утворює мікоризу з хвойними та деякими листяними деревами. Є кормом для оленів, білок, зайців, кабанів. Однак, для людини є отруйним, на відміну від схожого з ним тубера (трюфеля справжнього), який вважається делікатесом.

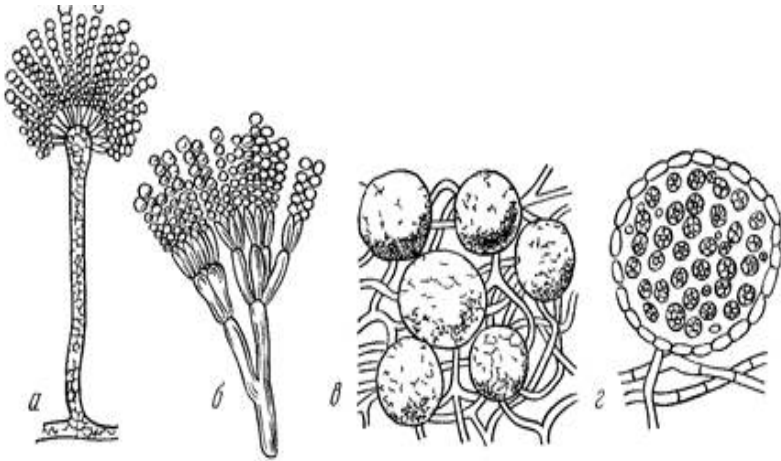


Рис. 99. Конідієносці і плодові тіла (клеїстотеції) грибів:  
 а – *Aspergillus*; б – *Penicillium*; в, г – плодові тіла (загальний вигляд і розріз)

#### КЛАС СОРДАРИОМИЦЕТИ, або АСКОМИЦЕТИ (*SORDARIOMYCETES, ASCOMYCETES*)

##### Порядок Еризифальні (*Erysiphales*)

Гриби мають закриті плодові тіла – клейстотерії. Аскоспори розкидаються активно. Переважно облігатні паразити вищих рослин. Особливо родина *Erysiphaceae* – борошнисторосяні гриби, що мають багатоклітинний розгалужений міцелій з гаусторіями. Нестатеве розмноження – конідіями. Статеве – аскогон переходить в аски. Клейстотерії мають особливі придатки різної будови (для утримання на місці), вони утворюються восени і проростають весною, заражаючи рослини. Опадаючі конідії густим шаром вкривають уражені частини рослини, розносяться вітром – швидко розмножуються. Типовим представником є борошниста роса злаків (*Erysiphe graminis*) (вражає рослини з травня по вересень).

Інші представники: сферотека агурсова (*Sphaeroteca morsuuae*), мікросфера дубова (*Microsphaera alphitoides*), «попелиця» винограду (*Uncinula necator*).

Представник сферотека агурсова (*Sphaeroteca morsuuae*) має типовий життєвий цикл. На початку літа на листках, пагонах, ягодах агрусу з'являється білий або жовтий наліт, це первинний, а потім вторинний міцелій гриба. Згодом він утворює войлочну поволоку, яка буріє. Гіфи щільно притискаються до епідерми апресоріями, від яких відходять гаусторії, що проникають до клітин рослини. На міцелії утворюються численні конідієносці з конідіями. Вони легко переносяться вітром, заражаючи рослини. Протягом літа утворюється кілька генерацій конідій. Наприкінці літа на міцелії



розвиваються групами статеві органи – антеридії і аскогони, а після запліднення – клейстотеції темного кольору. Міцелій буріє. Придатками клейстотеції міцно тримаються на опалих листах та пагонах. У стані плодового тіла гриб перезимовує, а навесні аскоспори заражають рослину знову. Боротьба: обрізання і знищення заражених органів, обприскування фунгіцидами (3% залізного купоросу, 0,5% кальцинованої соди). Сферотека плямовидна (*Sphaeroteca macularis*) – вражає малину, ожину.

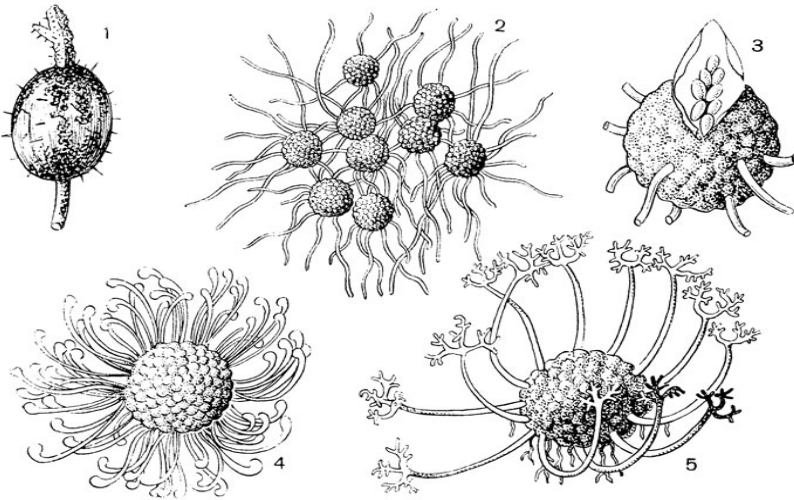


Рис.100. Еризифальні: 1 – ягода агрусу, вражена міцелієм сферотеки (*Sphaerotheca*); 2 – частина міцелію з клейстотеціями; 3 – відкритий клейстотецій, з якого видно аск з 8 аскоспорами; 4 – клейстотецій унцинулы (*Uncinula*); 5 – клейстотецій мікросфери (*Microsphaera*) з галузистими придатками.

### Порядок Клавіцепсові (*Clavicipitales*), або Гіпокреальні (*Hypocreales*)

Плодові тіла – перитеції.

Представник – *клавіцепс пурпуровий* (*Claviceps purpurea*), розвивається на злакових. Гриб з'являється тільки на квітках і ураження обмежується зав'язю, інші частини розвиваються нормально. Аскоспори потрапляють весною, під час цвітіння на зав'язь, проростають у міцелій, що руйнує тканини і приступає до конідійного спороношення. Конідіеносці відчленовують величезну кількість конідіоспор і виділяють цукристу рідину – медяну росу, яка приваює комах, що сприяють їх поширенню. Це конідіальне спороношення раніше вважали окремим грибом сфацилія *Sphacelia*, що швидко поширюється. Гіфи розміщені в нижній частині зав'язі, сплітаються і раніше утворюють склероцій у вигляді темно



Рис.101. Клавіцепс пурпуровий  
(*Claviceps purpurea*)

фіолетового ріжка. Такий ріжок розвивається замість зерна. Падаючи в землю, перезимовує і навесні проростає, розвиваючи 20-30 червонуватих стром, що мають вигляд кулястих голівок, які сидять на довгій ніжці. У тканину головки занурені перитеції. З дна перитеція піднімаються вузькі сумки, які містять по 8 аскоспор. Достигла сумка висувається через горлечко перитеція назовні, розкривається і аскоспори розносяться

вітром на квітучі рослини (зав'язь). Ріжки містять отруйні речовини (корнутин – алкалоїд, кислоти – сфацилінову і ерготинову). Потрапляння їх у їжу спричиняє отруєння «зла корча». У помірних дозах вони застосовуються в медицині.

### Порядок Пецицальні (Pezizales)

Плодові тіла – апотеції від дрібних до крупних, на ніжці або сидячі, поверхневі, спочатку часто замкнуті, згодом відкриваються округлим отвором. Завжди присутні парафізи.

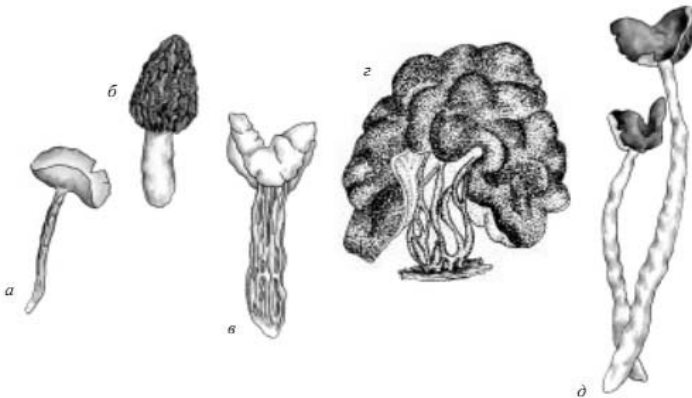


Рис.102. Пецицальні: а – Макроподія велика (*Macropodia macropus*); б – Зморшок конічний (*Morchella conica*); в – Гельвелла курчава (*Helvella crispa*); г – Гельвелла сфероспорова (*Helvella sphaerospora*); д – Гельвелла еластична (*Helvella elastica*)

Рід Зморшок (*Morchella*) – весняний гриб, апотецій розчленований на шапку і ніжку. Шапка глибокостадчаста. Внутрішня поверхня складки – камера вистелена гіменієм, ребра стерильні. Ніжка біла, порожниста.

Рід Строчок або сморж (*Gyromitra esculenta*) – схожий на зморшки.

Рід Пецица (*Peziza*) – 100 видів, що зустрічаються на ґрунті, рослинних залишках. Апотеції сидячі або на ніжці, чашоподібні або блюдце подібні червоного, оранжевого, жовтого, коричневого кольорів.

Рід Гельвела (*Helvella*) – шапінкові гриби на гнойовому ґрунті. Чашовидний або лопатевидний апотецій на циліндричній ніжці. Деякі види їстівні.

### Порядок Гелоціальні (Helotiales)

Характерна риса – сумки відкриваються простим отвором на верхівці. Численні паразити вищих рослин, а також сапрофіти на ґрунті, корі, мертвій деревині.

Представник *склеротинія (Sclerotinia)*, *строматинія (Stromatinia)* – уражають плоди яблуні, сливи, полуниць, викликаючи сіру гниль винограду, полуниці, білу гниль овочів. Зараження відбувається конідіями і аскоспорами, які розносяться комахами, вітром. Концентричні кола сіруватих подушечок – скупчення конідій, які називають *Botrytis Monilia*. Заходи боротьби: знищення падалиці, оприскування бордоською рідиною, знищення уражених гілок.

### Порядок Туберальні (Tuberales)

Налічує 200 видів.

Плодові тіла бульбовидні, підземні, вкриті багатощаровою стінкою – перидієм. Спочатку блюдце видні апотеції під землею, потім при дозріванні замикаються бульбо видно. Аски овальні, містять 4 спори. Аскоспори розносяться тваринами, що поїдають плодове тіла. Після загнивання плодів спори можуть розноситися водою. Статевий процес замінений злиттям вегетативних клітин.

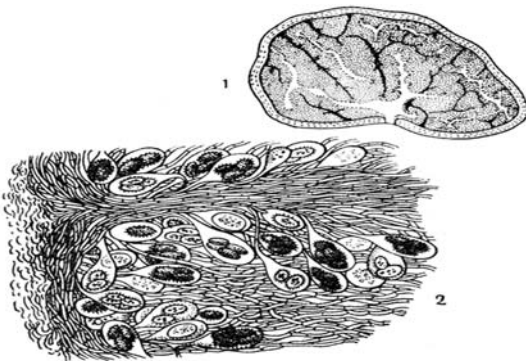


Рис.103. Плодовое тело тубера (трюфеля): 1 – розріз плодового тіла; 2 – розріз частини плодового тіла з асками (сумками).

Обовязкові мікоризо утворювачі листяних порід. Представники: *тубер літній* (*T.aestivum*), *тубер зимовий* (*T.brutale*) – цінні їстівні гриби.

## ВІДДІЛ БАЗИДИОМІКОТИ (*BASIDIOMYCOTA*)

Відділ Базидіомікоти – велика група високоорганізованих грибів, що налічує приблизно 30 000 видів, різноманітних за будовою. Як і аскомікоти, мають багатоклітинний *дикаріонтичний* міцелій та статеве спороношення з утворенням особливих екзогенних *базидіоспор*.

### **Розвиток міцелію базидіомікотів відбувається в 2 етапи:**

1) проростання гаплоїдної базидіоспори і утворення первинного *гаплоїдного* міцелію ( $n$ ), що являє собою гаплоїдну фазу грибів; як правило, первинний міцелій недовговічний і потребує подальшого розвитку;

2) первинний гаплоїдний міцелій зливається з іншим таким гаплоїдним міцелієм; внаслідок злиття клітин гаплоїдного міцелію (соматогамії) утворюється вторинний, *дикаріонтичний* міцелію, де ядра двох клітин не зливаються, а утворюють *дикаріони* ( $n+n$ ). Якщо зливаються клітини однієї гіфи – гомоталічна копуляція, якщо різних гіф – гетероталічна. Дикаріонтичний міцелій довговічний, у цій стадії проходить більша частина життя гриба.

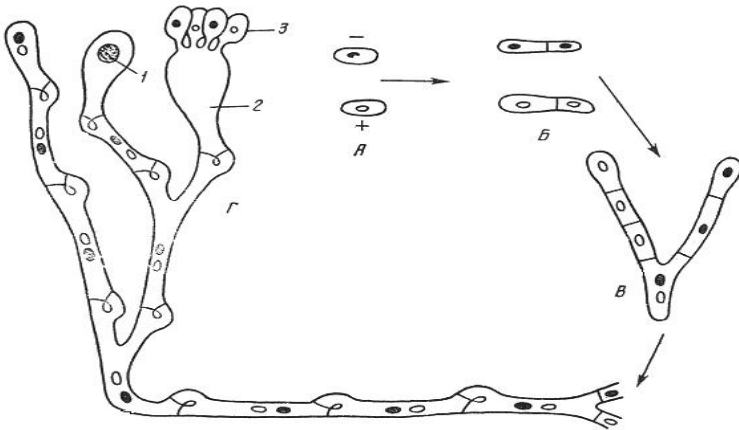


Рис. 104. Розвиток дикаріонтичного міцелію та формування базидій і базидіоспор: А – базидіоспори; Б – проростання базидіоспор у первинні міцелії; В – злиття двох різноталічних гаплоїдних міцеліїв з утворенням дикаріонів; Г – утворення пружки, формування дикаріонтичного міцелію, на якому розвивається базидія з базидіоспорами: 1 – злиття ядер дикаріону (каріогамія), 2 – розвиток стеригми; 3 – базидіоспора.

Основним органом статевого спороношення базидіомікозових є *базидія*. Базидія за розвитком нагадує сумку і гомологічна їй. На базидії утворюються екзогенно в кількості 4 на особливих виростах (*стеригмах*) базидіоспори. Базидіоспори утворюються, подібно до аскоспор, після плазмогамії, каріогамії і редукційного поділу копуляційного ядра базидії.

**Етапи формування базидії і базидіоспор:**

- утворення дикаріону після соматогамії (злиття вмісту двох вегетативних клітин) ( $n+n$ );
- синхронний поділ ядер дикаріону;
- утворення перегородок клітин так, що лише одна клітина дістає дикаріон (дистально), а базальна і бічна мають по одному ядру;
- утворення бічного виросту (*пряжки*) до базальної клітини, злиття пряжки з базальною клітиною і передача ядра до базальної клітини з утворенням ще одного дикаріону;
- злиття ядер у верхівковій клітині і утворення копуляційного диплоїдного ядра ( $2n$ );
- мейотичний поділ ядра і утворення 4 гаплоїдних ядер;
- розвиток *стеригм*, на кінці яких переходять ядра з цитоплазмою, утворюючи *базидіоспори*.

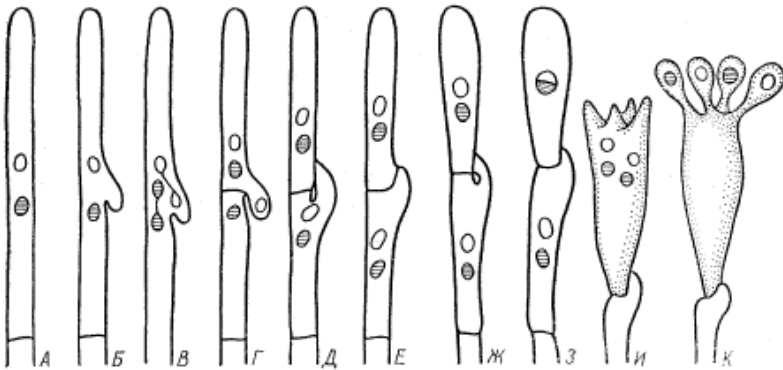


Рис. 105. Детальний хід розвитку базидій і базидіоспор.

Базидії різняться за формою: холобазидії, гетеробазидії, фрагмобазидії.

Базидіоспори різні за формою і забарвленням – кулясті, рожеві, коричневі, чорні, це має діагностичне значення.

У більшості базидіомікозів базидії розвиваються не на дикаріонтичному міцелії, а на особливих плодових тілах чи всередині них. Плодові тіла дуже різноманітні за будовою, розміром, забарвленням, консистенцією: пливчасті, шкірясті, здерев'янілі, у вигляді шапинки з ніжкою, кулі тощо. Базидії на плодових тілах розташовані широким шаром – гіменієм. Поверхня плодового тіла,

що несе гіменій називається *гіменофором*. У примітивних грибів гіменофор гладенький, у високоорганізованих – трубчастий, пластинчастий, що збільшує поверхню гіменіального шару. Гіменій частіше знаходиться на нижній частині плодового тіла і складається з базидій, парафіз і цистид (безплідні, більші за розмірами клітини).

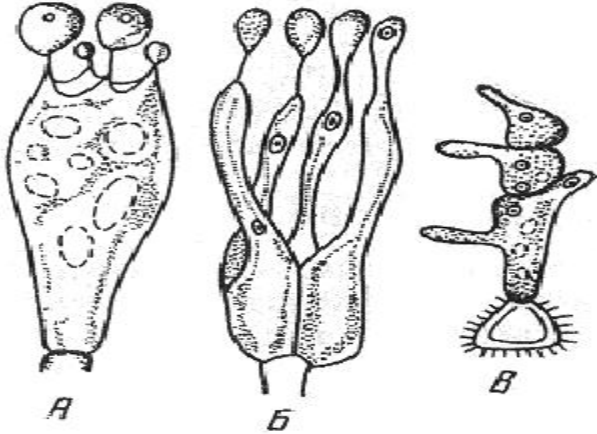


Рис. 106. Типи базидій: А – холобазидія, Б – гетеробазидія; В – фрагмобазидія.

У паразитичних форм, які не утворюють плодові тіла, базидії та базидіоспори утворюються під час проростання особливих товстостінних, спочиваючих спор – теліоспор (з них утворюються фрагмобазидії).

Таким, чином, існує три фази розвитку базидіомікотів:

- *гаплоїдна* – недовговічний первинний міцелій;
- *дикаріонтична* – переважаюча, представлена добре розвиненим вторинним міцелієм, плодовим тілом;
- *диплоїдна* – представлена зиготою.

Базидіомікоти в своєму складі мають як сапрофітів, так і паразитів.

### **Класифікація**

За наявністю плодових тіл, типами базидій, місцем їх утворення, здатністю базидіоспор до брунькування, наявністю у циклі розвитку стадії псевдоміцелію, відділ поділяють на три класи:

#### **Клас Базидіоміцети – Basidiomycetes**

Головна ознака – наявність плодових тіл (саме їх у побути зазвичай називають грибами).

#### **Клас Устілягіноміцети – Ustilaginomycetes**

Плодові тіла відсутні. Паразити вищих рослин. Зараження відбувається міцелієм, що утворюється в результаті попарної копуляції фрагмобазидіоспор.

## Клас Уредініоміцети – *Urediniomycetes*

Плодові тіла відсутні. Облігатні паразити вищих рослин. Часто мають крім основного, ще й проміжного хазяїна. Зараження відбувається під час проростання особливих спочиваючих спор – теліоспор.

## КЛАС БАЗИДИОМІЦЕТИ (*BASIDIOMYCETES*)

### Група порядків Гіменоміцети (*Himenomycetidae*)

Гіменій складається з базидій, парафіз (двоядерні клітини, що не утворюють спори), цистид (великі клітини, що мають захисну функцію). Гіменій іноді має покривало, що потім руйнується, залишаючи на ніжках кільце, а по краях пливчасті луски. Плодові тіла різноманітні: від розпростертих по субстрату пливчастих до складних з шапкою і ніжкою. Два порядки: афілофоральні (*Aphyllphorales*), агарикальні (*Agaricales*).

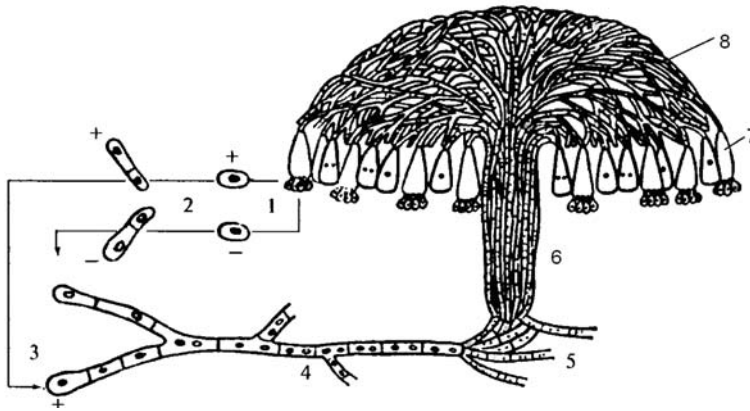


Рис. 107. Життєвий цикл шарпинкових грибів: 1,2 – проростання базидіоспор у первинний міцелій; 3 – утворення дикаріонтичного міцелію; 4,5 – розгалуження гіф міцелію; 6 – ніжка плодового тіла; 7 – базидія з базидіоспорами; 8 – шапка плодового тіла.

### Порядок Афілофоральні (*Aphyllphorales*)

Налічує 4000 видів. Плодові тіла тверді, шкірясті, здерв'янілі, не загнивають. У нижчих плодові тіла зачаткові, павутинисті, крихкоповстисті.

Представник – домашній гриб звичайний (*Merulius serpula*). Міцелій проникає в сиру деревину, розкладає целюлозу, спричиняючи загнивання деревини. На поверхні субстрату розвиваються міцеліальні тяжі і м'які жовто-бурі плодові тіла. Заражені дерева треба спалювати. Профілактично обробляти 3% розчином фтористого натрію (NaF).

Із **родини Трутових (*Polyporaceae*)** відомі трутовики, що живляться сапрофітно на мертвій деревині або паразитують на живих деревах, живлячись целюлозою, лігніном. Представник – трутовик справжній (*Fomes fomentarius*) – сапрофіт, напівпаразит на деревах. Спричиняє світло-жовту мішану гниль деревини. Плодові тіла тверді, копитоподібні, багаторічні, 5-30 см в діаметрі, плоско округлі з нижнього боку. Має трубчастий гіменофор. На внутрішній поверхні трубочок утворюється гіменій. Утворені базидіоспори вільно випадають з відкритих нижніх кінців трубочок гіменофору. Кожного року шар міцелію вкриває нижній кінець гіменофору і на міцелії утворюється новий трубчастий гіменофор, який можна помітити на розпилах. Зараження рослин відбувається через рани, тріщини.

### Порядок Агарикальні (*Agaricales*)

Мають м'які плодові тіла, що загнивають у старості, складаються із шапинки і ніжки. Гіменофор пластинчастий або трубчастий, легко відділяється від бесплідної частини шапинки. Мають покривало. Переважно ґрунтові сапрофіти, їстівні, отруйні шапинкові гриби, мікоризоутворювачі.

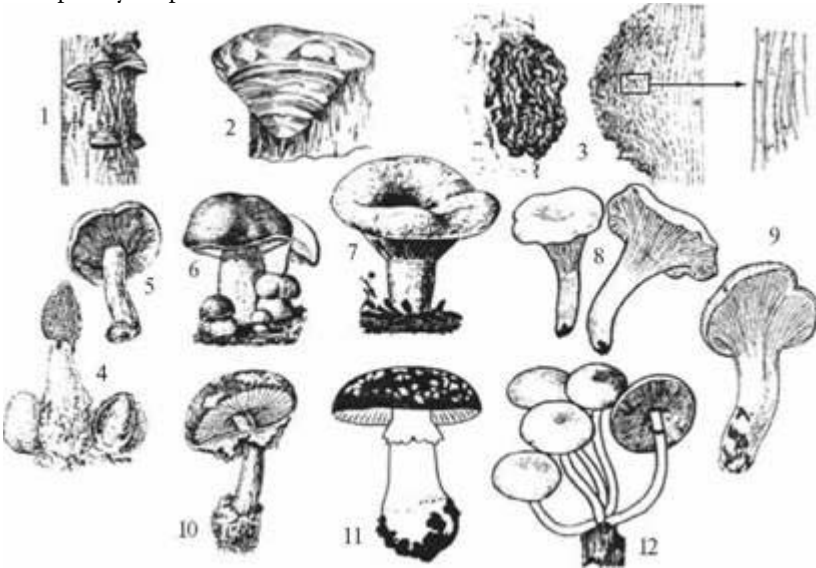


Рис. 108. Базидіальні гриби. 1-3 трутовики: 1 – листяна губка, 2 – трутовик справжній, 3 – чага; 4 – 9: їстівні шапинкові гриби: 4 – веселка, 5 – говорушка, або клітоцибе, 6 – білий гриб, 7 – груздь, 8 – лисичка, 9 – плеврот черепитчастий, або глива; 10-12: отруйні гриби: 10 – бліда поганка, 11 – мухомор червоний, 12 – несправжній опеньок.



Найважливіші роди: сирійка (*Russula*), печериця (*Agaricus*), маслюк (*Suillus*), опеньок (*Armillaria*), підосиковик, підберезовик. Серед отруйних небезпечними є гриби роду мухомор (*Amanita*); **бліда поганка, або мухомор зелений – *Amanita phalloides***

Найважливіший їстівний із родини болетусових (*Boletaceae*) – білий гриб (*Boletus*), довжина 5-25 см, росте в соснових, ялинових, дубових лісах. Багато шапинкових грибів утворюють мікоризу (симбіоз з коренями дерев). Білий гриб – з березою, дубом, грабом, буком, сосною, ялиною. Відповідно утворюють мікоризу з березою і осикою види роду *Leccinum* підберезовик і підосиковик. У штучних умовах ці гриби розвивають лише міцелій, плодові тіла не утворюють, звідси неможливість розведення їх за межами лісу.

Шампінйон (печериця) добре росте у ґрунті, тому його можна розводити у промислових масштабах.

### **Група порядків Гастероміцети (Gasteromycetidae)**

Характерна риса – замкнені плодові тіла, бази дії і базидіоспори розвиваються всередині них і звільняються після розриву покривів плодового тіла. Покрив – оболонка (перидій) буває простий, подвійний, потрійний. Внутрішня частина плодового тіла – *глеба* складається з численних камер, стінки яких вислані бази діями з базидіоспорами. Безплідна частина глеби називається *трамою*, вона згодом руйнується і від неї залишаються нитковидні гіфи – *каніліції*, які здатні до гігроскопічних рухів і сприяють розсіюванню спор. Спори розповсюджуються вітром, комахами, тваринами. Представники – дощовики (бовіста, кальвація, лікопердон).

### **КЛАС УСТЛЯГІНОМІЦЕТИ (USTILAGINOMYCETES)**

Базидія поділена на 4 клітини – фрагмобазидія. Розвивається із товстостінної спочиваючої спори – теліоспори. Більшість позбавлена плодових тіл і є паразитами. Ядра копулюють:  $2n \rightarrow R!$  → фрагмобазидія.

### **Порядок Сажкові (Ustilaginales)**

Налічує 900 видів, паразити на злакових. Спричиняють хворобу рослин – сажку, бо заражені грибами органи (суцвіття, стебла) руйнуються, перетворюючись на чорну масу спор, мають вигляд обуглених органів, обсіпаних сажкою. Зараження відбувається міцелієм. Сажкові спори утворюються із клітин міцелію і є основним засобом розмноження. Спочатку оболонки клітин ослизнюються, потім твердішають, утворюючи міцну оболонку. В такому стані вони зберігають здатність до проростання понад 20 років. Такі спори вегетативного походження називаються хламідоспорами, або теліоспорами. Вони кулястої форми, темного кольору, мають комірчасту поверхню, диплоїдні. Під час обмолоту вони розпилюються, прилипають до зерна і з ним потрапляють у ґрунт. Проростають поза рослиною. При цьому після каріогамії настає мейоз, розвиваються фрагмобазидії та базидіоспори або гаплоїдна гіфа. Базидіоспори здатні брунькуватись.

Базидіоспори та утворені ними гаплоїдні гіфи не можуть заражати рослину. Вони лише копулюють гетероталічно, утворюючи дикаріонтичний міцелій, який швидко і заражає рослину.

*За способом зараження виділяють три групи грибів:*

- зараження під час цвітіння злаку, міцелій проникає у зав'язь квітки (порошиста сажка пшениці);
- ураження під час проростання зерна, дикаріонтичний міцелій проникає у проросток рослини (тверда сажка пшениці);
- уражаються всі наземні частини рослини в молодому віці. Дикаріонтичний міцелій утворює нарости – пухирці, де розвиваються хламідоспори (сажка кукурудзи).

Представник першого способу *порошиста сажка пшениці (Ustilago tritici)*. Сажкова спора потрапляє на приймочку маточки квітки, де проростає у чотириклітинну базидію. Клітини базидії копулюють між собою, утворюючи міцелій, який проникає у зав'язь і насінний зачаток. Заражений насінний зачаток не відмирає, а розвивається у насінину з гіфами паразита у зародку. Зовні така насінина нічим не відрізняється від здорової. З такого насіння розвивається рослина, пронизана гіфами міцелію гриба (росте паралельно з насінням). В момент виходу колосу із трубки всі його частини, окрім центральної вісі, повністю зруйновані грибом, замість них скопище чорної пилкової маси спор. Спори розносяться вітром на приймочки квітучих рослин і цикл повторюється.

Такий цикл і у сажки ячменю (*Ustilago nude*).

Для знезараження застосовують термічну обробку зерна. Спочатку ріст міцелію (витримують у воді при  $t = 28^{\circ} - 32^{\circ}\text{C}$  4 години), потім занурюють у ванни з  $t = 52^{\circ} - 53^{\circ}\text{C}$  – міцелій гине.

Представник другого способу – *тверда сажка пшениці (Tilletia tritici)*. Сажкові спори прилипають до поверхні насіння під час обмолоту і разом з ним потрапляють у ґрунт. Там вони проростають у базидію з базидіоспорами. Базидіоспори копулюють, утворюючи дикаріонтичні гіфи. Через колеоптиль проростка злакової рослини дикаріонтична гіфа проникає в точку росту і росте разом з рослиною. Спочатку заражені рослини нічим не відрізняються від незаражених. Та в період розвитку генеративних органів паразит розростається і руйнує квітки, а гіфи розпадаються на величезну кількість сажкових спор (теліоспор). Зовні зернівка зберігає форму, та всередині вона заповнена теліоспорами.

Відомі також сажка вівса (*Ustilago levis*), сажка ячменю (*Ustilago hordei*).

Засоби боротьби з ними: протруювання слабкими розчинами формаліну (мокре протруювання), обпилювання насіння арсенистами, ртутними і сірчаноорганічними препаратами (сухе протруювання).

Представник третього способу – порошиста *сажка кукурудзи (Ustilago zea)*. Спори проростають без періоду спокою і перезараження відбувається доки є молоді нижні тканини. Заражена

тканина розростається, утворює пухирці, заповнені темною масою спор. Після підсихання спори розлітаються, попадають у ґрунт, проростають у базидії. На базидіях утворюються базидіоспори, які брунькуються, даючи конідії. Гаплоїдні конідії фізіологічно є різнозначними. Потрапляючи на рослину, вони дають гаплоїдний міцелій. Потім гетерогалічні міцелії копулюють, утворюючи дикаріонтичний міцелій, який далі уражає тканину, утворюючи пухирі.

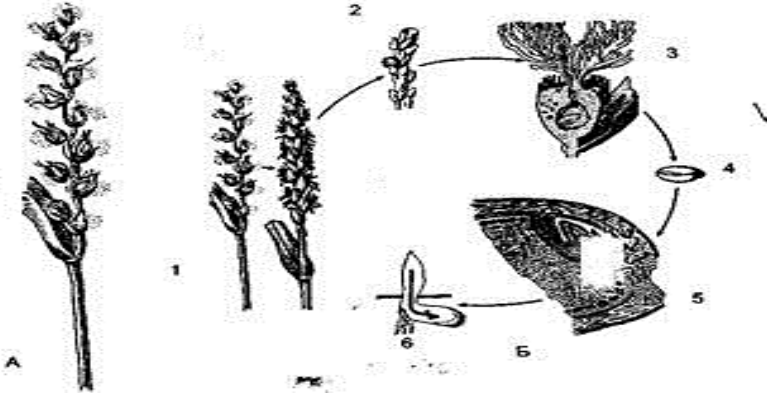


Рис. 109. Порошиста сажка пшениці (*Ustilago tritici*):

- А – колос пшениці, уражений сажкою; Б – схема життєвого циклу:  
 1 – розсіювання і перенесення телеїтоспор на квітучі рослини;  
 2 – спори на приймочці квітки; 3 – проростки гриба проникають у зародок насінини; 4 – уражене зерно (зовні не відрізняється від здорового); 5 - зріз через уражену зернину (в оболонці видно міцелій гриба); 6 – проростання грибниці.

#### КЛАС УРЕДНІОМІЦЕТИ (*UREDINIOMYCETES*)

Налічує 6000 видів. Облігатні паразити вищих рослин. Більшість видів вузько спеціалізовані і паразитують лише на певних рослинах. Паразитують як дикаріонтичний, так і гаплоїдний міцелій. Деякі мають крім основного, ще й проміжного хазяїна.

Представник – *пукцинія злакова (Puccinia graminis)*, збудник хлібної лінійної іржі злаків. Навесні на листках барбарису розвивається гаплоїдний міцелій з одноядерних клітин. На верхньому боці листків утворюється особливий вид спороношення – *пикніди* глечикоподібної форми. В їх порожнині відчленовуються дрібні одноядерні гаплоїдні конідії – *пикноспори* (спермації). Вони виходять з пикніди разом із слизистою пахучою речовиною, яка приваблює комах, що переносять спори. Пикноспори самостійно не здатні викликати інфекцію. Вони копулюють і утворюють дикаріонтичний міцелій. З нижнього боку листків у вигляді клубочків гаплоїдних гіф закладаються *ецидії*.

Внаслідок соматичної копуляції копуляції двох гіф утворюються дикаріонні двоядерні гіфи, які відчленовують двоядерні *ецидіоспори* – так звані, весняні спори. Ецидіоспори потрапляють на листя злаків, проростають у дикаріонтичний міцелій. Протягом літа 5-6 раз утворює літні спори – *уредоспори*, одноклітинні, двоядерні, на ніжках. Під тиском уредоспор епідерміс розвивається і вони розносяться вітром, заражаючи нові рослини. Для розвитку кожної генерації уредоспор потрібен 1 тиждень. За літо утворюється 5-6 поколінь уредоспор, відбувається масове зараження. Спороношення утворює іржаві плями.

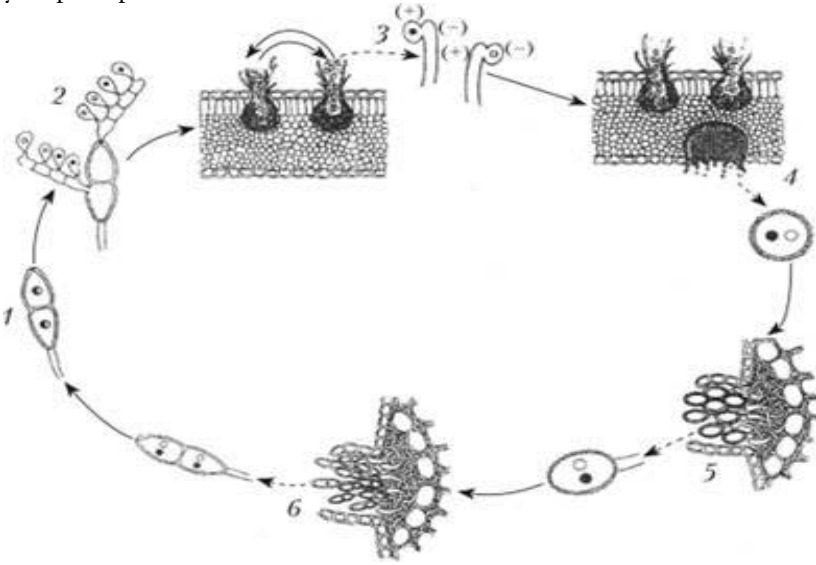


Рис. 110. Життєвий цикл збудника іржі пшениці (*Puccinia graminis*): 1 – теліоспора; 2 – проростання теліоспори після перезимування у фрагмобазидії з базидіоспорами; 3 – взаємне перезапліднення пікноспор на верхній стороні листа барбарису (+) і (-) спермаціями; 4 – формування на нижньому боці листа барбарису ецидій з двоядерними ецидіоспорами; 5 – утворення на стеблі пшениці дикаріонтичного міцелію з «літніми» уредоспорами; 6 – утворення восени «зимових» теліоспор.

Наприкінці літа на цьому ж дикаріонтичному міцелії розвивається нове спороношення – зимові спори (телейтоспори, теліоспори), кожна з яких складається з двох двоядерних клітин, вкритих оболонкою. Телейтоспори зимують і проростають навесні. Перед проростанням відбувається каріогамія, потім редукційний поділ диплоїдних ядер і розвивається чотириклітинна фрагмобазидія і гаплоїдні базидіоспори. Базидіоспори розносяться вітром і заражають листя барбарису.

Пікноспори мають значення при утворенні дикаріонтичного міцелію. Протилежна за знаком пікноспора потрапляє в ецидій, розвиває там гаплоїдний міцелій, який потім утворює там дикаріонтичний міцелій в ецидіях.

## **ВІДДІЛ ЛИШАЙНИКИ (*LYCHENOPHYTA*)**

Своєрідні комплексні організми, тіло яких складається з двох компонентів: гриба і водорості. Це багаторічні рослини, що мають слань різноманітної форми, будови, забарвлення. Відомо 25000 видів лишайників.

Симбіоз гриба і водорості в лишайнику існує на такій фізіологічній основі: гриб забезпечує водорість водою, мінеральними солями; водорість синтезує в процесі фотосинтезу органічні речовини, якими живиться гриб. Вони також обмінюються вітамінами та іншими продуктами життєдіяльності. Крім того, відомий такий продукт життєдіяльності, як лишайникові кислоти (150 видів кислот), які мають різне значення (токсичні, антибіотичні), виконують захисну функцію. Кожен вид лишайника продукує характерні кислоти, за якими можна його діагностувати (уснінова кислота ( $C_8H_{16}O_7$ ), леканорова кислота ( $C_{20}H_{22}O_{10}$ )).

Характер взаємовідносин у лишайнику гриба і водорості досить складний. Водорість досить пригнічена в цьому симбіозі, вона не утворює ні зооспор, ні гамет. Часто гриби утворюють гаусторії, які проникають в живі клітини водорості й потроху живляться її вмістом. Це так званий помірний, або толерантний, паразитизм. Гриби без водорості гинуть. До складу певного виду лишайника входять відповідно гриби і водорості певного виду.

Гриби – сумчасті піреноміцети і дискومیцети, в тропіках – базидіоміцети. Водорості – зелені, із протококових: цистокок, плеврокок, хлорокок, хлорела, трентеполія, кладофора; синьо-зелені: носток, хроокок, глеокапса, утворюють слизуваті слані.

### **Морфологія лишайників**

*За формою слані розрізняють три типи сланей лишайників:*

- кіркові (накипні) – слань у вигляді тонкої зернистої або гладенької кірки, що щільно зростається з субстратом;
- листуваті – слань має вигляд дорзовентральної (спинно-черевної) будови лусок або пластинок, прикріплених до субстрату за допомогою пучків грибних гіф (ридзин), легко відокремлюються від субстрату;
- куцисті – слань має вигляд тонких ниткоподібних або стебельцеподібних, часто розгалужених кущиків, які прикріплюються до субстрату тільки основою і ростуть від неї вертикально вгору або зависають вниз.

Між ними існують перехідні форми. Розмір слані – від 1-2 мм (накипні) до кількох метрів завдовжки, в середньому – 3-20 см. Забарвлення різне: сірувато-зелене, оливкове, білувате, чорне.

Лишайники надзвичайно повільно ростуть. Приріст талому за 1 рік складає від 1 до 8 мм. Листуваті і куцїсті лишайники ростуть швидше ніж накипні. Середній вік лишайників – 30-80 років, окремі види – 600 років, є 2000 років (поряд з секвоею і остистою сосною є довгожителами рослинного світу). Головна умова для цього – довготривала нерухомість субстрату.

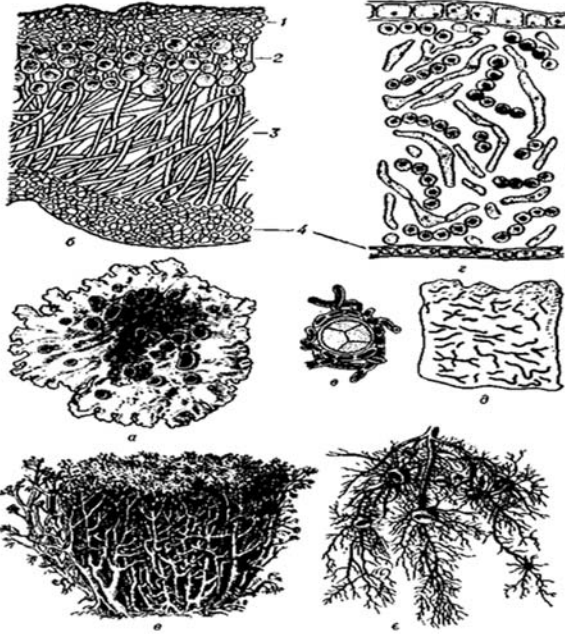


Рис. 111. Лишайники: А – в – листуватий лишайник Пармелія (*Parmelia*) (а – загальний вигляд талому з апотеціями, б – поперечний розріз гетеромерного талому, в – початкова фаза утворення соредії); г – листуватий лишайник Лентогія (*Lentogia*) (поперечний розріз гомеомерного талома); д – накипний письмовий лишайник Графіс (*Graphys*) на корі дерева; е – куцїстий оленячий лишайник Кладонія (*Cladonia*); е – куцїстий бородатий лишайник Уснея (*Usnea*): 1 – верхній шар кірки; 2 – гоніціальний водоростевий шар; 3 – серцевинний шар з гіфами; 4 – нижній шар кірки.

#### Анатомія лишайників.

Існує два типи анатомічної будови лишайників:

- гомеомерні – клітини водорості рівномірно розміщені між гіфами гриба (на поперечному розрізі немає шарів);
- гетеромерні – слань складається з кількох шарів. Верхній шар – кора складається із щільно переплетених гіф гриба

(плектенхіма). Середній шар альгальна зона (гондіальний шар) – гіфи гриба і багатоклітинних водоростей, містить азот, виконує інтенсивне дихання. Серцевина утворена пухко розташованими гіфами гриба без водорості, тут відкладаються поживні речовини, утримується вода. У листуватих – нижній кірковий шар і ридзини (пучки гіф), якими прикріплені до субстрату.

**Розмноження** лишайників відбувається частинами слані, соредіями, ізидіями. *Вегетативне розмноження* – відокремлення частин слані. *Соредії* – пилюваті частинки, що складаються з однієї – кількох клітин водорості, оточених гіфами гриба, утворюються в гондіальному шарі. Соредії розвиваються у зрілих сланях і у видів, які не утворюють спораношень (розносяться вітром і проростають). Утворюють *сорали* – скупчення на поверхні лишайника.

*Ізидії* – зовнішні вирости слані, мають її будову, вкриті коровим шаром, містять гіфи гриба і клітини водорості. Вони відламуються і розносяться вітром чи водою, проростають.

Соредії, ізидії – досконале розмноження лишайників, оскільки містять обидва компоненти. Проте водорості лишайника розмножуються простим поділом клітин і автоспорами. А якщо звільняються від гриба, відновлюють розмноження за допомогою зооспор і гамет, нормально ростуть і розвиваються. Гриби у лишайнику утворюють характерне для них спораношення, аскові – аскоспори, що розміщуються в сумках, а сумки – в апотеціях чи перитеціях. Плодові тіла грибів часто помітні на поверхні тіла лишайників у вигляді дисків, темних крапок. Достиглі спори звільняються з апотеціїв чи перитеціїв і переносяться повітряними течіями. Якщо спора «зустріне» «свою» водорість, вони утворюють лишайник. В іншому разі мікроскопічний міцелій гриба гине.

### **Класифікація Лишайників.**

Відділ має два класи.

#### **КЛАС СУМЧАСТІ ЛИШАЙНИКИ (*ASCOLYCHENES*)**

Гриб належить до аскоміцетів і утворює сумки, аскоспори та плодові тіла типу апотеціїв, перитеціїв. До цього класу належить більшість лишайників.

**Підклас Піренокарпні (*Pyrenocarpeae*)** – переважно накипні лишайники, рідше – листуваті, як виняток – куцисті. Плодове тіло за типом перитеція. Налічує 350 видів лишайників.

**Підклас Гімнокарпні (*Gymnocarpeae*)** – листуваті, кіркові, куцисті.

*Роди: лецидея, леканора, пельтігера, пармелія, цетрарія, ксанторія, уснея.*

*Lecidea* налічує 15000 видів, росте на кремнієвих скелях, високо в горах.

*Peltigera* – сірий листуватий лишайник, що росте по всій земній кулі.

*Xanthoria* росте на корі листяних дерев, має жовто-гаряче забарвлення.

*Cladonia* – «оленячий» лишайник, куциста слань – вторинна, первинна – накипна, служить кормом для оленів.

*Usnea* – куциста, розгалужена слань, звисає як борода.

## КЛАС БАЗИДІАЛЬНІ ЛИШАЙНИКИ (*BASIDIOLICHENES*)

Гриб належить до родів телефора, афаліна. Водорості – синьо-зелені: *сцитонема*, *хроокок*, *кокамикса*. Відомо 15 видів лишайників, переважно тропічних. Найбільш поширені – *кора* (*Cora*) і *діктіонема* (*Dictyonema*). Базидіальні лишайники ростуть також в Фінляндії, Норвегії – *Botridina*, *Coriscium*.

### Екологічні групи лишайників

Лишайники поширені по всій земній кулі. Екологічні космополіти, є ендеміки (особливо тропічні). Характеризуються довговічністю і надзвичайно великою стійкістю проти висихання, зміни температур, дії сонця і радіації. Воду поглинають всією поверхнею слані, кіркові – ще із субстрату. Фотосинтезують навіть при  $t = -5^{\circ} - -10^{\circ}\text{C}$ . Залежно від субстрату, на якому селяться, лишайники можна поділити на кілька груп:

1) *наземні (епігейні) лишайники* – рідко зустрічаються на плодючих ґрунтах, бо там конкуренція з вищими рослинами, які їх пригнічують. Тому вони селяться на бідних ґрунтах, не придатних для інших рослин: на піщаних в лісах, в тундрі (суцільний шар) і напівпустелях, на торф'яних ґрунтах. Серед них виділяють:

- *мандрівники*, ті, що не зростають на ґрунті, а переносяться вітром (*астіцилля істівна* – *лишайникова «манна»*);

- *закріплені до ґрунту* – накипні форми, скельні, вкривають вапнякові або кремнієві субстрати – в альпійському і субальпійському поясах, надають своєрідний вигляд високогір'ю. Серед них є кальцефільні (*леканора*), ростуть на вапняках; ацидофільні – на кислих кристалічних породах (*ризокарпон*); нітрофільні – на багатих азотом субстратах (*ксанторія*, *пармелія*).

2) *епіфітні лишайники* – селяться на корі дерев, рідше на листках рослин.

- *епіфільні* – ростуть на листках в тропіках, субтропіках (катіларія Боутеллі (*Catilaria bouteillici*) – на поверхні чайного листа, на хвої ялин);

- *власне епіфітні* – на корі дерев помічено, що окремі види лишайників мають свої «улюблені» види дерев. Часто селяться на старих, ослаблених деревах. Деревам наносять шкоду – порушують газообмін, також лишайники – домівка для комах-шкідників;

- *епіксиліні* – селяться на голій або обробленій деревині.

3) *водяні лишайники* – селяться в прісній і солоній воді, на тимчасово обводнених місцях. Особливість будови – плодове тіла



гриба глибоко занурене в талом лишайника і вкрите товстою оболонкою. Типово водяний лишайник – *гідротірія жилкувата* (*Hydrothyria venosa*), *дерматокарпон річний* (*Dermatocarpon*).

### Роль у природі та практичне значення лишайників

Лишайники – індикатори чистоти повітря. Вони не селяться у загазованих промислових місцях.

Разом з водоростями лишайники є піонерами. Поселяючись на безплідних місцях, підготовлюють умови для зростання інших рослин – мохів, вищих рослин.

Слизуваті лишайники – їжа для тварин (слимаки, черви). Кладонія і цетрарія – головний корм для північних оленів. Олені «відчувають» запах лишайника під снігом, зривають лише верхній шар кущиків, лишайник відновлюється, але повільно. Для відновлення пасовища потрібно 10-30 років. Свині, вівці також полюбляють кладонію листувату. В Японії в їжу використовують листуватий лишайник *гірофора їстівна* (*Gyrophora esculenta*), *аспидилія їстівна* (*Aspicilia esculenta*) – лишайникова манна в країнах Західної Азії і Північної Африки, містить 55-65% щавелекислого кальцію. Проте засвоюваність поживних речовин лишайників незначна.

Лишайники використовують як джерело ароматичних олій у парфумерії. Із *евернії сливової* («дубовий мох») виділено речовину – резіноїд, яку використовують як закріплювач аромату в одеколонах «Шипр», «Маска», «Кристал», «Кармен». Цей лишайник і евернію лускату використовують для ароматизації хліба (в Північній Африці).

З видів *Rocella* і *Ochroella* виготовляють лакмус.

Два види *Letharia vulpine* і *Cetraria pinastvi* містять отруйні речовини, що використовують в Швеції як домішку для привабливання вовків і лисиць.

Лишайники мають лікувальні властивості. *Уснея*, *пармелія*, *цетрарія* використовуються для лікування ран, як кровоспинні, глістогінні. Деякі лишайникові кислоти мають антибіотичну дію, з них добувають антибіотик «бінан», що застосовується в ветеринарії. Відвари з *цетрарії ісландської* (ісландський мох) мають тонізуючу дію.

---

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

---

### Основна

1. Брайон О. В. Анатомія рослин / О. В. Брайон, В. Г. Чикаленко – К.: Вища школа, 1992. – 272 с.
2. Береговий П. М. Геоботаніка / П. М. Береговий – К.: Радянська школа, 1966. – 173 с.
3. Богачев В. К. Навчально-польова практика з ботаніки. Морфологія і систематика рослин./ В. К. Богачев, О. Д. Шаханіна – Київ: «Радянська школа», 1962. – 150 с.

4. Гончаренко І. В. Будова рослинного організму. / І. В. Гончаренко – Суми: Унів. Книга. – 2002. – 200 с.
5. Григора І. М. Основи фітоценології / І. М. Григора, В. А. Соломаха – Київ: Фітосоціоцентр. – 2000. – 239 с.
6. Дорохина Л. Н. Руководство к лабораторным занятиям по ботанике./ Л. Н. Дорохина, А. С. Нехлюдова – М: Просвещение 1986. – 94 с.
7. Морфологія рослин з основами анатомії та цитоембріології / [Н. О. Войтюк, Л. Ф. Кучерява, В. А. Баданіна, О. В. Браїон] – К: Фітосоціоцентр, 1998. – 214 с.
8. Ботаніка. Водорості та гриби / [під ред. І. Ю. Костікова, В. В. Джаган] – Київ. 2004. – 213 с.
9. Жуковский П. М. Ботаника. / П. М. Жуковский – М: 1982. – 620 с.
10. Івченко С. І. Ботаніка. Лабораторні заняття. / С. І. Івченко. – К: 1979 – 276 с.
11. Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / [Под общ. ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко] – Киев: Наукдумка, 1987. – 217 с.
12. Красільнікова Л. О. Анатомія рослин / Л. О. Красільнікова, Ю. О. Садовніченко. – Харків: «Основа». – 2007 – 236 с.
13. Кудряшов А. В. Ботаника с основами экологии. / А. В. Кудряшов, Г. Б. Родионова, М. А. Гуленкова. – М: 1979, – 320 с.
14. Курнишкова Т. В. География растений с основами ботаники / Т. В. Курнишкова, В. В. Петров: М: «Просвещение». – 1987. – 206 с.
15. Липа О. Л. Ботаніка. Систематика нижчих і вищих рослин. / О. Л. Липа, І. А. Добровольський – К: 1975. – 399 с.
16. Лукаш О. В. Робочий зошит для лабораторних робіт з ботаніки / О. В. Лукаш. – Київ: Фітосоціоцентр, 2003. – 124 с.
17. Миркин Б. М. Современная наука о растительности: Учебник / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – Москва «Логос»: 2001. – 262 с.
18. Морозюк С. Систематика вищих рослин. Лабораторні заняття. / [С. Морозюк, А. Кустовська, Л. Оляницька, О. Кокіна] – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 124 с.
19. Нечитайло В. А. Ботаніка. Вищі рослини. / В. А. Нечитайло., Л. Ф. Кучерява – Київ: Фітосоціоцентр. – 2001. – 432 с.
20. Нечитайло В. А. Культурні рослини України. Навчальний посібник / В. А. Нечитайло, В. А. Баданіна, В. В. Гриценко. – Київ: Фітосоціоцентр, 2005. – 351 с.
21. Оляницька Л. Г. Курс лекцій з систематики нижчих рослин: Посіб. / Л. Г. Оляницька, – К: Фітосоціоцентр.- 1999. – 72 с.
22. Стеблянко М. І. Ботаніка. Анатомія і морфологія рослин / М. І. Стеблянко, К. Д. Гончарова, Н. Г. Закорко – К: Вища шк., 1995. – 383 с.
23. Тихомиров Ф. К. Ботаника. / Ф. К. Тихомиров – М: 1978. – 382 с.

24. Уранов А. А. Наблюдения на летней полевой практике по ботанике. / А. А. Уранов – М.: «Просвещение», 1964. – 215 с.
25. Хржановский В. Г. Ботаника. / В. Г. Хржановский., С. Ф. Пономаренко – М.: 1978. – 439 с.
26. Ботаника. Водорості та гриби / під ред. І. Ю. Костікова, В. В. Джаган. – Київ, 2004. – 213 с.
27. Билай В. И. Основы общей микологии. / В. И. Билай. – Киев: Наукова думка, 1980. – 392 с.
28. Жуковский П. М. Ботаника. / П. М. Жуковский. – М.: Колос, 1982. – 623 с.
29. Кудряшов Л. В. Ботаника с основами экологии. / Л. В. Кудряшов и др. – М.: 1979. – 319 с.
30. Курс низших растений / (под ред. М. В. Горленко). – М., 1981. – 520 с.
31. Леонтьев Д. В. Загальна мікологія / Д. В. Леонтьев, Акулов О. В.. – Харків: 2007. – 227 с.
32. Липа О. Л. Ботаника. Систематика нижчих і вищих рослин / О. Л. Липа, І. А. Добровольський. – К.: «Вища школа», 1975. – 400 с.

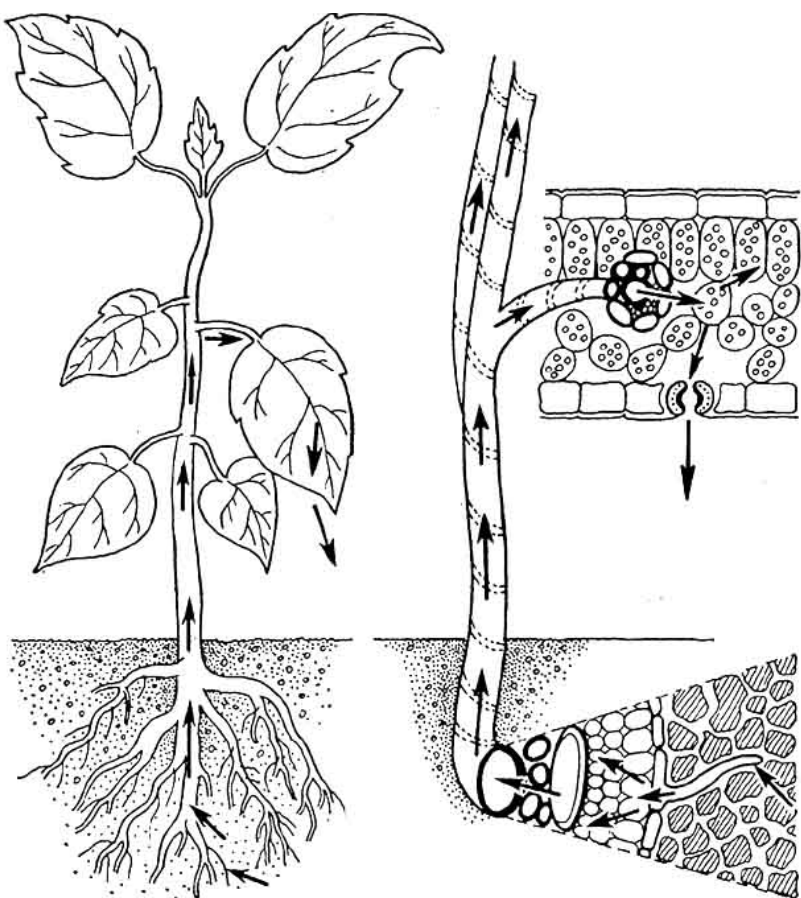
#### *Додаткова*

1. Алехин В. В. География растений. / В. В. Алехин – Учпедгиз: 1950. – 420 с.
2. Алехин В. В. Методика полевых ботанических исследований / В. В., Д. П. Сырейщиков – Вологда: Северный печатник, 1962. – 142 с.
3. Ботаника: Курс альгологии и микологии. / Под ред. Ю. Т. Дьякова. – М.: Издательство МГУ, 2007.
4. Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П., и др. Водоросли (Справочник). – К.: Наукова думка, 1989. – 606 с.
5. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. / [Под ред. Л. В. Гарибовой] – М.: Мысль, 1978.
6. Головкин Б. Н. Декоративные растения СССР / Б. Н. Головкин., Л. А. Китаева., Е. П. Немченко – М.: Мысль. – 1986. – 320 с.
7. Горбунова Н. П. Альгология / Н. П. Горбунова. – М.: «Высшая школа», 1991.
8. Жизнь растений в 6-ти тт. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1977.
9. Заповідні скарби Сумщини. – Під заг ред д.б.н. Т. Л. Андриєнко. Суми: Джерело, 2001. – 208 с.
10. Зиман С. М. Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин / [С. М. Зиман, С. Л. Мосякін, О. В. Булах та ін.]. – Ужгород: 2004. – 155 с.
11. Єлін Ю. А. Рослини луків і боліт / Ю. А. Єлін, М. М. Грисюк – К: Рад. шк., – 1991. – 224 с.
12. Каталог видів флори і фауни України, занесених до Бернської конвенції про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі. Вип. І. Флора / [під ред. В. І. Чопика]. – К., 1999. – 20 с.

13. Кондратьева Н. В. Прокариотические зеленые водоросли – Prochlorophyta (обзор литературных данных) // Альгология. – 1991. – Т.1, №3. – С.87-101.
14. Конюшин А. В. Критический анализ современных представлений о филогении многоклеточных животных // Вестник зоологии. – 2004. – Т. 36, №3. – С. 3-18.
15. Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Ч.2. Прокариоты и низшие эукариоты. / О. Г. Кусакин, А. Л. Дроздов. – С.-Петербург: Наука, 1998. – 478 с.
16. Масюк Н. П., Костіков І. Ю. Водорості в системі органічного світу. / Н. П. Масюк, І. Ю. Костіков – К.: Академперіодика, 2002. – 178 с.
17. Маргеліс Л. Роль симбіоза в зволюції клітки / Л. Маргеліс – М.: Мир, 1983. – 351 с.
18. Мороз С. А. Історія біосфери Землі: У 2 кн. Кн.1: Теоретико-методологічні засади пізнання / С. А. Мороз – К.: Заповіт, 1996. – 440 с.
19. Мороз С. А. Історія біосфери Землі: У 2 кн. Кн.2: Геолого-палеонтологічний життєпис / С. А. Мороз – К.: Заповіт, 1996. – 422 с.
20. Мулярчук С. О. Рослинність Чернігівщини / С. О. Мулярчук – К.: 1970. – 208 с.
21. Определитель высших растений Украины / [под ред. Ю. Н. Прокудина]. – Киев: Наук. думка, 1987. – 545 с.
22. Панченко С. М. Флора національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» та проблеми охорони фіторізноманіття Новгород-Сіверського Полісся: монографія / С. М. Панченко [за заг. ред. д.б.н. С. Л. Мосякіна]. – Суми: ВТД «Університетська книга», 2005. – 170 с.
23. Протопопова В. В. Рослини – мандрівники / В. В. Протопопова – К.: «Рад. школа», – 1989. – 238 с.
24. Рейвн П. Современная ботаника (в 2-х томах) / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн – М.: Мир, 1990.
25. Синская Е. Н. Историческая география культурной флоры / Е. Н. Синская – Л.: «Колос», 1969. – 479 с.
26. Судьина Е. Г., Лозовая Г. И. Основы эволюционной биохимии растений. / Е. Г. Судьина, Г. И. Лозовая – Киев, Наукова думка, 1982. – 359 с.
27. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян – Л.: Наука, 1978. – 248 с.
28. Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона / [Під заг. ред. Т. Л. Андрієнко] – Київ: Фітосоціоцентр, 2006. – 316 с.
29. Флора УССР: в 12 т. – К.: Вид-во АН УРСР, 1936-1965. – Т.1-12.
30. Фукарек Ф. Растительный мир Земли: В 2 т. / Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р.; пер. с нем. – М.: Мир, 1982. – Т.1. – 136 с.
31. Червона книга України. Рослинний світ. – [Відп. ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко]. – Київ: УЕ, 1996. – 608 с.

32. Чопик В. И. Дикорастущие полезные растения Украины / В. И. Чопик, Л. Г. Дудченко, А. Н. Краснова. – Киев: Наук. думка. – 1983. – 398 с.
33. Чорна Г. А. Рослини наших водойм: атлас-довідник / Г. А. Чорна – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 134 с.
34. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Концепция, методы и критерии создания экосети Украины. / Ю. Р. Шеляг-Сосонко., М. Д. Гродзинський, В. Д. Романенко – К: Фитосоциоцентр, 2004. – 142 с.
35. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: учеб. пособие / В. М. Шмидт – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 285 с.
36. Cavalier-Smith T. A revision six-kingdom system of life // Biol. Rev. – 1998. – Vol. 73. – P. 203-266.
37. Mosyakin S. L. Vascular plants of Ukraine: a nomenclatural checklist / S. L. Mosyakin, M. M. Fedoronchuk– Kyiv. 1999. – 345 p.
38. Woese C. R. Bacterial evolution // Microbiol. Rev. – 1987. – Vol. 51. – P. 221-227.
39. Билай В. И. Методы экспериментальной микологии. / В. И. Билай. – Киев: Наукова думка, 1982. – 582 с.
40. Гарибова Л. В. Основы микологии: Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учеб.пособие / Л. В.Гарибова, С. Н. Лекомцева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 220 с.,
41. Дудка І. О. Гриби в природі та житті людини./ І. О. Дудка, С. П. Вассер. – К.: Наукова думка -1980. – 166 с.
42. Дьяков Ю. Введение в генетику грибов / Ю. Дьяков, А. Шнырева, А. Сергеев. –М.: Академия, 2005. – 262 с.
43. Жизнь растений. В 6 томах. Т.2. Грибы / під ред. М. В. Федорова, М. В. Горленко. – М.: Просвещение, 1976. – 400 с.
44. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. / И. В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 118 с.
45. Кусакин О. Г. Филема органического мира. В 2 томах. / О. Г. Кусакин, А. Л. Дроздов. – СПб: Наука, – 1997. – 381 с.
46. Малый практикум по низшим растениям. Учеб. Пособие для студентов-биологов университетов. –М.: «Высш. школа», 1976. – 216 с.
47. Мир растений. Т. 2. Грибы / Ред. А.Л.Тахтаджян (гл.ред.), Т. 2 под ред. М. В. Горленко. – 2-е изд. перераб. М.: «Просвещение», 1991. – 475 с.
48. Мюллер Э. Микология / Э. Мюллер, В. Леффлер. – М.: Мир, 1992, 406 с.
49. Пересыпкин В. Ф. Сельскохозяйственная фитопатология / В. Ф. Пересыпкин. – М.: «Колос», 1969. – 479 с.
50. Тобиас А. Морфология и размножение грибов / А. Тобиас. – М.: Академия, 2006. – 194 с.

# ЧАСТИНА II. ОСНОВИ ФІЗИОЛОГІЇ РОСЛИН



---

## ТЕМА №1. ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

---

Предмет, завдання, історія розвитку фізіології рослин  
Сучасні напрями розвитку фізіології рослин  
Методи та рівні дослідження фізіології рослин  
Фізіологічні основи біотехнології  
Зв'язок фізіології рослин з іншими науками  
Аналіз і синтез (інтегралізм) у сучасній біології

### Предмет, завдання, історія розвитку фізіології рослин

**Фізіологія рослин** – наука, яка вивчає процеси життєдіяльності і функції рослинного організму.

Слово «фізіологія» грецького походження; воно складається з двох слів: *physis* – Природа і *logos* – поняття, вчення. Фізіологія рослин є найбільш розвиненою галуззю експериментальної ботаніки, яка в XIX ст. виділилася в самостійну науку. Вона тісно пов'язана з хімією, фізикою, біохімією, біофізикою, мікробіологією, молекулярною біологією.

Основними завданнями фізіології рослин є дослідження основних фізіологічних процесів в рослинному організмі: обміну речовин і енергії, фотосинтезу, хемосинтезу, біологічної фіксації азоту з атмосфери, кореневого живлення; розроблення методів підвищення використання рослинами сонячної енергії та поживних речовин ґрунту, збагачення ґрунту азотом; створення нових ефективних форм добрив і розробка методів їх застосування; дослідження дії біологічно активних речовин з метою використання їх у рослинництві; розробка методів більш продуктивного використання води рослиною. Без вирішення цих питань неможливо рішення і ряду інших проблем землеробства і рослинництва, спрямованих на підвищення врожайності.

Інтенсивне застосування мінеральних добрив, гербіцидів, фізіологічно активних речовин, хімічних препаратів для захисту рослин від хвороб і шкідників вимагає глибокого і всебічного вивчення їх впливу на ріст і обмін речовин рослинних організмів з метою значного підвищення продуктивності сільсько-господарських рослин.

Рішення поставлених завдань має велике значення для розробки проблем прискорення науково-технічного прогресу в рослинництві та подальшого розвитку сільського господарства нашої країни.

Фізіологія рослин – наука експериментальна. Основний метод пізнання процесів, явищ у фізіології – експеримент, дослід.

Для вивчення фізико-хімічної суті функцій, процесів у фізіології рослин широко застосовують методи: лабораторно-аналітичний, вегетаційний, польовий, мічених атомів, електронної мікроскопії, електрофорезу, хроматографічного аналізу, ультрафіолетової та люмінесцентної мікроскопії, спектрофотометрії та ін. Крім того, використовують лабораторії штучного клімату, в яких вирощують рослини і проводять досліди в умовах певного складу повітря, потрібної температури і освітлення. Застосовуючи ці методи, фізіологи досліджують рослини на молекулярному, субклітинному, клітинному та організменному рівнях.

У наш час в біологічних дослідженнях широко застосовують електронні мікроскопи просвітчастого типу з роздільною здатністю 0,15-0,5 нм, в яких об'єкт розглядають в електронних променях, що проходять через нього. Значне збільшення роздільної здатності електронних мікроскопів у порівнянні зі світловими обумовлюється меншою довжиною хвилі електронів (на п'ять порядків меншою, ніж довжина хвилі ультрафіолетових променів).

Крім того, для біологічних досліджень застосовують так звані растрові електронні мікроскопи, в яких зображення створюється за принципом телевізійних. Роздільна здатність растрових мікроскопів дорівнює 20-40 нм, з їх допомогою вивчають будову поверхні пилюки, епідермального шару клітин, форми клітин і ін. Застосування електронної мікроскопії в біології має велике значення для розвитку біологічної науки та фізіології рослин зокрема.

Дослідження ультраструктури органоїдів рослинної клітини (хлоропластів, мітохондрій, рибосом, мембранних структур) дало можливість розкрити суть процесів фотосинтезу і дихання, які визначають можливість самого життя на нашій планеті. Вивчення будови клітинних оболонок, відкриття цитоплазматичних мембранних структур сприяли з'ясуванню процесів обміну речовин і енергії в клітині, вивчення структури і функції органоїдів рослинної клітини. Велике принципове значення має електронно-мікроскопічне дослідження будови РНК і ДНК, локалізації їх на структурних компонентах клітини. Результати цих досліджень покладені в основу розкриття генетичної ролі ядра і проблеми спадковості.

Сучасний стан фізіології рослин як самостійної галузі ботаніки є результатом довготривалого періоду її розвитку впродовж більше, ніж 200 років існування. Початок науковому підходу до фізіології рослин зроблено в XVII столітті Яном-Батістом Ван-Гельмонтом (1579-1644), який провів перший кількісний вегетаційний дослід з метою вивчення шляхів живлення рослин. На основі своїх дослідів він зробив помилковий висновок про те, що вода є єдиним поживним середовищем для рослин. І тільки пізніше встановлено важливу роль ґрунту та повітря як джерела живлення рослин. Можна без перебільшення стверджувати, що своє існування як самостійна галузь ботаніки фізіологія рослин розпочала з науки про живлення.



Один з основоположників мікроскопічної анатомії рослин М. Мальпігі (1628-1694) свої анатомічні відкриття певних мікроструктур поєднував з функціями, що мало важливе значення для майбутньої фізіології рослин.

У 1727 р. англійський ботанік і хімік С. Гейлс у своїй книзі «Статика растений» висловлює припущення про можливість живлення рослин за допомогою листків із повітря. Його, без сумніву, слід віднести до засновників фізіології рослин. У 1771-1782 рр. Д. Прістлі, Я. Інгенхауз та Ж. Сенеб'є виявили ті компоненти, за рахунок яких відбувається повітряне живлення рослин. Пізніше Н. Сосюр (1767-1845) шляхом точного хімічного аналізу показав участь води в повітряному живленні. Так поступово складалось уявлення про фотосинтетичну функцію рослин, хоча сам термін «фотосинтез» В. Пфєффер запропонував лише в 1877 р. Після відкриття фотосинтезу, а також законів збереження матерії та енергії, фізіологія рослин все більше включала в поле зору повітряне середовище і сонячне світло як основні матеріальні і енергетичні джерела існування зеленої рослини.

Однак як самостійна галузь науки фізіологія рослин остаточно відокремилась від ботаніки у 1800 р., коли Ж. Сенеб'є (1742-1803) ввів термін «фізіологія рослин» та написав перший підручник з цієї дисципліни, де висвітлив суть предмета, методи і завдання даної науки. В царській Росії фізіологія рослин довго не відокремлювалась у самостійну дисципліну, і лише в 1863 р. новим університетським статутом були створені кафедри фізіології рослин. Першим російським ботаніком-фізіологом треба вважати С. О. Рачинського (1833-1902) — професора фізіології рослин Московського університету, де з 1872 р. широку діяльність розгорнув К. А. Тімірязєв (1843-1920). У Петербурзькому університеті з 1861 р. курс фізіології рослин викладав проф. А.С. Фамінцин (1835-1918). На першому етапі розвитку фізіологія рослин була наукою університетською. Перший російський підручник з фізіології рослин написав у 1887 р. проф. А.С. Фамінцин, на зміну йому в 1891 р. вийшов у світ підручник В.І. Палладіна, який перевидавався дев'ять разів.

Вагомий внесок в розвиток різних напрямів фізіології рослин в ХІХ ст. внесли Ж. Буссенго, А. С. Фамінцин, К. А. Тімірязєв, М. С. Цвет, Р. Хіл, М. Кальвін, Д. Арнон (фотосинтез), І. П. Бородін, О. М. Бах, Г. Бертран, В. І. Палладін, Л. Пастер, Кребс (дихання), Г. Дютроше, Г. Де Фріз, Ю. Сакс (водний режим), Ю. Лібіх, Г. Гельрігель, Й. Кноп, С. М. Виноградський, М. Бейерінк, Д. М. Прянишников, Д. А. Сабінін (мінеральне живлення), Й. В. Баранецький, Г. Фехтінг, Г. Клебс (ріст та розвиток рослин) та ін.

На початок ХХ ст. відбулась остаточно диференціація фізіології рослин на основні розділи її, причому деякі з них набули такого великого значення, що в перші десятиріччя перетворились на самостійні дисципліни з власними теоретичними основами та широким виходом в практику: 1902 р. – вірусологія, 1910 р. – агрохімія, 1930 р. – мікробіологія, біохімія.

У цей період значного успіху досягнуто в розкритті біохімічних механізмів дихання (В. І. Палладін, Г. Віланд, С. П. Костичев, О. Варбург, Д. Кейлін, Т. Тунберг, Г. Кребс, А. Корнберг), фотосинтезу (Р. Вільштеттер, К. Ван-Ніль, Р. Хілл, М. Кальвін, Д. Арнон), дослідженні ендогенних регуляторів росту (М. Г. Холодний, Ф. Вент, Ф. Кегль, Й. Куросава, Т. Ябуга, Ф. Скуг), вивченні механізмів стійкості рослин (М. О. Максимов), мінерального живлення (Д. А. Сабінін).

В 1934 р. було створено Інститут фізіології рослин АН СРСР, який координував усі дослідження в даній галузі науки і в якому плідно працювали А. Л. Курсанов, А. А. Ничипорович, М. Х. Чайлахян, П. А. Генкель, І. І. Туманов та інші.

Однак, починаючи з 30-х і до 50-х років ХХ ст. настав, як підкреслює А. Л. Курсанов (1982), важкий час для розвитку фізіології рослин, насамперед через відокремлення від неї біохімії. Розвиток фізіології рослин в цей період було направлено не стільки на вирішення її власних фундаментальних проблем, скільки на дослідження прикладної фізіології.

Наступником і продовжувачем славних традицій на переломному етапі, коли в середині 50-х років фізіологія рослин в усьому світі піднялась на новий рівень, став академік А. Л. Курсанов, який дав нову орієнтацію розвитку фізіології рослин, створивши відому курсанівську школу (А. Т. Мокроносов, О. М. Кулаєва, Р. Г. Бутенко, В. Ю. Семененко, Д. Б. Вахмістров, Б. Б. Вартапетян, Ю. Г. Молотковський, А. Т. Верещагін, І. А. Тарчевський, Р. К. Салаяєв, Г. О. Санадзе, В. В. Польовий) та ін.

З'явилися нові вектори наукових пошуків: кисневий обмін і транспортування кисню (Б. Б. Вартапетян), цитокініни і роль їх у регуляції метаболізму (О. М. Кулаєва), донорно-акцепторні системи рослин (А. Т. Мокроносов), організація рослинних мембран (Ю. Г. Молотковський, Р. К. Салаяєв); іонний гомеостаз рослинної клітини (Д. Б. Вахмістров), метаболізм рослинних ліпідів (А. Т. Верещагін).

Іntenсивно досліджуються механізми регуляторної дії фітогормонів, включаючи рецепцію їх та передачу гормональних сигналів на генетичний апарат клітини (О. М. Кулаєва, В. В. Польовий), метаболізм фітогормонів і регуляцію росту (В. І. Кефелі), розпочались дослідження імунохімії рослин (О. Д. Володарський).

В цей час значно виріс інтерес до проблем екологічної фізіології. Класичні концепції стійкості, розроблені М. О. Максимовим, І. І. Тумановим, П. О. Генкелем, Б. П. Строгановим, значно поглиблені за допомогою нових підходів і теоретичних концепцій, заснованих на сучасному розумінні молекулярної біології рослин та субклітинної організації адаптивних систем (В. М. Жолкевич, Т. І. Трунова).

На зміну періоду деякої самоізоляції фізіології рослин настав період модернізації та інтеграції її з іншими науками, час

впровадження в фізіологічний експеримент високочутливих методів біофізики, молекулярної та клітинної біології, який продовжується і тепер. Змінилась сама техніка фізіологічних експериментів, проводяться фундаментальні дослідження, на основі яких народжуються принципово нові біотехнології рослин. Настав новий етап розвитку фізіології рослин, який характеризується процесом асиміляції та інтеграції даною наукою досягнень інших експериментальних біологічних наук.

На сучасному етапі в розробці проблем фізіології та біохімії рослин бере участь понад 50 науково-дослідних закладів і вузів України. Серед них Інститут фізіології рослин і генетики, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, Національний ботанічний сад НАН України та інші ботанічні сади, Інститут гідробіології, Інститут клітинної біології; кафедри фізіології рослин та ботаніки університетів, сільськогосподарських та педагогічних інститутів, а також цілий ряд лабораторій галузевих науково-дослідних закладів Української Академії Аграрних Наук.

Експериментальні та оглядові статті з різних проблем фізіології рослин публікуються у таких вітчизняних журналах як «Физиология и биохимия культурных растений», «Український ботанічний журнал», «Доповіді НАН України», «Вісник Аграрної науки», а також періодичних виданнях вищих навчальних закладів та галузевих науково-дослідних інститутів. Серед зарубіжних видань – російський журнал «Физиология растений», журнали Американської асоціації фізіологів рослин Plant Physiology, Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, журнали аналогічних асоціацій Європи, Японії, Австралії «Plant Physiology and Biochemistry», «Planta», «Plant Science», «Physiologia Plantarum», «Journal of Plant Physiology», «Plant and Cell Physiology», «Australian Journal of Plant Physiology», а також «Nature», «Science» та ін. Реферативну інформацію можна одержати з таких видань, як Current Contents (Life Sciences), Current Contents (Agriculture, Biology and Environmental Sciences) та інших джерел.

### **Сучасні напрями розвитку фізіології рослин**

Сучасна фізіологія рослин має наступні наукові напрями.

***Біохімічний*** – вивчає природу та функціональне значення органічних речовин, що входять до складу рослин, шляхи їх утворення і перетворення під час фотосинтезу та дихання; досліджує особливості кореневого живлення рослин та низку інших питань.

***Біофізичний*** – вивчає шляхи накопичення енергії у клітинах рослин, природу біологічних мембран, біофізичні процеси фотосинтезу і дихання, фізико-хімічні закономірності водного режиму і кореневого живлення, регуляторні системи фітохромів, природу подразнень та ін.

***Синтетичний***, або кібернетичний – вивчає енергетичний стан і кінетику таких взаємопов'язаних процесів, як фотосинтез і

дихання, живлення та органотворення, загальні закономірності росту рослин.

*Екологічний* – досліджує вплив навколишнього середовища на процеси життєдіяльності у рослині, розробляє ефективні засоби впливу на рослину екологічних факторів (застосування добрив, створення оптимального водного, світлового та повітряного режимів тощо) для забезпечення її стійкості до хвороб і шкідників, формування врожаю тощо.

*Онтогенетичний* – вивчає вікові закономірності розвитку рослин і розробляє шляхи раціонального керування цим процесом (світлокультура, яровізація, загартовування, фотоперіодизм та ін.).

*Еволюційний* – вивчає особливості індивідуального виду, сорту рослин у відповідних екологічних умовах, зміни структури рослин залежно від факторів навколишнього середовища, розглядає онтогенез як функцію генотипу.

### **Методи та рівні досліджень фізіології рослин**

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

Застосування сучасних методів досліджень дає можливість фізіології рослин вирішувати такі теоретичні й практичні проблеми:

- розробка нових засобів ефективного використання води рослиною. Екологія водного режиму та фізіологія рослин в умовах зрошення;
- удосконалення теорії мінерального живлення з метою більш ефективного використання мінеральних добрив та підвищення продуктивності рослин;
- подальше вивчення механізму фотосинтезу та удосконалення методів, що сприяють збільшенню використання рослинами сонячної енергії;
- біохімія обміну азоту у рослині, біологічна фіксація азоту атмосфери та використання його рослинами;
- дослідження природи росту й розвитку рослин і розробка заходів спрямованого керування цими процесами;
- вивчення фізіології формування якості врожаю залежно від екологічних умов вирощування рослин;
- генетика мінерального живлення видів і сортів культурних рослин;
- подальше вивчення природи стійкості рослин до несприятливих факторів, особливо до шкідливих викидів промисловості й транспорту.

## Фізіологічні основи біотехнології

Демографічна ситуація у світі, основною рисою якої є стрімкий приріст населення, зменшення запасів корисних копалин, зокрема енергоносіїв, а також катастрофічне погіршення стану навколишнього середовища спонукають людство до відповідного збільшення виробництва продуктів харчування та рослинницької сировини з одночасним поліпшенням їх якості. Важливе значення має також розширення виробництва рослинницької продукції як відновлювального джерела енергії. Досягнути цієї мети можна шляхом створення генетичних форм рослин з високою потенціальною продуктивністю і стійкістю до несприятливих факторів, а також розробки мало енергоємних сучасних технологій вирощування *in vivo* та культивування *in vitro* рослинних об'єктів.

Вирішення цих глобальних проблем під силу фахівцям агрономічних спеціальностей, озброєних знаннями метаболічних функцій організмів і найважливіших процесів синтезу й перетворення органічних речовин, котрі базуються на досягненнях фізіології і біохімії рослин, а також підвищення продуктивності існуючих і створення нових видів організмів.

Сьогодні людство володіє знаннями, які дозволяють керувати рослинними організмами на рівні клітин, а то і їх органел. Штучним шляхом створюються клітини (організми) з певними характеристиками онтогенезу та заданими параметрами синтезу необхідних речовин. Це пов'язано з широким розвитком нового наукового напрямку – генетичної та клітинної інженерії, які розробляють методи модифікації генетичних апаратів. Саме ці напрями з керування фізіологічними процесами, які відбуваються в живих об'єктах є основою галузі, що надзвичайно швидко розвивається в останні десятиліття – *біотехнології*.

Біотехнологія розвивалась як самостійна галузь в результаті фундаментальних досліджень, насамперед у фізіології рослин, генетиці, біохімії та молекулярній біології з використанням методів культивування *in vitro*. У зв'язку з цим біотехнологія стала наукою про практичне використання біології в цілому, а не окремих її напрямів, як це було раніше.

### Зв'язок фізіології рослин з іншими науками

Фізіологія рослин посідає чільне місце в системі біологічних знань. За останні десятиріччя фізіологи успішно асимілювали методи біофізики, цитології, молекулярної біології. Одночасно вони зберегли й свій інтегральний підхід до вивчення складних фізіологічних явищ, які відбуваються на клітинному, органному, фітоценотичному рівнях. Як багатогалузева наука, фізіологія рослин є посередником між екологією, загальною й фізико-хімічною біологією. Входячи до циклу ботанічних дисциплін, фізіологія рослин має тісні взаємозв'язки з біохімією, біофізикою, імунологією,

цитологією, гістологією, генетикою, математичним моделюванням, проте найтісніше вона пов'язана з фізіологією тварин. Адже якщо рослини і тварини, як і все живе, походять від одного кореня, то все живе повинно володіти певними спільними рисами, як наприклад, дихання, живлення, подразливість, самовідтворення тощо.

Отже, фізіологія рослин пов'язана з біохімією, біофізикою, імунологією, цитологією, гістологією, генетикою, математичним моделюванням, фізіологією тварин і є посередником між екологією, загальною й фізико-хімічною біологією.

Вивчення нашої програми побудовано за принципом розподілу на дискретні (переривні) явища: фотосинтез, дихання, водообмін, мінеральне живлення, обмін органічних речовин, ріст, розвиток рослин, дозрівання плодів і насіння, стійкість рослин.

Усі перераховані процеси будемо вивчати індуктивним методом у послідовності:

- явище, функція або процес
- його прояви
- сутність явища, процесу
- механізм явища, процесу
- роль і значення його у метаболізмі та функціонуванні цілого організму.

### **Аналіз і синтез, інтегратизм у сучасній фізіології рослин**

З метою характеристики рослинного організму як єдиного цілого, цілісної біологічної системи застосовують низку взаємодоповнюючих методів пізнання біологічних систем.

*Аналіз* – розподіл на дискретні частини цілого організму та встановлення відмінностей між частинами.

*Синтез* – виявлення загального, що об'єднує різні частини цілого.

У біології об'єктом дослідження є біологічні системи, життєві процеси, які часто не можна пояснити за допомогою лише аналізу і синтезу, що є можливим у математиці, фізиці. У біології таким методом, що дозволяє пояснити явища в природних об'єктах, живих організмах є метод *інтегратизму* – науковий напрям, що виявляє, встановлює та вивчає закономірності, які виникають у взаємовідносинах частин і цілого в процесі інтеграції.

Процес інтеграції поширений в рослинному світі. Сутність його виявляється *законом неадитивності*. При поєднанні двох частинок певним чином виникає дещо нове, більше, ніж просто їх сума, тобто  $1+1>2$ . Молекула, утворена із атомів, являє собою якісно нову сполуку. Це більше, ніж просто сума атомів. Молекули об'єднуються в макромолекули, які в свою чергу формують органели, що разом складають клітини. Клітини об'єднуються у тканини, органи, що разом формують індивідуальні організми – *індивідууми*. Організми формують угруповання вищого порядку – *ценози* і *біосистеми*.

Отже, *інтеграція* – це процес впорядкування, узгодження і об'єднання структур і функцій у цілісному організмі, характерний для живих систем на кожному з рівнів їх організації.

У фізіології інтеграція означає функціональне об'єднання фізіологічних механізмів у складно скоординовану діяльність цілісного організму. Так, в ядрі, мітохондріях, рибосомах, пластидах локалізовано відбуваються різноманітні процеси, які чітко взаємоузгоджені у межах клітини. Так, без ядра відбувається порушення використання енергії, процесів дихання тощо.

Іншими словами, інтеграція – система зв'язків, що характеризує взаємовідношення цілого та окремих частин. Це шлях від простого до складного в пізнанні природних життєвих явищ, узгоджене поєднання аналізу і синтезу.

---

## ТЕМА 2. ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

---

Фізико-хімічні основи енергетики рослинної клітини  
Хімічний склад клітини  
Колоїдні властивості цитоплазми  
Поглинання і виділення речовин і енергії клітиною  
Механізми поглинання і виділення речовин

### **Фізико-хімічні основи енергетики рослинної клітини**

Згідно сучасних уявлень, поняття сутності життя тісно пов'язане з білками і нуклеїновими кислотами РНК та ДНК, що є носіями спадкової інформації.

Відомо, що характерною ознакою і обов'язковою умовою існування усіх живих організмів є тісний зв'язок з навколишнім середовищем. Живі організми – відкриті системи, що обмінюються з довкіллям речовинами і енергією.

Рослини поглинають із навколишнього середовища необхідні речовини, перетворюючи їх у доступні форми шляхом розпаду складних сполук до простих форм, засвоюють, будуючи своє тіло та виділяють або переводять у неактивні форми продукти життєдіяльності.

Ці процеси в рослинному організмі відбуваються шляхом *дисиміляції* – розпаду речовин та *асиміляції* – засвоєння, синтезу речовин. Ці взаємодоповнюючі процеси обміну речовин і енергії в рослинному організмі забезпечують постійний обмін речовин – *метаболізм*, а утворені при цьому речовини називають *метаболітами*. Відомо, що у складі рослинного організму виявлені майже усі елементи таблиці Д. І. Менделєєва, які містяться у різних кількостях, що вказує на тісний зв'язок їх із довкіллям.

Отже, рослинні організми – це відкриті саморегульовані термодинамічні системи, для яких характерний постійний обмін речовин і енергії з навколишнім середовищем.

### **Хімічний склад рослинної клітини**

У складі клітини виявлено майже 60 елементів періодичної системи елементів Д. І. Менделєєва і різноманітні органічні сполуки. Наявність їх зумовлює високу реакційну здатність і можливості для різноманітних біологічних процесів, що відбуваються в живій цитоплазмі. Така можливість пояснюється ще й тим, що цитоплазма має відповідну організацію, а речовини, які входять до її складу, беруть участь у різних процесах, пов'язаних з життям. У цих процесах велику роль відіграють ферментативні системи, окисно-відновні процеси, кислотність середовища, колоїдні властивості цитоплазми, електричні заряди, характер неорганічних солей тощо. Усе це і зумовлює утворення, розклад, руйнування, самооновлення та саморегулювання всієї живої системи.

Загалом хімічний склад клітини у %: вода – 85; білки – 10-12; ліпіди – 2; вуглеводи – 1,5; ДНК – 0,4; РНК – 0,7; неорганічні речовини – 1,5.

Кількість води у різних клітинах рослини неоднакова. У молодих ростучих частинах, листках, у соковитих плодах вона складає майже 95% від сухої речовини; у стовбурах багаторічних дерев – до 45%; у стиглому зерні злаків – 12-13%, у тілі мохів та лишайників – 5-7%. Вода становить єдину систему з усіма структурними компонентами цитоплазми і є невід'ємною частиною всіх живих систем. Вода зумовлює фізичні властивості цитоплазми: об'єм, пластичність, значною мірою проникність. Більшість речовин надходить у клітину і виділяється з неї у вигляді клітинного розчину. Вода бере участь у розщепленні білків, вуглеводів та багатьох інших речовин, у їх складних перетвореннях. Крім того, вода відіграє значну роль як терморегулятор. Вода міститься у двох формах *вільній і зв'язаній*.

До цитоплазми входять як макро-, так і мікроелементи. За кількісним вмістом елементи, що входять до складу цитоплазми, можна поділити на три групи.

*До першої групи* належать 4 елементи: кисень, вуглець, азот і водень. У цитоплазмі за кількістю вони переважають над іншими.

*До другої групи* належать К, Mg, Са, S, P, Cl, кількість яких становить 1,9%.

*До третьої групи* належить решта елементів, так звані мікроелементи та ультрамікроелементи, які входять до складу цитоплазми в незначній кількості.

Неорганічні речовини входять до складу клітини переважно у вигляді різних солей. З катіонів найважливішими є  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ , а з аніонів фосфати, хлориди, карбонати. Вміст катіонів і



аніонів у клітині звичайно набагато відрізняється від їх вмісту в навколишньому середовищі.

Деякі неорганічні речовини цитоплазми клітини, наприклад сірка, є складовою частиною білків, фосфор – нуклеїнових кислот, АТФ та інших речовин. Різні мікроелементи є складовою частиною ферментів та вітамінів.

Значну частину цитоплазми утворюють *органічні сполуки*. Найважливіші з них білки, нуклеїнові кислоти, ферменти, жири та ліпоїди, вуглеводи та інші речовини.

**Білки.** Структурну основу цитоплазми у вищих рослин складають білкові речовини та їх сполуки. Кількість їх у цитоплазмі становить майже 70% від сухої речовини. Білкові речовини, ізольовані у чистому вигляді не виявляють ознак життєдіяльності.

Значна частина білків цитоплазми зв'язана з іншими органічними сполуками, з якими вони утворюють ліпопротеїди, – з ліпоїдами, нуклеопротеїди – з нуклеїновими кислотами, хромопротеїди – з різними пігментами.

Білкова молекула має значні розміри і характеризується складною будовою та високою реактивністю, що зумовлюється здатністю змінювати свої властивості під дією факторів, як рН, температура, електричні явища. Усе це призводить до зміни структури та фізіологічного стану цитоплазми. Елементарний склад білкових речовин:

Вуглець – 55-56%; кисень – 20-25%; азот – 15-18%; водень – 6,5 – 7,5%; сірка – 0,3-2,5%. Молекулярна маса білків висока: 12000 – 10000000.

Молекула білка складається із 20 амінокислот, об'єднаних між собою ковалентними *пептидними* зв'язками: – **CO** – **NH** – та *дисульфідними* зв'язками – **S** – **S** –

Крім того, між карбоксильною і гідроксильною групами виникають не ковалентні *водневі* зв'язки. *Гідрофобні* зв'язки виникають у разі наближення неполярних частин поліпептидних ланцюгів, що супроводжується зменшенням кількості молекул води, які оточують білкову молекулу. Наявні амінокислоти можуть утворювати найрізноманітніші комбінації, у результаті чого виходить величезна розмаїтість білкових речовин. Білкова молекула має значну величину та можливість перестановок і сполучень, що досягає до 3,5 трильона.

Білки мають чотири типи структур.

*Первинна структура* – послідовність амінокислотних залишків у пептидному ланцюжку, що підтримується ковалентними зв'язками. Саме первинна структура кодується відповідним геном і найбільшою мірою визначає властивості сформованого білка. Усі існуючі в природі білки різняться за первинною структурою. Каталітичні властивості білка залежать від первинної структури.

*Вторинна структура* – просторова конфігурація поліпептидного ланцюга, стабілізована водневими

зв'язками і гідрофобними взаємодіями. Найчастіше утворюється спіральна форма білкової молекули.

*Третинна структура* – подальше просторове укомплектування спіральної молекули білка у певному об'ємі.

*Четвертинна структура* виникає в результаті взаємодії кількох білкових молекул, які в даному контексті називають субодинаціями. Повна структура кількох поєднаних субодинацій, що разом виконують спільну функцію, називається *білковим комплексом*.

Таким чином, білки за певних умов мають певну просторову організацію, яка має назву *конформації*.

*Нативна конформація* утворюється за певних фізіологічних умов, забезпечується ковалентними та іншими додатковими видами зв'язків, що створюють певну міцність білкової молекули, її компактність та впорядкованість.

Руйнування нативної конформації білкової молекули зі збереженням ковалентних зв'язків, тобто первинної структури, називається *денатурацією*. Денатурація виявляється в розгортанні поліпептидного ланцюга, руйнуванні четвертинної, третинної і вторинної структур. Це явище супроводжується тим, що білок втрачає властивість розчинятися не лише у воді, але і в інших розчинниках. Прикладом такого явища є зсідання та затвердіння яєчного білка за умов нагрівання до певної температури. Денатурований білок втрачає здатність вбирати воду і не набрякає. Під час денатурації підвищується реактивність сульфгідрильних груп – SH, змінюється в'язкість розчинів білка, підвищується гідролізування білків ферментами.

Денатурація білків буває зворотна і незворотна. Вона відіграє надзвичайно важливу роль у життєдіяльності організму і завжди пов'язана із змінами гідрофільних властивостей білків, наприклад у процесі старіння організму або його окремих органів. Це явище можна спостерігати за умов тривалого зберігання насіння, яке втрачає здатність до проростання внаслідок старіння і поступової необоротної денатурації білків.

Розчини білків мають колоїдні властивості. Розщеплення білків на складові частини називають *гідролізом*. Внаслідок гідролізу білки, як речовини полімерної природи, розпадаються на мономерні, якими у білкових полімерів є амінокислоти. Амінокислоти характеризуються тим, що вони одночасно діють як кислоти і як основи. Таким чином, вони належать до амфотерних електролітів і відіграють дуже важливу роль як буферні речовини, створюючи в організмі певну концентрацію водневих іонів.

Амфотерну природу амінокислот зумовлює те, що вони, залежно від складу розчину, можуть утворювати солі як з кислотами, так і з лугами. Це явище має важливе пристосувальне значення в житті організмів, особливо у процесі обміну речовин.

*Електричні заряди білків*. Усі амінокислоти є амфолітами і мають в собі як позитивно, так і негативно заряджені групи. Кислі

групи, втрачаючи протони, стають негативно зарядженими, а основні групи, приєднуючи протони, стають позитивно зарядженими. В умовах різної концентрації водневих іонів середовища різні кислі і основні групи дисоціюють. Ось чому значення рН оточення дуже впливає на загальний заряд білкової молекули. У кислому середовищі аміногрупи захоплюють іон водню, тобто реагують як основи, а в лужному середовищі відбувається дисоціація карбоксильних груп. Така функція називається захисною. Білки виконують також структурну і будівельну функції. З білків утворюються різні клітинні структури.

Таким чином, для білкових речовин характерні відповідний заряд, в'язкість, утворення осадів їх з розчину, здатність сполучатися з певною кількістю води, набрякання, висолювання, синерезис, денатурація та ін.

*Висолуванням* називається таке явище, коли білки виділяються з розчину внаслідок додавання солей. Висолуванням користуються у добуванні чистих білків і ферментів. Воно здійснюється під впливом як катіонів, так і аніонів.

Під час *набрякання (набубнявіння)* білків вони поглинають значну кількість води, внаслідок чого збільшується об'єм і підвищується тиск. За умов поглинання білками води утворюються *гелі*. Зворотнє явище, коли вода відокремлюється від гелю, дістало назву *синерезису*.

Білки поділяють на прості, або *протеїни*, та складні, або *протеїди*. До першої групи належать ті білки, до складу яких входять лише залишки амінокислот, а складні білки містять протеїни, сполучені з будь-якою речовиною небілкової природи. Перші й другі мають неоднакове фізіолого-біохімічне значення. Наприклад, основу запасних та опірних білків становлять протеїни, а складні мають надзвичайне значення в життєдіяльності цитоплазми. У свою чергу складні та прості білки поділяються на підгрупи. Цей поділ ґрунтується на властивості білків розчинятись у звичайних розчинниках.

За розчинністю розрізняють наступні групи запасних білків: 1) альбуміни, розчинні у воді; 2) глобуліни, розчинні в нейтральних солях (10% розчину MgSO<sub>4</sub>, NaCl і ін.); 3) проламіни, розчинні в 70%-ному спирті (білки деяких злаків); 4) глютеліни, розчинні в слабких лугах. Найбільше розповсюджені в рослинах глобуліни.

Білки запасуються у формі алейронових зерен. Алейронові зерна мають вид невеликих грудочок (наприклад, у злаків). Алейронові зерна зустрічаються головним чином у насіннях рослин, наприклад рицини. Білкові речовини виникають у зеленому листі як результат взаємодії вуглеводів і мінеральних форм азоту.

Синтез білкових речовин відбувається в рибосомах і зв'язаний з нуклеїновими кислотами ДНК і РНК.

В даний час білоксинтезуючі системи виявлені в органелах (ядрі, хлоропластах і мітохондріях).

**Амінокислоти** – основні структурні одиниці білків і важливі субстрати метаболізму азоту в організмі. В даний час знайдено більше 20 амінокислот і два аміди (аспарагін і глутамін).

3 амінокислот утворюються пурини, піримідини (з них далі – нуклеїнові кислоти), похідні піролу – порфірини, пептиди, білки, ферменти і багато інших речовин з високою фізіологічною активністю. За необхідності амінокислоти можуть бути використані і як джерело енергії шляхом окиснення їх вуглецевого скелету.

Амінокислоти містять аміногрупу ( $-NH_2$ ) і карбоксильну групу ( $-COOH$ ). У білкових амінокислот аміногрупа розташована біля С-2 атому (за старою номенклатурою  $\alpha$ -атому), тому їх називають  $\alpha$ -амінокислотами. У всіх амінокислот (крім гліцину) С-2 атом має 4 різних замісники і тому є оптично активним, хіральним. Амінокислоти можуть існувати у вигляді пари оптичних антиподів L та D. До L – (лівого) ряду, у якого  $NH_2$  – група знаходиться зліва від осі, відносяться природні амінокислоти. D-(праві) амінокислоти зустрічаються рідко, наприклад, у клітинній стінці бактерій. Оптичні антиподи відрізняються також тим, що вони обертають площину поляризації праворуч (+) або ліворуч (-). Оптичні антиподи мають однакові хімічні і фізичні властивості, але в біохімічних (ферментативних) реакціях між собою реагують тільки хіральні партнери одного, наприклад, L- ряду.

Основні амінокислоти, виділені із білків:

- 1) Аланін
- 2) Аргінін
- 3) Аспарагін
- 4) Аспарагінова кислота
- 5) Валін
- 6) Гістидин
- 7) Гліцин
- 8) Глутамін
- 9) Глутамінова кислота
- 10) Ізолейцин
- 11) Лейцин
- 12) Лізин
- 13) Метіонін
- 14) Пролін
- 15) Серін
- 16) Тирозин
- 17) Триптофан
- 18) Треонін
- 19) Фенілаланін
- 20) Цистеїн

R-бічні ланцюги, радикали – варіюють у різних амінокислот, саме R-радикали визначають індивідуальність амінокислот, що дозволяє поділити їх на 4 групи.

**У першій групі** радикал – це вуглеводний ланцюг, який надає амінокислоті гідрофобних властивостей (аланін, валін, лейцин, ізолейцин, пролін, фенілаланін).

**Друга група** – неіонізована, поляризуюча група, до якої входять: сірковмісна меркаптогрупа (цистеїн, цистин, метіонін), гідроксигрупа (серин, треонін, тирозин), амід карбонової кислоти (аспарагін, глутамін) чи гетероцикл (триптофан).

- *Моноамінокарбонові (нейтральні)*

**Гліцин (глікокол)** входить до складу більшості рослинних і тваринних білків

**Цистеїн** забезпечує включення неорганічної сірки у склад органічних сполук

**Метіонін** – входить до складу більшості білків

**Валін** – незамінна амінокислота. У білку міститься у кількості від 4,1 до 8%

- *Моноамінодикарбонові кислоти*

**Аспарагінова** – міститься у великій кількості у всіх рослинних білках та бере активну участь в обміні речовин у рослинних і тваринних організмів.

**Глутамінова** – міститься у великій кількості у всіх рослинних білках та білках дріжджів. Її солі використовуються у якості харчових домішок із смаком курячого бульйону.

- *Діаміномонокарбонові, основні амінокислоти*

**Лізин**

**Аргінін**

- *Гетероциклічні амінокислоти*

**Пролін**

**Гістидин**

- *Ароматичні амінокислоти*

**L – Фенілаланін**

**L – Тирозин**

Найпростіша амінокислота (гліцин) нетипова, оптично неактивна і не входить до жодної з вищевказаних груп.

Крім 20 білкових (протеїногенних) амінокислот, рослини містять у невеликих кількостях ще понад 200 видів вільних амінокислот. Вільні амінокислоти беруть участь у різних процесах обміну, в побудові небілкових сполук. У своєму обміні вільні амінокислоти пов'язані з білковими. Для написання послідовності амінокислот у білках користуються скороченням у три або одну літеру: аланін – ала – (А), цистеїн – цис – (С).

У водних розчинах  $\alpha$ -амінокислоти дисоціюють, карбоксильна й аміногрупи несуть протилежні заряди, тобто вони існують у вигляді *біполярних іонів*, *цвіттер-іонів*. У кислому середовищі карбоксил нейтралізується, тому амінокислота реагує як катіон.

У лужному середовищі, втрачаючи протони, амінокислота реагує як аніон. Значення рН, при якому сумарний заряд амінокислоти дорівнює нулю, тобто молекула електронейтральна,

називається *ізоелектричною точкою*. Такий стан характерний також і для білків. Якщо в білках багато кислих амінокислот, то і білок має кислу природу, білки з переважанням гідрофобних амінокислот мають гідрофобний характер і т. д.

Вищі рослини синтезують всі білкові амінокислоти. Тварини частину амінокислот синтезують самі, а частину повинні одержувати з їжею; такі амінокислоти називають *незамінними*. Незамінними є 10 амінокислот: аргінін, валін, ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, триптофан, треонін, фенілаланін, гістидин.

Біологічна цінність білків визначається вмістом незамінних амінокислот, і в першу чергу трьох найбільш дефіцитних: триптофану, лізину, метіоніну. Білки, до складу яких входять у певному співвідношенні всі незамінні амінокислоти, звуть повноцінними, такими є тваринні білки. Рослинні білки переважно неповноцінні і гірше засвоюються.

У білках кукурудзи немає лізину і триптофану, водорість хлорела (*Chlorella*) не містить метіоніну. До такої білкової їжі, щоб зробити її повноцінною, необхідно додавати горох, боби й ін., що містять ці амінокислоти.

**Нуклеїнові кислоти.** Нуклеїнові кислоти відкрив у 1868 р. швейцарський дослідник Ф. Мішер, але лише через століття з'ясували їх будову і функції. Нуклеїнові кислоти зберігають і передають генетичну інформацію і беруть безпосередню участь у біосинтезі білка. Нуклеїнові кислоти – це полімери нуклеотидів. Молекулярна маса 4-8 млн.

Кожен нуклеотид складається з трьох компонентів: фосфорної кислоти, п'ятивуглецевого цукру (рибози чи дезоксирибози) і похідних ароматичних сполук двох типів – піримідину і пурину.

Нуклеїнові кислоти є двох типів – ДНК (дезоксирибонуклеїнова кислота) і РНК (рибо- нуклеїнова кислота). ДНК клітини служить первинним носієм і нагромаджувачем генетичної (структурної) інформації, необхідної для синтезу всіх біологічних макромолекул. ДНК також містить регуляторну інформацію, яка визначає час, місце і об'єм біохімічного синтезу. Вторинні носії генетичної інформації (мРНК, тРНК, рРНК) переносять і реалізують її. ДНК і РНК містять однакові пуринові основи: аденін і гуанін. До складу ДНК входять також дві піримідинові основи – тимін і цитозин, до складу РНК – цитозин і урацил. До складу ДНК входить цукор дезоксирибоза, до складу РНК – цукор рибоза. При з'єднанні пуринової або піримідинової основи з цукром утворюються нуклеозиди: аденін + рибоза → *аденозин*, гуанін + рибоза → *гуанозин*, цитозин + рибоза → *цитидин*, урацил + рибоза → *уридин*, тимін + дезоксирибоза → *дезокситимідин*, аденін + дезоксирибоза → *дезоксаденозин* і т. д. Пурини приєднуються до цукру через атом азоту в положенні 9, піримідини – в положенні 1. При приєднанні до нуклеозиду фосфорної кислоти утворюється його фосфорний ефір – нуклеотид. Залишок фосфорної кислоти приєднується до цукру в положення 5 чи 3. Якщо залишок фосфорної кислоти приєднується

до аденозину, то утворюється аденозинмонофосфат (АМФ), до гуанозину – гуанозинмонофосфат (ГМФ), до уридину – уридинмонофосфат (УМФ) і т. д. Всі нуклеотиди – сильні кислоти, бо залишок фосфорної кислоти легко дисоціює. Нуклеотиди в клітині виконують різні функції: з аденозинтрифосфатом (АТФ) та аденозиндифосфатом (АДФ) пов'язані енергетичні процеси. Нуклеотиди є коферментами, наприклад, в окисно-відновних реакціях беруть участь нікотинамідаденіндинуклеотид (НАД) і нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (НАДФ).

**Вуглеводи** – це одні з найважливіших речовин, що входять до складу рослини.

Джерелом утворення вуглеводів є процес фотосинтезу. Утворений у процесі фотосинтезу як його кінцевий продукт асиміляційний крохмаль під впливом ферменту амілази розщеплюється до мальтози і далі ферментом мальтазою – до *глюкози*, у такому складі відтікає до ситовидних трубок і переходить у *сахарозу*, далі надходить в інші органи рослин, де йде новоутворення частин, або в органи, що запасують, (кореневища, бульби). Там цукор може відкладатися у *запасний крохмаль*. Однак, на шляху крохмаль іноді тимчасово відкладається у вигляді *транзитного крохмалю* в паренхімі клітин, що оточують ситовидні трубки.

Вуглеводи є альдегідоспиртами чи кетоспиртами й утворюють дві групи – моносахариди і полісахариди. Полісахариди являють собою з'єднання декількох (двох, трьох, чотирьох і т.д.) молекул моносахаридів, що виникли в результаті виділення води (*реакція поліконденсації*).

Найбільше значення в рослинних організмах з моноцукрів мають пентози і гексози.

*Глюкоза і фруктоза* є основним матеріалом для дихання, бродіння й інших процесів обміну в рослинних організмах, і їх можна знайти у кожній живій рослинній клітині.

Велику роль у рослині відіграють дисахариди, що можуть знаходитися в клітині рослини у вигляді запасуючої речовини, головним чином у клітинному соці чи безпосередньо в цитоплазмі.

До дисахаридів відносяться *мальтоза* (солодовий цукор) і *сахароза* (тростинний цукор).

Полісахарид *крохмаль* є дуже розповсюдженою сполукою у рослинах. Він розщеплюється під дією кислот, переходячи в цукор. У рослині розщеплення крохмалю здійснюється за допомогою особливого ферменту – *амілази*. При гідролізі крохмалю ферментом спочатку утвориться солодовий цукор – мальтоза, який потім під дією іншого ферменту, *мальтази*, гідролізується у виноградний цукор, чи глюкозу.

Запасний крохмаль зустрічається у вигляді крохмальних зерен визначеної будови, характерного для окремих видів чи груп рослин. Крохмальні зерна, так само як і оболонка, відрізняються шаруватістю, що говорить про неоднакову щільність шарів, з яких

складене крохмальне зерно. Крохмальні зерна бувають простими і складними; останні складаються з окремих зерняток, склеєних разом в одне зерно. Характерною реакцією на крохмаль є посиніння від дії йода. Цією реакцією можна знайти навіть дрібні домішки крохмалю. Крохмаль відкладається в насінні, кореневищах, бульбах, стеблах і інших частинах рослин. За характерною формою крохмальних зерен можна легко визначити небажані домішки в ряді харчових речовин.

*Інулін.* У деяких рослин у клітинному соку зустрічається вуглевод (полісахарид) інулін, що, на відміну від крохмалю, дає після розщеплення фруктозу. У значній кількості інулін є в деяких представників родини складноцвітих (кульбаба, жоржина, корені цикорію й ін.).

Після обробки зрізів спиртом інулін випадає у вигляді сферокристалів, що добре видні під мікроскопом. У форму моносахарів він переводиться особливим ферментом – *інулазой*, що розщеплює його на кілька молекул плодового цукру – фруктози.

*Клітковина*, так само як крохмаль і інулін, є складним вуглеводом – полісахаридом. Клітковина не розчиняється не тільки у воді і лугах, але й у кислотах. Добре розчиняється клітковина тільки в так званому реактиві Швейцера, що представляє собою розчин оксиду міді в аміаку. Характерною реакцією клітковини, по якій її можна відрізнити від інших речовин, є фіолетове забарвлення від хлор – цинк – йоду.

Клітковина (целюлоза) – дуже стійка хімічна сполука, що розкладається тільки деякими мікроорганізмами (бактеріями і грибами). У рослинному світі клітковина найпоширеніша сполука. Вона складає основний кістяк рослини, входячи до складу оболонок клітин.

У процесі життєдіяльності рослини клітковина може піддаватися хімічним змінам – *здерев'янінню*, *зкорковінню* й *ослизненню*.

За здерев'яніння в стінках клітини відкладається особлива речовина – *лігнін*, яка змінює міцність і еластичність клітковини. Це веде до загального зміцнення структур тіла рослини, здатність нести без деформації значне навантаження. Клітини деревних рослин здебільшого знаходяться в здерев'янілому стані. Без здерев'яніння значної частини стебла – деревини навряд чи було б можливе існування таких гігантів рослинного світу, як австралійські евкалипти й американські секвої.

Другою видозміною клітковини є зкорковіння: відкладення жироподібної речовини *суберину* в оболонці клітин. Просочена суберином оболонка клітини робить її непроникною для води і газів, і така клітина дуже швидко відмирає. За здерев'яніння відмирання клітини відбувається не завжди.

Ослизнення оболонки клітини спостерігається рідше. Ослизнюється, наприклад, насіння льону, що проростає. Поверхня дуже багатьох водоростей покрита слизом. Крім цих нормальних



випадків ослизнення оболонки існують і патологічні. Таке утворення слизу – слизотеча у дерев спостерігається у разі зараження їх особливими бактеріальними організмами.

Крім скелетної клітковини, зустрічається ще живильна клітковина, що відкладається в запас у виді так званих геміцелюлоз, головним чином у насінні деяких рослин.

**Жири, або ліпіди** утворюються з вуглеводів. Рослинні олії, чи жири, є в першу чергу живильними запасами в насінні. Насіння соняшника, бавовнику, коноплі, льону, кунжуту, гірчиці, арахісу, сої, маку містять значну кількість олії. Насіння з великим вмістом олії звичайно містять мало крохмалю.

Жири зустрічаються й утворюються не тільки в насінні, де вони відкладаються в запас, але й в інших частинах вегетуючої рослини (листяках, стеблах, коренях). Звичайно тут вони містяться в порівняно невеликих кількостях. Можна відзначити, що там, де припиняються ростові процеси, завжди накопичуються в тих чи інших кількостях жири.

Жирні олії є складними ефірами гліцерину і жирних кислот. Під впливом лугів відбувається їхнє омилення з розпаданням на ці складові частини. У рослинах цю роль виконують особливі ферменти – *ліпази*.

Жири набагато бідніші киснем, ніж вуглеводи, тому вони і дають великий вихід енергії під час окиснення (дихання). Характерною реакцією на жири є фарбування їх в оранжево-червоний колір від спиртового розчину барвника Судану III чи в червоний – від шарлаху.

**Кутин, суберин та воски рослин.** Кутин та суберин представляють собою нерозчинні ліпідні полімери, в які занурені воски – складні ефіри високомолекулярних спиртів та жирних кислот. Кутин з воском утворює кутикулу. Між кутикулою та клітинною оболонкою може бути шар пектину.

Суберин за хімічною природою схожий на кутин. Входить до складу оболонок корка, листків злаків, клітинних стінках провідних пучків та поясках Каспарі клітин ендодерми.

**Органічні кислоти.** У клітинному соці деяких рослин, а також у соковитих плодах, що дозрівають, міститься значна кількість органічних кислот. Органічні кислоти зустрічаються в рослинах як у вільному стані, так і у вигляді солей. Утворення органічних кислот є однією з маловивчених глав рослинної біохімії. Усього ймовірноше, що кислоти виникають у результаті процесу розпаду цукрів тим же шляхом, яким йде перетворення цукрів під час бродіння і дихання. Очевидно, можливий і зворотний синтез вуглеводів з органічних кислот.

Процес утворення в рослинному організмі органічних кислот тісно пов'язаний з напрямком обміну речовин, з диханням та бродінням. Органічні кислоти синтезуються з тих проміжних продуктів, які утворюються під час розкладання цукрів. В. С. Буткевич, І. Кребс та інші вчені дослідили, що органічні кислоти

утворюються в рослинних клітинах з таких проміжних продуктів розкладання цукрів, як піровиноградна кислота, оцтовий альдегід тощо, особливо в умовах недостатньої кількості кисню. У таких умовах відбувається неповне окиснення і накопичення карбоксильних груп, що дають двохосновні кислоти.

**Алкалоїди** є азотвмісними ароматичними сполуками, широко розповсюдженими в рослинному світі. Ряд родин квіткових рослин характеризується наявністю цих речовин. Так, наприклад, вони дуже поширені у представників родини пасльонових, які містять отруйні для людини алкалоїди, що використовуються як лікарські речовини в медицині (атропін з беладони, нікотин з тютюну і т.д.). Багатий алкалоїдами звичайний мак, що дає ряд алкалоїдів, зокрема найбільш важливий з них – морфін. Довго в науці панувала думка, що алкалоїди являють собою продукти життєдіяльності, непотрібні для рослини. Однак, пізніше встановили їх значення для захисту рослин від поїдання тваринами, оскільки алкалоїди отруйні для тварин.

У роді тютюну містяться три алкалоїди – нікотин, норанікотин і анабазин. Різні види тютюну містять той чи інший з цих алкалоїдів.

**Ефірні олії.** Ефіроолійні рослини утворюють легколетючі речовини – ефірні олії, частина з яких використовується в медицині, а частина – у парфумерній промисловості. Для рослин ефірні олії, як правило, є сильними захисними засобами від шкідників.

**Фосфатиди** – речовини, що складаються із складних ефірів, гліцерину та жирних кислот. У молекулі фосфатидів є як кислоти, так і лужні групи. Вони відрізняються від справжніх ліпідів тим, що мають фосфорну кислоту та зв'язану з нею азотисту основу. До таких основ належить холін, що відіграє важливу роль у процесі обміну. У рослинах виявлені і такі фосфатиди, які не мають азотистої основи. Багато фосфатидів мають цукри, глюкозу, галактозу або пентозу. Наявність у молекулі фосфатидів гідрофільних залишків фосфорної кислоти та азотистих основ, а також гідрофобних залишків жирних кислот зумовлює їхню хімічну активність.

**Стериди** – складні ефіри жирних кислот та високомолекулярних циклічних спиртів, що є похідними фенатрену. Вони не розчиняються у воді, але добре розчиняються у спеціальних розчинниках; відіграють важливу роль у цитоплазмі і пов'язані з високоактивними речовинами – гормонами, вітамінами та іншими речовинами.

Згадані компоненти цитоплазми містяться в ній у складних сполуках. Утворення їх пов'язане зі зміною властивостей кожного компонента, як, наприклад, розчинності, хімічної активності, адсорбційної здатності тощо. Комплексні сполуки білків, жирів тощо з іншими як органічними, так і мінеральними речовинами мають важливе значення в життєдіяльності цитоплазми.

**Біокаталітичні системи клітин.** Для живої клітини характерний постійний обмін речовин. Він зумовлений рядом взаємозв'язаних реакцій, що каталізуються ферментами. Динаміка цих реакцій має послідовність, закономірність співвідношення

відповідних груп процесів, взаємну їх координацію, в яких вони здійснюються. Отже, окремі хімічні процеси, що відбуваються в живій цитоплазмі, відповідно пов'язані з зовнішнім середовищем та організмом, з одного боку, і багатьма каталізаторами та субстратами цитоплазми, з другого.

Ферменти, або ензими, – спеціалізовані каталізатори рослини, за допомогою яких здійснюється більшість біохімічних реакцій. Ферменти є каталізаторами, тобто прискорювачами хімічних реакцій, що відбуваються в організмі.

Відомо, що ряд реакцій у неорганічній природі протікає дуже повільно. Наприклад, водень і кисень укрив повільно з'єднуються один з одним. Для того щоб відбулася реакція й утворився гримучий газ, необхідно підвищити температуру, для чого суміш підпалюють. За таких умов відбувається вибух і утворюється вода.

Розкрити суть явищ життя та розробити різні способи керування життєвими процесами можна лише завдяки всебічному та глибокому дослідженню природи ферментів, їх структури, шляхів біосинтезу.

Ферменти характеризуються високою активністю, специфічністю каталітичної дії, високою лабільністю. Їхня дія залежить в основному від концентрації водневих іонів, температури оточення, окислювально-відновних реакцій, наявності домішок у середовищі тощо.

**Вітаміни.** Ці речовини відкрив у 1880 р. вітчизняний учений М. І. Лунін. Він показав, що білі миші добре росли і розвивалися, якщо їх годували коров'ячим молоком. Якщо ці ж миші одержували не молоко, а суміш окремих речовин, що входять у молоко: білок, жир, цукор і мінеральні солі, то вони порівняно швидко гинули. М. І. Лунін на підставі своїх дослідів зробив висновок, що для нормального розвитку тварин необхідні якісь невідомі речовини.

У 1912 р. польський учений К. Функ остаточно довів необхідність наявності незначної кількості деяких речовин для тваринного організму і назвав їх *вітамінами*, тобто амінами життя. Назва виявилася невдалою. Зараз, коли хімічний склад, вітамінів відомий, видно, що не усі вітаміни є амінами. Вітаміни мають неоднакову природу і порівняно невелику молекулярну масу, виявляють високу активність у незначних кількостях. Діяльність ферментів тісно пов'язана з вітамінами, причому багато вітамінів входить до їх складу. Вивчення вітамінів показало, що тваринний організм не здатний самостійно їх синтезувати і тому потребує запозичення вітамінів від рослин, у тваринному організмі вітаміни здійснюють іншу роль, ніж у рослині. Відсутність вітамінів у їжі призводить до хвороб.

У тілі більшості тварин і людини вітаміни не утворюються. Деякі вітаміни синтезуються лише у тварин. У рослинах можуть утворюватися сполуки, з яких у тварин синтезуються вітаміни. Такі сполуки дістали назву провітаміни.

Вітаміни поділяють на дві групи: розчинні в жирах і розчинні у воді.

До водорозчинних належать вітаміни групи В, вітамін РР, вітамін С, вітамін Р, параамінобензойна кислота, пантотенова кислота, фоліева кислота.

Водночас у рослинах утворюються речовини, що інактивують діяльність вітамінів, їхня дія на організм протилежна вітамінам.

**Вітаміни групи А.** Нестача їх є причиною ксерофтальмії та кератомалаяції – захворювання очей. Найкращий провітамін А – каротин, що перетворюється на вітамін А. Для людини основним джерелом вітаміну А є зелень – листя салату, шпинату, зелена цибуля, морква, помідори, яєчний жовток.

**Вітаміни групи D** називають кальціферолами. За умов нестачі цих вітамінів в їжі у людини розвивається рахіт, коли вміст солей кальцію і фосфору в кістках зменшується. Для лікування застосовують ультрафіолетові промені.

**Вітамін групи Е** – токоферол, антистерильний вітамін, за умов нестачі якого в кормах порушується статеві функція, а також обмін білків, ліпідів, вуглеводів. Багато токоферолів у зародках насіння.

**Вітаміни групи К** – це група антигеморагічних факторів, які потрібні для нормального зсідання крові. У зелених рослинах вітаміни групи К беруть участь у фотосинтетичному фосфорилуванні, вони проміжні переносники електронів.

**Вітаміни групи В. Вітамін В<sub>1</sub>** – аневрін, тіамін. За умов недостачі в їжі виникає хвороба поліневрит. Цю хворобу в країнах Південно-Східної Азії називають бері-бері. Вітамін В<sub>1</sub> синтезується у рослин і деяких мікробів і утворюється лише на світлі. За нестачі його в організмі перш за все порушується обмін вуглеводів.

**Вітамін В<sub>2</sub>** – рибофлавін. Цей вітамін жовтого кольору, синтезується в рослинах, деяких мікробів як на світлі, так і в темряві. Накопичується в наймолодших частинах рослин.

**Вітамін В<sub>6</sub>** – піридоксин. За нестачі його в їжі у тварин порушується біосинтез жирів і білковий обмін.

**Вітамін В<sub>12</sub>**. Синтезується в тілі цвільових грибів та мікробів. Нестача його спричинює зміни обміну білків, ліпідів та вуглеводів; спостерігається явище анемії.

**Вітамін РР** – нікотинова кислота. Його багато синтезується в проростаючому насінні, дріжджах, у висівках пшениці. За умов нестачі цього вітаміну в людини і деяких тварин виникає хвороба пелагра.

**Вітамін С** – аскорбінова кислота. За умов нестачі в їжі виникає хвороба цинга. Він синтезується у рослин і в більшості тварин.

**Вітамін Р** – цитрин. За недостачі його в їжі виникає ламкість судин та підвищена проникність капілярів. Його багато в плодах чорної смородини, у лимонах, чаї.

**Параамінобензойна кислота.** Сприяє росту і виживанню молодих тварин. Синтезується мікробами кишково-шлункового тракту, а також у рослинах.

**Пантотенова кислота.** Синтез цієї кислоти у рослинах відбувається під час фотосинтезу. Накопичується в молодих листках,

кінчиках кореня, висівках. У організмі тварин і людини не синтезується. Ця речовина входить до складу коферменту А, який каталізує багато реакцій.

**Фолієва кислота.** Бере участь у біосинтезі нуклеотидів, сприяє перенесенню залишків формальдегіду від однієї сполуки до іншої. Синтезується в рослинах і мікроорганізмах.

**Інозит.** Синтезується в зелених рослинах, його найбільше в незрілих плодах та насінні.

**Біотин.** Сприяє росту дріжджів та інших мікроорганізмів. Нестача його в їжі призводить до випадання волосся, пошкодження шкіри і нігтів.

Основна роль вітамінів в житті рослин заключається в їх участі в обміні речовин, передусім в їх зв'язку з багатьма ферментами.

**Глікозиди.** До глікозидів належить група органічних сполук, які найчастіше складаються з глюкози, сполученої із спиртами, альдегідами фенолами та ін. При гідролізі під дією ферментів та кислот глікозиди розкладаються на цукор і зв'язані з цим комплексом речовини, що називаються аглюконами. У чистому вигляді глікозиди – це кристалічні, а інколи аморфні речовини.

Глікозиди дуже поширені в рослинному світі. Вони накопичуються в запасуючих органах і властиві майже всім рослинам. Деякі глікозиди, наприклад *солянін*, що міститься в бульбах, насінні та пагонах картоплі, характеризуються токсичним впливом на тваринний організм. Глікозиди використовують у виготовленні ліків, фарб. Наприклад, глікозид *індикан* є джерелом для добування індиго. У таких рослинах, як сорго, вика, буркун тощо, накопичується багато глікозидів, тому вони отруйні для тварин.

Глікозид *амигдалін* накопичується в насінні сливи, абрикоса, вишні, персика, мигдалю тощо. У процесі гідролізу амигдалін розкладається на глюкозу, бензойний альдегід і синильну кислоту, від якої насіння має гіркий смак.

**Дубильні речовини.** У клітинному соці рослин є різноманітні дубильні речовини. У листках, стеблах, плодах і коренях рослин завжди є певна кількість цих речовин. Під дубильними речовинами розуміють збірну групу сполук, які мають властивість «дубити» шкіру, тобто утворювати нерозчинні у воді осаді з білком шкіри – *колагеном*. Такі ж осаді вони утворюють з желатином, клеєм та алкалоїдами. У розбавлених нейтральних або слабкокислих розчинах солей заліза вони дають сине або зелене забарвлення.

Дубильні речовини є майже в усіх рослинах. Їх знайдено навіть у складі тіла нижчих рослин – водоростей, а також у складі сланей лишайників та грибів. Найбільше дубильних речовин у дводольних рослинах. Дубильні речовини мають важливе значення в харчовій промисловості. Від них значною мірою залежить смак багатьох плодів і таких продуктів, як вино, чай, кава, какао та ін.

## Колоїдні властивості цитоплазми

Найважливішими властивостями цитоплазми є її в'язкість, еластичність, гідрофільність та ступінь дисперсності колоїдів, які до неї входять.

**В'язкість цитоплазми** коливається залежно від виду рослин, а також фаз розвитку. У деяких рослин вона перевищує в'язкість води, а у деяких досягає в'язкості гліцерину, яка перевищує в'язкість води у 87 разів. Точним методом визначення в'язкості цитоплазми є визначення шляху переміщення включень, які знаходяться в броунівському русі. Цей метод, однак, складний і не може застосовуватись для всіх об'єктів. Тому в фізіології рослин більш розповсюджені порівняльні методи оцінки в'язкості рослин, які носять відносний характер.

Для порівняльного вивчення відносної в'язкості цитоплазми використовують два метода – *центрифужний* та *плазмолітичний*.

Перший є більш достовірним, але може бути застосованим тільки до об'єктів або органів рослин, які мають в своїх клітинах хлоропласти. Частину листка або зріз центрифугують протягом декількох хвилин, а потім мікроскопічно встановлюють, чи змістились хлоропласти до одної зі стінок. Чим більше не зміщуються хлоропласти, тим більш в'язкою є цитоплазма даної рослини. Слід відмітити, що весь метод заснований на різниці в щільності цитоплазми та хлоропластів, які містять в собі крохмальні зерна і мають більшу щільність, ніж цитоплазма.

Плазмолітичний метод визначення в'язкості цитоплазми має ту перевагу, що він може бути застосований до будь-яких об'єктів, які не містять хлоропласти.

Найбільш точним варіантом плазмолітичного метода є варіант за часом плазмолізу, тобто за кількістю хвилин переходу ввігнутого плазмолізу в опуклий. Чим більше час плазмолізу, тим більше в'язкість цитоплазми. В'язкість цитоплазми у рослин закономірно змінюється в процесі онтогенезу. Найбільша – на початку розвитку рослин, вона збільшується до моменту утворення у рослин генеративних органів. У цей час, в період бутонізації та цвітіння, вона різко падає в листках та черешках, потім знову збільшується після цвітіння. Генеративні органи, які утворились, особливо їх покриви, відрізняються великою в'язкістю цитоплазми.

В'язкість цитоплазми та інтенсивність обміну знаходяться в тісному взаємозв'язку. За умов значного підвищення в'язкості обмін знижується, а за умов падіння – збільшується. В'язкість цитоплазми тісно пов'язана зі стійкістю рослин до високих та низьких температур. Більша в'язкість цитоплазми в значній мірі обумовлює високу жаростійкість рослини, тобто здатність виносити високу температуру – перегрів. Збільшити в'язкість цитоплазми можна, діючи на рослину солями кальцію. Солі кальцію знижують в'язкість цитоплазми. М. Г. Холодний (1933) показав, що, якщо тримати зрізи цибулі протягом декількох годин в слабких, гіпотонічних розчинах

хлористого кальцію, то в'язкість плазми значно збільшується. Хлористий калій, навпаки, викликає зниження в'язкості.

Особливо високою в'язкістю цитоплазми відрізняється сухе насіння. Тут цитоплазма має консистенцію студеня, майже вся вода знаходиться у зв'язаному колоїдами стані.

**Еластичність цитоплазми.** Іншою важливою властивістю цитоплазми є еластичність. Еластичністю тіла називається здатність повертатися у вихідне положення після деформації. Якщо взяти *мікроманіпулятор* та за його допомогою відтягнути цитоплазму клітини, то вона витягується у вигляді нитки. Відпустивши голку, цитоплазма знов займає вихідне положення. Таким чином, цитоплазма має еластичні властивості. Досліди показали, що у рослин, які ростуть в умовах меншого водопостачання, еластичність цитоплазми вище, іншими словами, чим вище еластичність, тим краще рослина переносить зневоднення. Еластичність цитоплазми під час цвітіння дещо знижується у більшості рослин, за виключенням деяких ксерофітів, у яких вона в цей період збільшується.

**Рух цитоплазми.** Одною з основних властивостей цитоплазми є здатність до руху. Вперше рух цитоплазми спостерігав італійський вчений Корті в 1774 році, коли саме поняття цитоплазми ще не існувало. У багатьох одноклітинних амебоїдних організмів спостерігається рух за допомогою псевдоподій, а також відбувається рух цитоплазми всередині тіла самої амеби. У багатоклітинних рослин рух цитоплазми спостерігається всередині клітин. Розрізняють декілька типів руху цитоплазми: *циркуляційний*, коли відбувається безперервний рух цитоплазми; *ковзаючий*, який характеризується переміщенням цитоплазми на невеликі відстані і помітний за переміщенням окремих гранул.

## **Поглинання і виділення речовин і енергії клітиною**

**Проникність** цитоплазми – одна з найважливіших її особливостей, яка регулює поглинання будь-яких речовин з навколишнього середовища, а також виділення назовні баластних речовин. Вона відіграє надзвичайно важливу роль у процесі живлення, водопостачання, накопичення запасних речовин тощо. Усі ці процеси регулюються вибірковою здатністю цитоплазми, особливо її граничними мембранами.

Питання проникності цитоплазми почали досліджувати давно, проте воно ще й досі остаточно не розроблене. Було висунуто багато гіпотез і теорій, які намагались пояснити це складне явище. Деякі вчені ототожнювали суто фізичні явища з життєвими процесами. Проте проникність цитоплазми тісно пов'язана з її життям і є найважливішим показником безперервного процесу обміну.

Ще Г. де Фріз, а потім Г. Дютроше, В. Пфедфер, Е. Овертон у своїх численних дослідженнях виявили багато фактів, які сприяли дослідженням явища проникності цитоплазми. В. Пфедфер довів, що в

розчині, відокремленому від іншого розчину перегородкою, проникною лише для розчинників, може виникати тиск, який набагато перевищує величини, про які зазначали інші вчені. Він перший дав фізіологічний аналіз явищ, пов'язаних з осмосом.

У цьому ж напрямі працювало багато інших учених, які запропонували свої теорії проникності цитоплазми. Серед цих теорій найбільший інтерес мають теорія М. Траубе, ліпоїдна теорія Е. Овертона та ін.

Ще в 1867 р. М. Траубе дійшов висновку, що є перегородки, які легко пропускають розчинник, але затримують розчинені речовини. Такі перегородки називають *натівпроникними*. Цієї теорії дотримувався і В. Рулянд, який вважав, що цитоплазма являє собою ультрафільтр. Таким чином, вона пропускає крізь себе лише дрібні частинки, а крупніші затримує. Згідно з В. Руляндом, недисоційовані молекули солей проникають у клітини легше, ніж дисоційовані, пояснюючи це тим, що вільні іони оточені товстим шаром молекул води, яка перешкоджає проникненню. Разом з тим він намагався з'ясувати причину затримки іонів усередині клітини. Вважав, що це явище можна пояснити їх електричним зарядом, в результаті чого виникає електричний потенціал, який затримує пересування частинок розчинених речовин.

Е. Овертон пояснив загальні особливості проникнення. Він дійшов висновку, що проникнення речовин у клітинний сік залежить від їх хімічної природи, причому здатність до проникнення зменшується зі збільшенням кількості гідроксильних груп у молекулі, а саме: легко проникають одноатомні спирти, двохатомні важче, ще важче гліцерини, а чотирьохатомний спирт проникає дуже повільно. Таким чином, Е. Овертон звернув увагу на те, що в цитоплазму легко проникають ті речовини, які розчиняються в жирах, інші речовини проникають важче або затримуються зовсім. Зважаючи на те, що цитоплазма є неоднорідною речовиною і має пограничні шари (плазмалему і тонопласт), саме ці шари насамперед зумовлюють ступінь проникнення речовин у цитоплазму. Е. Овертон намагався довести, що плазматичні перегородки складаються переважно з жирів або з жироподібних речовин, лецитину та інших ліпоїдів. Запропонована *ліпоїдна теорія* пояснює проникнення в клітину спиртів, ефірів, наркотиків та інших речовин, але вона не дає пояснення, чому так легко проникає в цитоплазму вода, яка в жирах не розчиняється, а деякі розчинені солі або цукри не проникають зовсім.

Наведені теорії в наш час мають лише науковий та історичний інтерес.

Вивчення осмотичних явищ, властивих живій цитоплазмі, з'ясувало, що вона характеризується одночасною проникністю і непроникністю. Саме у цьому яскраво виявляються протиріччя, характерні для живого організму. Найновіші дослідження разом з тим свідчать про те, що проникність цитоплазми для однієї речовини неоднакова навіть у межах одного організму. Це явище



залежить від умов росту, розвитку організму, від його стану, віку. Великий вплив на проникність цитоплазми мають такі фактори як температура, умови освітлення, аерація, умови ґрунтового живлення, водопостачання. Зміна відповідних умов існування спричинює зміни процесу проникнення, підвищуючи його рівень або навпаки. Проникність цитоплазми припиняється внаслідок її відмирання.

На проникність цитоплазми значно впливає характер розчинених солей навколишнього середовища. Наприклад, якщо занурювати клітини в розчини кальцію, то проникність цитоплазми зменшується. Якщо клітини занурюють в розчини солей таких одновалентних металів, як натрій, калій тощо, проникність цитоплазми, навпаки, збільшується. Впливаючи на живі клітини розчинами тих чи інших мінеральних солей, можна викликати зміни проникності цитоплазми клітини в складних умовах ґрунтового живлення, коли рослина накопичує переважно лише ті речовини, які відіграють важливу роль в процесі живлення і взагалі в процесі обміну речовин.

### **Механізми поглинання і виділення речовин клітиною**

Всі клітини відокремлені від довкілля плазматичною мембраною, проте клітини здатні регулювати не тільки кількість і тип речовин, які проходять через неї, а часто і напрямок їх руху. Для здійснення всіх процесів життєдіяльності в клітину із довкілля повинна надходити вода і поживні речовини. Вода бере участь в усіх реакціях обміну речовин і є найважливішою складовою частиною рослинної клітини. Надходження речовин в клітину, в цитоплазму відбувається кількома шляхами.

1. **Адсорбція** (від лат. *ad* – на, при і лат. *sorbeo* – поглинаю) – вибіркове поглинання речовини з газового чи рідкого середовища поверхневим шаром твердого тіла (адсорбенту) чи рідини. Компонент, що поглинається, який вміщується в суцільному середовищі (газі, рідині), називають адсорбтивом, а той що вміщується в адсорбенті – адсорбатом. Адсорбція може відбуватись на будь-якій межі розділу між двома будь-якими фазами. Розрізняють фізичну адсорбцію і хімічну (хемосорбцію).

*Фізична адсорбція* зумовлена електростатичними силами притягання частинок адсорбованої речовини до частинок адсорбенту.

За *хемосорбції* молекули поглинутої речовини вступають у хімічну реакцію з молекулами адсорбенту.

2. **Дифузія**. За умов температури вище абсолютного нуля всі молекули знаходяться в постійному неупорядкованому і спонтанному русі, що обумовлено їх власною кінетичною енергією. Хоча будь-яка молекула здатна рухатися в будь-якому напрямку, реальний потік молекул завжди здійснюється від молекул завжди спрямований від системи, яка володіє більшою вільною енергією, до системи з меншою вільною енергією. Вільною енергією називають

частину внутрішньої енергії системи, яка може бути використана на виконання роботи. Вільна енергія 1 моля речовини має назву *хімічний потенціал*. *Хімічний потенціал* – функція концентрації і є виміром енергії, яку дана речовина використовує на рух чи хімічні реакції. Чим вище концентрація даної речовини, тим вище її активність, а отже, і її хімічний потенціал. Завдяки постійному руху при змішуванні двох рідин або газів їх молекули рівномірно розподіляться по всьому доступному об'ємі. Цей процес поширення молекул і називають *дифузією*.

Дифузію можна визначити, як *рух молекул або іонів із області з високою концентрацією в область з низькою концентрацією, тобто як рух за градієнтом концентрації*. Дифузія – спонтанний процес, що зумовлює переміщення будь-якої речовини з однієї області в іншу, де концентрація даної речовини менша. Дифузійне переміщення речовини завжди відбувається в напрямку від більшого до меншого хімічного потенціалу. Реальна дифузія різних типів молекул або іонів може відбуватися одночасно в різних напрямках, причому кожен тип молекул рухається по своєму градієнту концентрацій. За умов рівних градієнтів концентрацій менші молекули і іони дифундують швидше від крупніших. Швидкість дифузії залежить від температури, природи речовин і різниці концентрацій.

Дифузію води в напрямку від свого більшого хімічного потенціалу до меншого називають *осмосом*.

**3. Активне перенесення молекул** здійснюється за рахунок енергії обміну речовин, що надходить у вигляді макроергічних зв'язків АТФ за участю фермента АТФ-ази, який розщеплює молекули АТФ і звільняє енергію. Згідно з теорією П. Беннет-Кларка, А. Л. Курсанова, У. Стейна та ін., іони, що надходять із навколишнього середовища у напівпроникну зону цитоплазми, зв'язуються спеціальними речовинами – переносниками, які виконують роль провідників іонів у внутрішні шари протопласту. У якості переносників часто виступають  $\alpha$ -кетоглутарова кислота та інші кетокислоти циклу Кребса, фосфоліпід лецитин тощо.

**4. Піноцитоз** (грец. *pino* – п'ю, усмоктую + *cytos* – посудина, емність, клітина) – процес поглинання клітиною різних субстратів, під час якого інвагінація її мембрани завершується утворенням піноцитарного пухирця (діаметр 200-700 нм) навколо поглиненого матеріалу. Піноцитоз є одним з основних механізмів проникнення речовин (макромолекул білків, ліпідів, глікопротеїдів) у клітину (ендоцитоз) і виділення їх із клітини (екзоцитоз). В одних випадках піноцитозні пухирці переміщуються в клітині з однієї її поверхні (напр. зовнішньої) до іншої (напр. внутрішньої), а їхній вміст виділяється в навколишнє середовище, в інших – вони залишаються в цитоплазмі й незабаром їх вміст зливається з лізосомами, піддаючись впливу їх ферментів. Тривалий час вважали, що піноцитоз характерний лише для тваринних клітин. Однак, відкриті факти проникнення макромолекулярних речовин, зокрема, РНК-ази в рослинну клітину.

---

## ТЕМА №3. ВОДООБМІН У РОСЛИН

---

Вода, її фізичні властивості і біохімічні функції  
Рослинна клітина як осмотична система  
Поняття про хімічний потенціал води і водний потенціал клітини  
Поглинання води рослинною клітиною  
Водний обмін у рослин. Механізм пересування води по рослині  
Водний баланс в рослинах. Транспірація  
Вплив зовнішніх умов на надходження води

### **Вода, її фізичні властивості і біохімічні функції**

Найважливішою, унікальною за властивостями речовиною нашої планети є вода. Адже саме завдяки їй на Землі є життя, в той час як на інших відомих сьогодні об'єктах Сонячної системи її немає. Вода і її властивості складають предмет вивчення цілої наукової дисципліни – *гідрології*.

**Кількість води на планеті.** Кількість води у всіх її агрегатних станах з урахуванням зв'язаної води в органічних сполуках, живих істотах, мінералах та інших елементах складає на планеті близько 75% від загальної планетарної маси.

Якщо враховувати тільки рідкий і твердий стан води, показник впаде до 70,8%. У різних частинах планети вода розподілена нерівномірно. Так, солоної води в океанах і морях, солончакових озерах на Землі – 360 млн. м<sup>3</sup>. Прісна вода розподілена нерівномірно: її в льодовиках Гренландії, Арктики, Антарктиди заковано в льоді 16,3 млн. м<sup>3</sup> у той час, як у прісних ріках, болотах і озерах зосереджено 5,3 млн. м<sup>3</sup>. Підземні води складають 100 млн. м<sup>3</sup>.

Саме тому космонавтам з далекого космічного простору видно Землю у формі кулі блакитного кольору з поодинокими краплянками суходолу. Вода і її властивості, знання особливостей будови є важливими елементами науки. Останнім часом людство починає відчувати явну нестачу прісної води.

**Склад води і будова молекули.** Молекула води складається з двох атомів водню і одного атома кисню, тому має емпіричну формулу H<sub>2</sub>O. У будові молекули води велику роль відіграють електрони обох елементів.

Кут між центром атома кисню і ядрами водню становить 104,5°. Довжина зв'язку O-H = 0,0957 нм. Молекула води побудована у формі тетраедра – атом кисню в центрі, а дві пари електронів його і два атоми водню навколо асиметрично. Якщо провести через центри ядер атомів лінії і з'єднати їх, то вийде тетраедрична геометрична форма.

Наявність електронних пар кисню, а також його більша в порівнянні з воднем спорідненість до електрона забезпечують формування в молекулі негативно зарядженого поля. На протипагу йому ядра водню утворюють позитивно заряджену частину з'єднання. Таким чином, виходить, що молекула води – *диполь*.

Однією із найважливіших особливостей води є здатність її молекул об'єднуватись у структурні агрегати завдяки утворенню зв'язків між різними полюсами диполів таким чином, що кожна молекула води поєднана з чотирма сусідніми молекулами води. Утворюються *асоціати*, які разом формують загальну *кристалічну ґратку*. Однак, водневі зв'язки під час руху молекул води швидко руйнуються. Одночасно з цим легко утворюються нові. Отже, окремі молекули води і асоціати перебувають у постійному рівноважному русі.

Це визначає фізичні властивості води, які залежать від будови молекули. Для живих істот ці особливості відіграють життєво важливу роль.



Рис. 112. Структура молекули води

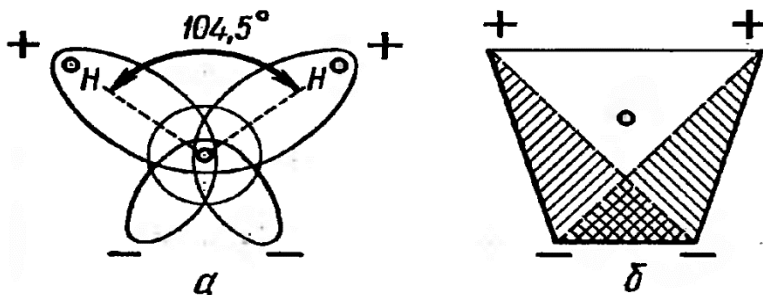


Рис. 113. Полярність молекули води

Завдяки полярності молекули води можуть асоціювати між собою. Позитивний заряд атома водню однієї молекули притягується до негативного заряду іншої. Це призводить до

виникнення водневих зв'язків. Завдяки наявності водневих зв'язків вода має певну впорядковану структуру. Кожна молекула води притягує до себе ще чотири молекули. Число асоційованих молекул може бути невизначено великим. У твердому стані (лід) всі молекули води з'єднані водневими зв'язками і організовані в правильні гексагональні структури. Під час нагрівання лід плавиться, і частково ці зв'язки розриваються. За температури 0°C розривається приблизно 15% водневих зв'язків. Навіть при нагріванні до 20°C залишаються непошкодженими 80% водневих зв'язків. У рідкій воді впорядковані ділянки чергуються з неупорядкованими – хаотично розподіленими молекулами. Завдяки цьому щільність води більше густини льоду. Крім того, під час плавлення льоду густина збільшується.

Зчеплення молекул води між собою – *когезія*, а також з іншими речовинами – *адгезія* має велике значення в процесі пересування води по рослині.

Висока прихована теплота випаровування води (за 20°C вона складає 586 кал/град) також обумовлюється наявністю водневих зв'язків. Для того, щоб у процесі випаровування стався відрив молекул від водної поверхні, необхідно витратити додаткову кількість енергії для розриву водневих зв'язків. Тому випаровування води рослиною (*транспірація*) супроводжується охолодженням транспіруючих органів. Зниження температури листя при транспірації має важливе фізіологічне значення.

**Основні фізичні властивості води.** До фізичних властивостей води належать будова кристалічної ґратки, температури кипіння і плавлення, особливі індивідуальні характеристики.

1. Будова кристалічної ґратки оксиду водню залежить від агрегатного стану. Він може бути твердим – лід, рідким – основна вода у звичайних умовах, газоподібним – водяна пара за умов підвищення температури води понад 100 °C. Красиві візерункові кристали формує лід. Кристалічна ґратка в цілому пухка, але з'єднання дуже міцне, щільність низька. Бачити її можна на прикладі сніжинок або морозних візерунків на склі. У звичайної води ґратка не має постійної форми, вона змінюється і переходить з одного стану в інший.

2. Молекула води в космічному просторі має правильну форму кулі. Однак під дією земної сили тяжіння вона спотворюється і в рідкому стані набуває форми судини.

Дипольна структура молекули води обумовлює такі її властивості: висока теплопровідність і теплоємність, яка простежується у швидкому нагріванні і тривалому охолодженні речовини, здатність орієнтувати навколо себе як іони, так і окремі електрони, сполуки. Це робить воду універсальним розчинником (як полярним, так і нейтральним). Вода має дуже високу теплоємність, тому поглинання або втрата значної кількості тепла тканинами рослин супроводжується порівняно невеликими коливаннями їх

температури. Це дозволяє рослинному організму сприймати коливання температури навколишнього середовища ніби в «пом'якшеному вигляді».

3. Склад води і будова молекули пояснюють здатність її утворювати множинні водневі зв'язки, в тому числі з іншими сполуками, що мають неподілені електронні пари (аміак, спирт та інші). Вода має високу розчинну здатність. У воді аніони і катіони будь-якої солі виявляються роз'єднаними. Гідратні оболонки, що оточують іони, обмежують їх взаємодію. Позитивно заряджені іони притягують полюс молекули води з негативно зарядженими атомами кисню, тоді як іони, що несуть негативний заряд, притягують полюс з позитивно зарядженими атомами водню. Одночасно порушується і структура самої води: чим більше іон, тим це порушення сильніше.

4. Температура кипіння рідкої води –  $100^{\circ}\text{C}$ , кристалізація настає за  $+4^{\circ}\text{C}$ . Нижче цього показника – лід. Якщо ж збільшувати тиск, то температура кипіння води різко зростає. Так, за високих атмосфер в ній можна розтопити свинець, але вода навіть не закипить (понад  $300^{\circ}\text{C}$ ).

5. Властивості води надзвичайно важливі для усіх живих істот. Наприклад, одне з найважливіших – поверхневий натяг. Це формування найтоншої захисної плівки на поверхні оксиду водню. Мова йде про воду в рідкому стані. Цю плівку розірвати механічним впливом дуже складно. Вченими встановлено, що знадобиться сила, рівна вазі в 100 тонн. Як її помітити? Плівка очевидна, коли вода капає з крана повільно. Видно, що вона немов в оболонці, яка розтягується до певної межі і ваги і відривається у вигляді круглої крапельки, злегка спотвореної силою тяжіння. Завдяки поверхневому натягу багато предметів можуть перебувати на поверхні води. Комахи, які мають особливі пристосування, можуть вільно пересуватися по ній.

6. Вода і її властивості аномальні і унікальні. За органолептичними показниками вода – безбарвна рідина без смаку і запаху. Те, що ми називаємо смаком води, обумовлено розчиненими в ній мінералами та іншими компонентами.

7. Електропровідність оксиду водню в рідкому стані залежить від того, скільки і яких солей в ньому розчинені. Дистильована вода, яка не містить ніяких домішок, електричний струм не проводить.

Лід – це особливий стан води. У структурі цього її стану молекули пов'язані один з одним водневими зв'язками і формують красиву кристалічну ґратку. Але вона досить нестійка і легко може розколотися, розтанути, тобто деформуватися. Між молекулами зберігається безліч порожнеч, розміри яких перевищують розміри самих частинок. Завдяки цьому щільність льоду менше, ніж рідкого оксиду водню.

Це має велике значення для річок, озер та інших прісних водойм. Адже в зимовий період вода в них не замерзає повністю, а лише покривається щільною кіркою більш легкого льоду, що спливає

наверх. Якби ця властивість не була характерна для твердого стану оксиду водню, то водойми промерзли б наскрізь. Життя під водою була б неможливе.

Крім того, твердий стан води має велике значення як джерело величезної кількості питних прісних запасів. Це льодовики.

Особливою властивістю води можна назвати явище потрійної точки. Це такий стан, коли лід, пара і рідина можуть існувати одночасно. Для цього потрібні такі умови: високий тиск – 610 Па; температура 0,01°C.

Показник прозорості води варіюється залежно від сторонніх домішок. Рідина може бути повністю прозорою, опалесцентною, каламутною. Вода поглинає промені жовтого і червоного кольорів сонячного спектру, глибоко у воді проникають промені фіолетові.

**Хімічні властивості.** Вода і її хімічні властивості – важливий інструмент в розумінні багатьох процесів життєдіяльності організмів. Серед них можна назвати наступні.

1. Жорсткість. Ця властивість обумовлюється наявністю солей кальцію і магнію, їх іонів у розчині. Виділяють *постійну* жорсткість, обумовлену наявністю солей металів: хлоридів, сульфатів, сульфідів, нітратів та *тимчасову*, обумовлену гідрокарбонатами, яка усувається кип'ятінням. Часто воду перед використанням пом'якшують хімічним шляхом для кращої якості.

2. Мінералізація. Властивість, заснована на дипольному моменті оксиду водню. Завдяки його наявності молекули здатні приєднувати до себе безліч інших речовин, іонів і утримувати їх. Так формуються асоціати, клатрати та інші об'єднання.

3. Окисно-відновні властивості. Як універсальний розчинник, каталізатор, асоціат, вода здатна взаємодіяти з безліччю простих і складних сполук. З одними вона виступає в ролі окислювача, з іншими – відновника. Як відновник реагує з галогенами, солями, деякими менш активними металами, з багатьма органічними речовинами. Останні перетворення вивчає органічна хімія. Вода і її властивості, зокрема, хімічні, показують, наскільки вона універсальна і унікальна. Як окислювач вона вступає в реакції з активними металами, деякими бінарними солями, багатьма органічними сполуками, вуглецем, метаном. Взагалі хімічні реакції за участю даної речовини потребують підбору певних умов. Саме від них і буде залежати результат реакції.

4. Біохімічні властивості. Вода є невід'ємною частиною всіх біохімічних процесів організму, будучи розчинником, каталізатором і середовищем.

5. Взаємодія з газами з утворенням клатратів. Звичайна рідка вода може поглинати навіть неактивні хімічно газу і розташовувати їх всередині порожнин між молекулами внутрішньої структури. Такі сполуки прийнято називати **клатратами**.

6. Із багатьма металами оксид водню формує **кристалогідрати**, у складі яких він включений в незмінному вигляді. Наприклад, мідний купорос ( $\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$ ), а також звичайні гідрати ( $\text{NaOH} \times \text{H}_2\text{O}$  та інші).

7. Для води характерні реакції з'єднання, за яких відбувається утворення нових класів речовин (кислот, лугів). Вони не є окисно-відновними.

8. Електроліз. Під дією електричного струму молекула розкладається на складові гази – водень і кисень. Один із способів отримання їх в лабораторії та промисловості.

З точки зору теорії Льюїса вода – це слабка кислота і слабка основа одночасно (амфоліт). Тобто можна сказати про таку собі амфотерність в її хімічних властивостях.

**Біологічне значення води.** Складно переоцінити те значення, яке має оксид водню для всього живого. Адже вода і є саме джерело життя. Відомо, що без неї людина не змогла б прожити і тижня. Вода, її властивості і значення просто колосальні.

1. Це універсальний, тобто здатний розчиняти і органічні, і неорганічні сполуки, розчинник, діючий в живих системах. Саме тому вода – джерело і середовище для протікання всіх каталітичних біохімічних перетворень, з формуванням складних життєво важливих комплексних сполук.

2. Здатність утворювати водневі зв'язки робить дану речовину універсальним в витримуванні температур без зміни агрегатного стану. Якби це було не так, то за найменшого зниження градусів вона перетворювалася б у лід всередині живих істот, викликаючи загибель клітин.

3. Для людини вода – джерело всіх основних побутових благ від приготування їжі до гігієнічних потреб.

4. Промислові заводи (хімічні, текстильні, машинобудівні, харчові, нафтопереробні та інші) не зуміли б здійснювати свою роботу без участі оксиду водню.

5. Здавна вважалося, що вода – це джерело здоров'я. Вона застосовувалася і застосовується сьогодні як лікувальна речовина.

6. Рослини використовують її як основне джерело живлення, оскільки за рахунок води вони продукують кисень – газ, завдяки якому існує життя на нашій планеті.

**Поняття про важкі води.** У природі оксид водню існує у вигляді суміші ізотопів. Це пов'язано з тим, що водень формує три види ізотопів: протій  $^1\text{H}$ , дейтерій  $^2\text{H}$ , тритій  $^3\text{H}$ . Кисень, у свою чергу, також не відстає і утворює три стійкі форми:  $^{16}\text{O}$ ,  $^{17}\text{O}$ ,  $^{18}\text{O}$ . Саме завдяки цьому існує не просто звичайна протієва вода складу  $\text{H}_2\text{O}$  ( $^1\text{H}$  і  $^{16}\text{O}$ ), але ще й дейтерієва, і тритієва.

Найбільш стійка за структурою і формою саме дейтерієва ( $^2\text{H}$ ), яка включається до складу практично всіх природних вод, але в малій кількості. Саме її називають важкою. Вона дещо відрізняється від звичайної або легкої за всіма показниками.

Важка вода і її властивості характеризуються декількома пунктами:

- кристалізується за температури  $3,82\text{ }^\circ\text{C}$ ;
- кипіння спостерігається за  $101,42\text{ }^\circ\text{C}$ ;
- щільність становить  $1,1059\text{ г/см}^3$



- як розчинник в кілька разів гірше легкої води;
- має хімічну формулу  $D_2O$ .

Під час проведення дослідів, що показують вплив подібної води на живі системи, було встановлено, що жити в ній здатні лише деякі види бактерій. Для пристосування та акліматизації колоніям потрібен час. Але, пристосувавшись, вони повністю відновили всі життєво важливі функції (розмноження, живлення). Крім того, стали дуже стійкі до впливу радіоактивного випромінювання. Досліди на жабах і рибах позитивного результату не дали.

Сучасні області застосування дейтерію і ним утвореної важкої води – атомна і ядерна енергетика. Отримати в лабораторних умовах таку воду можна за допомогою електролізу звичайної води – вона утворюється як побічний продукт. Сам дейтерій формується під час багаторазових перегонів водню в спеціальних пристроях. Застосування його засновано на здатності уповільнювати нейтронні синтети і протонні реакції. Саме важка вода та ізотопи водню – основа для створення ядерної та водневої бомби.

Досліди на застосуванні дейтерієвої води людьми в невеликих кількостях показали, що затримується вона недовго – повне виведення спостерігається через два тижні. Вживати її в якості джерела вологи для життя не можна, однак технічне значення просто величезне.

#### **Стан і фракційний склад внутрішньоклітинної води.**

**Гідратація. Гідратація** – взаємодія води з хімічними сполуками. У клітині вода перебуває у різних станах. Іони, що знаходяться в клітині, взаємодіють з молекулами води. В результаті відбувається орієнтація диполів води у електричному полі іона. Одні іони підвищують швидкість руху молекул води (іони калію, цезію, аміаку, хлору, йоду, нітритів), це називається *від'ємна гідратація*. Інші іони (натрію, кальцію, магнію, сульфїти) знижують швидкість руху молекул води. Це – *позитивна гідратація*. У цьому випадку катіони взаємодіють з від'ємнозарядженими атомами кисню, а аніони – з позитивно зарядженими іонами водню  $H^+$  диполя води. Така екранізація полів іонів знижує активність взаємодії між ними. Саме ця властивість створює молекулярні умови гідратації. Гідратація молекул високополімерних речовин має дві форми: *іонну* та *електронейтральну*. Ця гідратація обумовлена електростатичним тяжінням молекул води. *Іонна гідратація* молекул викликає взаємодію молекул води з групами: –  $COO^-$ ,  $NH_3$ , а *електронейтральна гідратація* зв'язує молекули води з гетерополярними групами: –  $COOH$ , –  $OH$ , –  $CHO$ ,  $NH_2$ .

У цитоплазмі клітин відбувається гідратація як низькомолекулярних, так і високомолекулярних сполук. Вода, зв'язана з низькомолекулярними речовинами, називається *осмотично зв'язаною* водою. А у клітинних стінках, провідних судинах знаходиться *катільарно зв'язана* вода. Структурно зв'язана, або іммобілізована, вода – це механічний захват води у процесі конфірмаційних змін молекул. Така вода зберігає властивості чистої

води. Її фізіологічна роль маловивчена. Осмотично зв'язана вода бере активну участь у фізіологічних процесах.

Встановлено, що вуглеводи, амінокислоти, ліпіди та інші сполуки по-різному гідратують у цитоплазмі.

### **Рослинна клітина як осмотична система**

Поглинання води із зовнішнього середовища – обов'язкова умова існування рослинного організму. Щоб зрозуміти, як підтримується водний режим рослини, потрібно насамперед розібратися в таких фізичних процесах, як осмос і дифузія. Дифузію можна визначити як рух молекул чи іонів з області з високої концентрації в область із нижчою концентрацією, – іншими словами, як рух за градієнтом концентрацій. Дифузія пов'язана з безладним і спонтанним тепловим рухом окремих молекул чи іонів і може йти одночасно в різних напрямках. Наявність у клітинах мембран з вибірковою проникністю, а саме – плазмалемми і тонопласту, є перешкодою для деяких речовин, ускладнює процеси дифузії. Стосовно води, у цьому випадку, говорять про особливий вид дифузії – осмос.

**Осмос** (від грецьк. *ōsmos* – *поштовх, тиск*) – це однобічна дифузія молекул води через напівпроникну мембрану з ділянки з низькою концентрацією розчиненої речовини в ділянки з більшою концентрацією. Осмос обумовлений прагненням системи до термодинамічної рівноваги і вирівнювання концентрацій розчину з обох сторін мембрани. Таким чином, будь-яка осмотична система припускає наявність мембрани, проникної у першу чергу для молекул води (розчинника і двох розчинів різної концентрації, розділених цією мембраною). Розчин з більшою концентрацією стосовно розчину з меншою концентрацією є **гіпертонічним**, а розчин з меншою концентрацією стосовно розчину з більшою концентрацією розчиненої речовини – **гіпотонічним**. У цих умовах буде спостерігатися реальне переміщення молекул води через мембрану з гіпотонічного розчину в гіпертонічний шляхом осмосу. Це відбувається доти, доки не наступить рівновага, і розчини стануть **ізотонічними** (рівними за концентрацією).

Ідеальна напівпроникна мембрана пропускає молекули води і не пропускає молекули розчиненої речовини. Природу осмосу вивчали французький фізіолог Г. Дютроше (1826 р.), який сконструював перший осмометр (міхур з пергаменту чи тваринний міхур) та В. Пфєффер, який назвав свій осмометр «штучною клітиною». Основою її послужила порцелянова посудина, яка заповнювалась розчином жовтої кров'яної солі, і поміщалась в розчин сірчанокислої міді. У процесі взаємодії цих речовин в порах посудини утворювалась желеподібна маса заліzosинеродистої міді, яка служила напівпроникною мембраною. Поступання води в таку осмотично замкнуту систему призводить до збільшення об'єму рідини і підняття її рівня в манометричній трубці до того часу, поки

гідростатичний тиск стовпа рідини не підвищиться настільки, щоб перешкодити подальшому збільшенню об'єму розчину.

Явище осмосу характеризується **осмотичним тиском (P)** – це такий гідростатичний тиск, який потрібно прикласти до розчину з більшою концентрацією, щоб запобігти осмотичному надходженню в нього води. Чим вища концентрація розчину, тим вищий його осмотичний тиск. Виміряти його як реальний тиск можна тільки у приладі, який називають осмометром. У звичайних умовах осмотичний тиск розчину – це потенційний тиск, тому замість терміну «осмотичний тиск» часто вживають термін *осмотичний потенціал*.

Вант-Гофф показав, що осмотичні закони відповідають газовим законам Бойля-Маріотта. Отже, осмотичний тиск прямо пропорційний молярній концентрації розчину. Осмотичний тиск підпорядковується також закону Гей-Люсака, тобто зростає з підвищенням температури.

Формула для визначення величини осмотичного тиску:

$\pi^* = R \times T \times C_i$ , де:

$\pi^*$  – осмотичний тиск (атм.);

R – постійна газова стала, яка дорівнює 0,0821 л атм./град.моль;

T – абсолютна температура ( $273\text{e} + \text{tC}$ );

C – концентрація в молях;

i – ізотонічний коефіцієнт, який дорівнює  $1+i(n-1)$ , де 1 – ступінь електrolітичної дисоціації, n – число іонів, на які розпадається молекула електrolіта. Для неелектrolітів i = 1.

Величину осмотичного тиску можна вимірювати різними методами. Найдоступніший – *плазмолітичний* (знаходження концентрації ізотонічного розчину), *кріоскопічний* (зниження точки замерзання чи підвищення точки кипіння, що мають вищі концентрації). Визначення осмотичного тиску може бути засновано і на прямому визначенні концентрації клітинного соку (за допомогою ФЕКа).

Величина осмотичного тиску клітинного соку різних рослин неоднакова. Вона змінюється в широких межах: у наземних рослин – від 5 до 10 атм., у водяних – від 1 до 3 атм. У рослин-галофітів, що розвиваються на засолених ґрунтах, осмотичний тиск сягає 60-80, а іноді і 100 атм. Звичайно величина осмотичного тиску більша у дрібних клітин, встановлені певні градієнти осмотичного тиску в межах однієї тканини. Так, в тканинах стебла осмотичний тиск зростає від периферії до центру і від основи до верхівки. В корені осмотичний тиск, навпаки, поступово знижується від основи до верхівки. Осмотичний тиск різний у різних життєвих форм. У деревних порід він вищий, ніж у кущів, а у кущів вищий, ніж у трав'янистих рослин. Різні екологічні групи розрізняються також за величиною осмотичного тиску. Особливе значення має постачання води. У рослин пустель осмотичний тиск більший, ніж у степових. У степових – більший, ніж у лучних. Ще менший осмотичний тиск у рослин болотних і водних місцезростань. У світлолюбивих рослин осмотичний тиск більший, ніж у тіневитривалих.

*Рослинна клітина являє собою осмотичну систему.* Клітинна стінка звичайно повністю проникна для речовин, що знаходяться в розчині, отже, її не можна назвати осмотичним бар'єром. У клітині знаходиться велика центральна вакуоля, вміст якої (клітинний сік) сприяє підтриманню осмотичного тиску в клітині. Дві дуже важливі мембрани – це плазмалема і тонопласт. У своєму впливі на водний режим рослин плазмолітична мембрана, цитоплазма і тонопласт виступають як єдине ціле – діють як одна напівпроникна мембрана. Візуальним підтвердженням напівпроникних властивостей клітинних мембран є явище *плазмолізу*. Якщо клітина знаходиться в контакті з гіпертонічним розчином, тобто розчином, концентрація якого вища, ніж концентрація клітинного соку, вода починає виходити з неї. Спочатку втрачається вода цитоплазми, а потім через тонопласт виходить вода і з вакуолі. Протопласт, тобто живий вміст клітини, зморщується і в кінці кінців відстає від клітинної стінки. Цей процес називають *плазмолізом*, а клітину – *плазмолізованою*. Вода виходить з протопласта до тих пір, поки його вміст не набуває такої концентрації, як оточуючий розчин.

Розрізняють різні *форми плазмолізу*: початковий або кутовий, ввігнутий, опуклий. За невисокої в'язкості цитоплазми звичайно спостерігається *опуклий* плазмоліз, за високої – *увігнутий*. Крім цих видів можуть бути *спазматичний* і *ковпачковий* плазмолізи. Вони спостерігаються в клітинах, що мають дуже високу в'язкість цитоплазми, а також при дії іонів літію, натрію, калію. Процес плазмолізу звичайно оборотний, клітина не одержує ніяких стійких пошкоджень. Якщо плазмолізовану клітину помістити в чисту воду або в гіпотонічний розчин (його концентрація нижча від концентрації внутрішнього вмісту клітини), то вода почне надходити в клітину. Явище відновлення первинного стану протопласта, що був порушений плазмолізом, називають *деплазмолізом*. У цьому разі кількість води в клітині збільшується, об'єм вакуолі зростає, клітинний сік тисне на цитоплазму і притискає її до клітинної оболонки. Під впливом внутрішнього тиску клітинна оболонка розтягується, в результаті клітина переходить в напружений стан – *тургор*. Явище плазмолізу показує, що клітина жива і протоплазма зберегла напівпроникність. В умовах водного дефіциту в молодих тканинах різке посилення втрати води, наприклад під час суховіїв, може призводити до того, що протопласти, швидко зменшуючись в об'ємі, не відділяються від клітинних стінок, а тягнуть їх за собою. Клітини і тканини стискаються. Це явище *циторизи*.

Величина осмотичного тиску має велике значення для визначення сили, яка викликає надходження води в клітину. Під час надходження в клітину води в ній розвивається гідростатичний тиск, який заставляє плазмалеми притискатись до клітинної оболонки. Його називають *тургорним тиском (Т)*. Клітинна оболонка розтягується і в свою чергу чинить протитиск. Завдяки обмеженій розтяжності клітинної оболонки настає такий момент, коли тиск

оболонки цілком урівноважить силу осмотичного надходження води. При цьому  $P = \pi^*$ , це напружений (*тургорний*) стан клітини. Однак в наземних рослин такий стан насичення дуже рідкий. У звичайних умовах осмотичний тиск не зрівноважений повністю протитиском клітинної оболонки. Різниця між осмотичним тиском і протитиском визначає **всисну силу ( $S$ )** – це сила з якою клітина поглинає воду. Саме всисна сила визначає надходження води в клітину:  $S = \pi^* - P$ .

В умовах різної оводненості клітини співвідношення між компонентами цього рівняння змінюються. Коли клітина повністю насичена водою (*тургесцентна*) її всисна сила  $S = 0$ , а отже,  $P = \pi^*$ . Якщо вміст води в клітині знижується, то знижується тургорний тиск, осмотичний тиск росте (або збільшується концентрація клітинного соку), а отже і зростає величина всисної сили. Нарешті, коли клітина входить в плазмолізований стан (опуклий плазмоліз), то тургорний тиск  $P = 0$  (оскільки протопласт цілком відстав від клітинної оболонки і не тисне на неї), а осмотичний тиск дорівнює всисній силі  $P = \pi^*$  і вони є максимальними.

### **Поняття про хімічний потенціал води і водний потенціал клітини**

Вивчаючи осмотичні явища, користуються наступними поняттями.

**Хімічний потенціал** – це енергетичний рівень молекул даної речовини, який виражається в швидкості їх дифузій.

**Водний потенціал** – це здатність води в даній системі здійснювати роботу в порівнянні з тією роботою, яку б здійснювала чиста вода. Найвища величина водного потенціалу – у хімічно чистій воді. Ця величина умовно прийнята за нуль. Через це водний потенціал будь-якого розчину в біологічних рідинах має від'ємне значення.

**Осмотичний потенціал** – це компонент водного потенціалу, що визначається наявністю розчиненої речовини. Надходження води в розчин через напівпроникну мембрану обумовлюється різницею між вільною енергією чистої води та розчину і відбувається за градієнтом вільної енергії води чи за градієнтом водного потенціалу. Осмотичний тиск розчину рівний тому тиску, який треба прикласти до системи, щоб припинити надходження в неї води.

Термодинамічний (енергетичний) стан рослини залежить від вологості ґрунту і мінерального живлення. За однакової вологості, але за умов різного мінерального живлення рослини мають різний енергетичний стан. Величина хімічного потенціалу і водного потенціалу рослини дає можливість судити про термодинамічний стан води.

Хімічний потенціал, або вільна енергія – це є здатність перетворитися на роботу. Розглянемо II закон термодинаміки у данному питанні.

Будь-яка система характеризується певною кількістю енергії, яка залежить від її внутрішнього стану. Це так звана внутрішня енергія –  $U$ . Умовно її можна поділити на вільну –  $F$  та зв'язану –  $ST$ , яка визначається ентропією  $S$  та абсолютною температурою. Вільну енергію можна представити рівнянням

$$F = U - ST,$$

тобто кількість вільної енергії завжди менша внутрішньої на деяку величину  $ST$ . Молекули, що входять до складу речовин, володіють кінетичною енергією, яка і визначає вільну енергію, або хімічний потенціал.

За умов ізотермічного переходу (процеси за умов постійної температури) в системі із стану, в якому вільна енергія має значення  $F_1$  у стан зі значенням  $F_2$  системою здійснюється макроскопічна робота :

$$A \leq F_1 - F_2$$

(знак нерівності відноситься до незворотніх процесів. Знак рівності – до зворотніх). За різницею вільної енергії двох станів системи можна передбачати направлення даної реакції, а також кількість енергії, необхідної для перетворення даних реагентів у продукти або кількість енергії, яка звільняється.

Хімічний потенціал – величина, подібна до температури і тиску. Різниця між хімічним потенціалом у двох його фазах визначає напрям, в якому речовина буде спонтанно дифундувати, так само, як різниця температур визначає напрям потоків тепла.

Зміни відбуваються в напрямку зменшення вільної енергії системи. Тому хімічний потенціал можна використовувати для встановлення, чи знаходиться дана речовина у рівновазі по обидві сторони будь-якого бар'єру чи слід очікувати його спонтанні рухи з одного боку в інший. Хімічний потенціал також може бути використаний для передбачення напряму загального руху і рушійної сили, що впливає на будь-яку речовину, яка має різні хімічні потенціали по обидва боки бар'єру.

Отже, хімічний потенціал – чинник, що визначає рух води і розчинених в ній речовин в рослинному організмі і ґрунті. Хімічний потенціал (величина вільної енергії) – це кількість енергії на одиницю кількості речовини, виражена у Дж/Моль. Визначають за рівнянням:

$$\mu = \mu^0 + RT \ln P/P_0,$$

де  $\mu$  – хімічний потенціал води в системі;

$\mu^0$  – хімічний потенціал води в стандартному стані – чистій воді за активності, що дорівнює одиниці, коли концентрація води дорівнює 55,6 Моль за умов температури системи і тиску 1 атм ( $1,01325 \times 10^5$  Па), коли тиск пари дорівнює  $P_0$ ;

$P$  – тиск пари в системі;

R – коефіцієнт пропорційності, що дорівнює газовій сталій константі (універсальна газова стала константа) – 0, 0821;

T – абсолютна температура;

Зменшення енергії води за умов зміни хімічного потенціалу від значення  $\mu^0$  до значення  $\mu$  визначається наступним чином:

$$\mu - \mu^0 = -RT \ln P / P_0 \quad \text{або} \quad \mu - \mu^0 = RT (P - P_0) / P_0$$

тобто, зниження енергії за умов даної температури приблизно пропорційне зниженню тиску пари. На основі цього можна вважати, що відносний тиск пари над системою, яка містить воду, можна використовувати в якості відносної міри хімічного потенціалу води. Різниця у величині  $\mu - \mu^0$  в одній із точок системи порівняно з іншою вказує, що вода не знаходиться в стані рівноваги, вона завжди прагнучиме перетікати в область більш низького значення від  $\mu^0$  до  $\mu$  і виражає істинну здатність води виконувати роботу в даній точці системи порівняно з чистою водою при атмосферному тиску і температурі даної системи.

Різницю  $\mu - \mu^0$  інакше ще називають *водним потенціалом* та визначають рівнянням

$$\Psi = \mu - \mu^0 / \tilde{V},$$

де  $\tilde{V}$  – парціальний молекулярний об'єм речовини  $\text{См}^3 / \text{Моль}$

Інакше ще водний потенціал називають *дефіцитом тиску* або *всисною силою*.

Хімічний потенціал води зменшується зі зниженням концентрації води. Концентрація або молярна частина води стає меншою внаслідок заміщення молекул води розчиненими речовинами. Розчинені речовини зменшують активність води і призводять до виникнення в розчині осмотичного тиску (P).

Здатність виконувати роботу у воді знижується в міру збільшення концентрації розчину, тому що у разі гідратації іонів чи молекул ступінь свободи молекул води і їх активність зменшуються. Умовно прийнято вважати, що за звичайного атмосферного тиску водяний потенціал хімічно чистої води дорівнює нулю. Отже, усі розчини будуть мати нижчий водний потенціал, і величина  $\psi$  буде негативною. Тепер поняття “осмос” можна визначити по-іншому: це переміщення молекул води через напівпроникну мембрану, спрямоване з ділянки з вищим водним потенціалом в ділянку з нижчим водним потенціалом.

За умов нормального атмосферного тиску водний потенціал розчину звичайно визначають за осмотичним потенціалом і виражають в одиницях тиску:  $\psi_{\text{вод. розчину}} = - \psi_{\text{осм. розчину}}$ .

Таким чином, дану величину можна розглядати як прагнення води залишити дану систему, і чим вищий буде водний потенціал, тим більше буде це прагнення. Це дозволяє оцінити не тільки переміщення води з однієї клітини в іншу, але, наприклад, і з ґрунту в корінь, з листка в атмосферу чи з ґрунту в атмосферу. Можна сказати, що через рослини вода просувається по безупинному градієнту водного потенціалу від ґрунту до атмосфери.

**Використання осмотичних показників в екології.** Знання осмотичного потенціалу необхідне при проведенні різноманітних екологічних досліджень. За ним роблять висновок про здатність рослин поглинати воду із ґрунту та утримувати її незалежно від впливу умов довкілля. Осмотичний потенціал коливається в межах від 0,5 до 20 МПа. У водних рослин він найменший і досягає 0,1 МПа, а в багатьох галофітів до 20 МПа. У мезофітів осмотичний потенціал коливається від 0,5 до 3 МПа. Слід пам'ятати, що під впливом різноманітних факторів його величина може змінюватись навіть в сусідніх клітинах однієї тканини. В тканинах стебла від'ємний осмотичний потенціал зростає в напрямку від периферії до центру та від основи до верхівки, тоді як в корені, навпаки, поступово знижується від основи до верхівки. У ксилемі та флоемі його величина досить низька (0,1-0,15 МПа), а в листках – 1-1,8 МПа. Різні екологічні групи рослин відрізняються за величиною осмотичного потенціалу, тому цей параметр можна розглядати як одну з характеристик певного виду рослин в екологічних дослідженнях. У рослин пустель він більш від'ємний, ніж у степових, тоді як у останніх він більш від'ємний, ніж у лучних або водяних рослин.

Визначення осмотичного потенціалу можна проводити шляхом визначення концентрації клітинного соку. Осмотична концентрація вакуолярного соку для клітин кореня становить 0,3-1,2 МПа, а для клітин надземних органів 1,0-2,6 МПа. Це обумовлює існування вертикального градієнта осмотичної концентрації і всисної сили від кореня до листків.

### **Поглинання води рослинною клітиною**

Осмотичними показниками рослинної клітини є Р,Т,S (осмотичний тиск, тургорний тиск і сисна (всмоктувальна) сила).

У природних умовах стан повного насичення клітин водою властивий тільки водяним рослинам. Рослинам, що розвиваються в надземних умовах і витрачають безперервно значну кількість води внаслідок випаровування, стан повного насичення водою не властивий. У таких рослин осмотичний тиск клітинного соку буде більший, ніж зовнішнього розчину. Співвідношення між осмотичним тиском і тургорним має такий вигляд:

$$P = T + S; S = P - T.$$

Осмотичний тиск дорівнює тургорному тиску разом з величиною S, що має назву всмоктувальної сили. Таким чином, всмоктувальною силою називається величина, яка показує різницю між осмотичним і тургорним тиском. Вона визначається співвідношенням між концентрацією розчинів усередині клітини та ззовні. Отже, **надходження води в клітину зумовлюється не абсолютною величиною осмотичного тиску, а всмоктувальною силою.**

Величина всмоктувальної сили залежить від того, в якій мірі клітина не насичена водою.



Максимальна всмоктувальна сила властива клітинам, в яких цитоплазма перебуває в стані плазмолізу. Для кожної клітини величина всмоктувальної сили змінюється залежно від того, в якій мірі відбувається процес випаровування, як саме змінюється водний режим рослини. Всмоктувальна сила може бути показником поглинання води рослиною. А. Уршпрунг, В. М. Арциховський та ін. розробили методи визначення поглинання води рослиною. Так, Уршпрунг для визначення величини всмоктувальної сили запропонував стежити за зміною об'єму клітини у смужках, вирізаних з будь-якого органу рослини, а найкраще з листка. Такі смужки занурюють у розчин нейтральних і нешкідливих речовин різної концентрації, наприклад, розчини сахарози, та встановлюють зміни розмірів смужок. Величину всмоктувальної сили визначають в атмосферах.

За А. М. Арциховським вимірюють зміни концентрації тих розчинів, в які занурені шматочки листка. Якщо всмоктувальна сила листка більша, ніж осмотичний тиск розчину, то такий листок відбиратиме частину води від розчину, концентрація якого буде збільшена, або навпаки. Величина всмоктувальної сили листка дорівнюватиме осмотичному тиску того розчину, концентрація якого не змінилась. Для визначення концентрації дослідних розчинів застосовують рефрактометри.

Можливе також надходження води в клітину за допомогою *електроосмосу*, внаслідок різниці електричних потенціалів, що виникають на різних сторонах мембрани, або шляхом захоплення води клітиною в процесі *піноцитозу*.

### **Водний обмін у рослин. Механізм пересування води по рослині**

Вода в рослині знаходиться як у вільному, так і в зв'язаному стані. *Вільною* називають воду, що зберегла всі або майже всі властивості чистої води. Вільна вода легко пересувається, вступає в різні біохімічні реакції, випаровується в процесі транспірації і замерзає за низьких температур. *Зв'язана* вода має змінені фізичні властивості. Воду, гідратуючі колоїдні частки (насамперед білки), називають колоїдно-зв'язаними, а розчинені речовини (мінеральні солі, цукри, органічної кислоти, тощо) – осмотично-зв'язаними. Деякі дослідники вважають, що вся вода в клітині в тій чи іншій мірі є зв'язаною. Фізіологи умовно розуміють під зв'язаною водою ту, яка не замерзає за умов зниження температури до  $-10^{\circ}\text{C}$ . Важливо відзначити, що будь-яке зв'язування молекул води (додавання розчинених речовин, гідрофобні взаємодії та ін.) зменшує їхню енергію. Саме це лежить в основі зниження водного потенціалу клітини в порівнянні з чистою водою

**Водний режим рослин, водообмін** – надходження води в рослину і віддача її рослиною, необхідні для його життєдіяльності (обміну речовин, росту, розвитку, розмноження). Водний режим

рослин складається з трьох послідовно протікаючих і тісно пов'язаних між собою процесів:

- надходження води в корені рослин з ґрунту;
- підняття води по коренях і стеблах в листя і в розташовані на стеблах ембріональні тканини, точки росту;
- випаровування надлишкової води з листя в повітря.

Загальна кількість води, що проходить через рослину, надзвичайно велика.

Розглянемо послідовно процеси водообміну рослин.

**Будова кореня.** Всі особливості морфології й анатомії кореня пов'язані з необхідністю поглинати воду і мінеральні речовини з ґрунту. Частина кореня, яка росте, звичайно, не перевищує 1 см в довжину і складається з меристеми (1-2 мм) із кореневим чохлаком та зони розтягування. Клітини меристеми постійно діляться. Після поділу, клітини переходять у зону розтягування, а далі відбувається їх диференціація і формуються елементи протоксилеми, флоєми. Диференціація тканин кореня завершується в зоні корневих волосків. Тут закінчується утворення головних тканин кореня: ризодерми, первинної кори, ендодерми й системи тканин центрального циліндра.

*Ризодерма* – одношарова тканина, яка покриває корінь зовні. Основна функція ризодерми – поглинання води і мінеральних речовин. З віком ризодерма замінюється *екзодермою* і *перидермою* (корковою тканиною). У деяких рослин вона зберігається, змінюючи структуру. У трав'яних рослин кора кореня звичайно складається з декількох шарів живих паренхімних клітин, розміщених між ризодермою та ендодермою. *Ендодерма* межує із центральним циліндром. Стінки її клітин містять лігнін та суберин, і непроникні для води. Через цей шар вода рухається лише по сипласту. До центрального циліндра відноситься комплекс тканин: перицикл, флоєма й ксилема. Клітини *перициклу* являють собою одношарову обкладку центрального циліндра і розміщуються під ендодермою. Вони регулюють транспорт речовин у ксилему із флоєми. Крім того, виконують функцію твірної тканини – продукують бічні корені, а у дводольних – формують камбій і радіальну паренхіму. В зоні корневих волосків ксилема представлена метаксилемою. У Голонасінних функцію транспорту виконують трахеїди – довгі (0,1-12 см) загострені клітини, які з'єднуються облямованими порами. У Покритонасінних переважають судини, трахеї – порожнисті трубки із клітинних стінок (0,1-2 м). Судини ксилеми контактують між собою і з паренхімними клітинами через облямовані пори. Між ними немає плазмодесм. Вода і розчинені речовини з паренхімних клітин дифундують у порожнину судини через первинну клітинну стінку.

**Ріст і рухова активність кореня.** Щоб виконувати свої функції, корінь має здатність орієнтуватися в просторі і реагувати на градієнти життєво необхідних факторів, а також створює максимальну поверхню контакту з ґрунтом. Проростаючи, корінь орієнтується в гравітаційному полі (Ч. Дарвін, Н. Холодний). Дія його

сприймається статолітами. Дистальний кінець кореня, котрий росте, дуже чутливий до механічного тиску і проникає лише в пухкі ділянки ґрунту. Різний вміст та різна локалізація абсцизової кислоти призводить до цілеспрямованих вигинів кореня і різної швидкості його росту. Рух кінчика кореня полегшує кореневий чохлак, ослизнюючись і злущуючись. В умовах посушливого періоду корінь починає реагувати в першу чергу на градієнт вологості (Ю. Сакс), а вже потім на гравітаційне поле.

За умов нестачі води різко збільшується поверхня поглинання за рахунок інтенсивного росту корневих волосків. Зона корневих волосків переміщується в ґрунті за дистальною зоною. Найінтенсивніше вода поглинається в зоні корневих волосків. Основна функція корневих волосків – збільшення всисної поверхні. Чотириохмісячна рослина жита налічує біля 14 млн. корінців ( $S_{\text{поверхні}} = 230 \text{ м}^2$ ) з 14 млрд. корневих волосків ( $S_{\text{поверхні}} = 400 \text{ м}^2$ ). Всисна поверхня кореневої системи в десятки разів більша площі надземної частини, де відбувається транспірація. Корені всмоктують воду всією поверхнею, однак вище корневих волосків швидкість її поглинання різко зменшується через зкорковіння клітин. Усмоктуючись ризодермою (епідермою), вода проходить через паренхімні клітини кори двома шляхами (по симпласту і по апопласту) згідно законів осмосу. Встановлено, що по клітинних стінках транспорт води відбувається значно швидше.

Далі, на рівні ендодерми через наявність непроникних для води поясків Каспарі, швидкий апопластичний транспорт змінюється повільним симпластичним. Цього не відбувається в зонах росту, де ще не сформовані пояски Каспарі і в ділянках закладки бічних коренів, де ендодерма переривається. Далі на шляху до судин ксилеми через періцикл рух води зустрічає незначний опір.

**Механізми кореневого тиску.** В судини ксилеми вода надходить завдяки осмотичним явищам. Осмотично-активними речовинами судин служать мінеральні речовини й метаболіти, що виділяються активними іонними помпами плазмалем паренхімних клітин, які оточують судини. Це створює всисну силу більшу, ніж в оточуючих клітинах, і сприяє транспорту води в ксилему. Крім того, у клітинних стінок ксилеми відсутня протидія, бо вони лігніфіковані і не еластичні.

Отже, в результаті активної роботи іонних насосів у корені та осмотичного (пасивного) надходження води в судини ксилеми в них утворюється гідростатичний тиск, що називають **корневим тиском**. Він забезпечує підняття ксилемного розчину по судинах із кореня в надземні частини. Весь цей механізм називають **нижніми кінцевим двигуном**.

**Форми ґрунтової води.** Ґрунт являє собою багатофазне середовище, головними компонентами якого є тверді мінеральні частки, органічні речовини (гумус), ґрунтовий розчин та ґрунтове повітря. Мінеральні частки та гумус утворюють ґрунтову структуру, а вода й повітря заповнюють порожнини цієї структури. Не вся вода, що міститься у ґрунті, може бути використана рослинами. Частина її,

що засвоюється рослинами, – *вільна*, або доступна. Вода ж, яка міцно утримується твердою фазою ґрунту й важко або зовсім не використовується рослинами – *зв'язана*, або недоступна.

У процесі надходження води у ґрунт вона спочатку поглинається дуже швидко, потім цей процес відбувається повільніше і навіть різко знижується. У цей момент вологість ґрунту досягає рівня, який називають *повною вологоємністю*, що становить максимальний об'єм запасів води у ґрунті. Мінімальний запас вологи у ґрунті, коли рослини залишаються зів'язаними до тих пір, поки у ґрунт не надійде вода, називається *вологістю стійкого в'янення*, або *коефіцієнтом в'янення*. Така волога недоступна рослинам і вважається мертвим запасом. Вологість стійкого в'янення являє собою нижню межу того інтервалу вологості ґрунту, в якому ще можливий ріст рослин. Коефіцієнт в'янення – це не особливості рослин, а характеристика ґрунту. Чим легший ґрунт, тим повніше використовується рослинами наявна в ньому вода, тим менша його вологоємність.

Доступна для рослин ґрунтова волога – це кількість води, яка накопичується у ґрунті від рівня вологості стійкого в'янення до повної вологоємності. У середньому легкодоступна для рослин волога утримується у ґрунті з силою до 5 атм, середньо-доступна – до 10-12, а важкодоступна – до 25-30 атм. Визначення доступної вологи має велике практичне значення для сільськогосподарської оцінки ґрунтів. Відомо, що у зонах з помірним кліматом за вегетаційний період рослини випаровують більше води, ніж їй випадає за цей час у вигляді атмосферних опадів. Отже, потрібно враховувати ту частину вологи, яка була у ґрунті до початку вегетації рослин.

Вода у ґрунті пересувається завдяки різниці водних потенціалів між різними його елементами – від вищого до нижчого. В міру висихання ґрунту швидкість руху води у ньому значно загальмовується. Вода, що міститься у порах ґрунту, має велику поверхневу взаємодію з твердою фазою ґрунту. Волога в ґрунті перебуває під дією кількох сил різної природи: гравітація, сили тяжіння між молекулами як самої води, так і між молекулами води та твердої фази ґрунту. Усі ці сили діють одночасно, але залежно від властивостей ґрунту та вмісту в ньому вологи. У зв'язку з цим ґрунтова волога матиме різну рухомість, яку й беруть за основу у визначенні різних форм ґрунтової вологи.

Існують такі форми води у ґрунті: *хімічно зв'язана, сорбована, гігроскопічна, плівкова, капілярна, гравітаційна, підґрунтова, пароподібна, тверда*.

**Хімічно зв'язана вода.** Входить до складу хімічних сполук ґрунту (мінералів) у вигляді гідроксильної групи  $[\text{Fe}(\text{OH})_3 \text{ Al}(\text{OH})_3]$  або ж цілими молекулами  $(\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}, \text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O})$ . Перша видаляється у разі прожарювання ґрунту за температури 400–800 °С, друга – за його нагрівання до 100–200 °С. Хімічно зв'язана вода – важливий параметр складу ґрунту, але для рослин вона недоступна.

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

*Гігроскопічна вода* адсорбується поверхнею ґрунтових часток. Здатність ґрунту поглинати пароподібну вологу, що перебуває в повітрі, називається *гігроскопічністю*, а поглинена таким чином вода – гігроскопічною. Гігроскопічна волога вкриває поверхню ґрунтових часток у вигляді плівки завтовшки 2-3 молекули. Сила притягування, з якою утримується гігроскопічна волога, дуже велика – до 10 000 атм. на поверхні ґрунтових часток і 50 атм. на периферії плівки максимальної гігроскопічності. Отже, вона у багато разів перевищує всмоктувальну силу коренів, а тому для рослин недоступна. Видаляється з ґрунту за нагрівання до 100-105 °С.

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

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

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

**Підґрунтова вода.** Гравітаційна волога, що просочується униз до водонепроникного шару, заповнює усі пори шару, що знаходяться над ним, у зв'язку з чим цей шар стає водоносним. Вода, що міститься у ньому, називається підґрунтовою. Рівень підґрунтових вод непостійний, він змінюється як за роками, так і за сезонами. Глибина підґрунтових вод та їх хімічний склад значно впливають на властивості ґрунту та живлення рослин. При високому їх рівні капілярне підняття води досягає шару поширення основної маси коренів, що забезпечує додаткове постачання рослин водою. У той же час це явище є основним фактором розвитку процесів заболочування та засолення ґрунтів.

**Пароподібна вода** міститься у ґрунті в усіх порах, вільних від рідкої та твердої води або ж не повністю ними заповнених. Вона утворюється під час випаровування усіх інших форм ґрунтової вологи і може пересуватися у ґрунті дифузно, з місць, де більша

пружність водяної пари, в місця з меншою пружністю або разом з течією ґрунтового повітря. Загальна кількість пароподібної води не перевищує 0,001 % маси ґрунту, але вона відіграє велику роль у перерозподілі води у ґрунті та запобігає пересиханню корневих волосків рослин.

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

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

Далі вода рухається по рослині за *градієнтом водного потенціалу*. По ксилемі вода піднімається в надземні частини рослини. Ксилема складається з декількох типів клітин. Вода рухається в ній головним чином по *судинах* і *трахеїдах*. Здерев'янілі вторинні клітинні стінки досить міцні на розрив, щоб витримувати величезну різницю тисків, що виникає під час підйому води до вершин високих дерев. Торцеві, а іноді й бічні стінки членків судин перфоровані. Судини, що складаються із сполучених кінцями членків, утворюють довгі трубки *трахеї*, по яких легко проходить вода з розчиненими в ній мінеральними речовинами. У трахеїдів немає перфорацій, і вода, для того щоб потрапити з однієї трахеїди в іншу, повинна пройти через їхні торцеві стінки. У квіткових рослин є й трахеї, і трахеїди.

*Листові жилки*, що складаються з тяжів ксилеми і флоєми, утворюють в листі настільки густу мережу, що будь-яка його клітина виявляється досить близько від джерела води. З ксилеми вода дифундує в стінки клітин *мезофілу*. Таким чином, вода в рідкій фазі заповнює весь шлях від ґрунту – через корінь і стебло – до клітин мезофілу в листі. Сумарний потік води спрямований завжди у бік меншого водного потенціалу. Вода переходить з рослини в навколишнє повітря головним чином в пароподібному стані. У мезофілі листка є великі міжклітинні простори, і кожна клітина мезофіла хоча б однією своєю стороною межує з міжклітинниками. Внаслідок випаровування води з вологих клітинних стінок повітря в міжклітинниках насичене водяними парами, і частина цих парів втрачається – виходить назовні. Оскільки у більшості рослин клітини епідерми вкриті воскоподібною водонепроникною кутикулою, водяні пари виходять з листа в атмосферу головним чином через продиhi. Випаровування води – ***верхній кінцевий двигун руху води по рослині***.

Вода, що заповнює судини провідної системи рослини, представляє єдину гідростатичну систему. Між молекулами води існує велика сила зчеплення молекул, що дозволяє піднімати воду на висоту більше 10 м. Швидкість пересування води в рослинах залежить від різних зовнішніх факторів (температура і вологість повітря, освітленість, вологість і засоленість ґрунту і т. д.), а також від особливостей самої рослини (величина листової поверхні, довжина кореневої системи).

## Водний баланс в рослинах. Транспірація

Вода, складаюча 80-95% маси тіла рослин, є середовищем для біохімічних реакцій, бере участь у фотосинтезі, забезпечує нормальну структуру колоїдів цитоплазми, визначає конформацію і активність ферментів і структурних білків клітинних мембран і органолідів, а також тургорний стан клітин. Поглинання води кореневою системою і піднесення її до листя відбуваються під дією нагнітаючої сили кореневого тиску (нижній кінцевий двигун) і сили транспірації (верхній кінцевий двигун). З ґрунту вода поглинається головним чином кінчиками молодих коренів, що мають кореневі волоски, і рухається в центральний циліндр кореня. Разом з водою транспортуються і розчинені в ній поживні речовини, що поглинаються (іони мінеральних солей) і синтезовані (амінокислоти, цитохініни та ін) коренями. Досягнувши листової поверхні, менша частина води використовується на ріст і метаболізм клітин листка, а велика (до 90%) виділяється в атмосферу шляхом транспірації і гутації. Від того, як в цілому протікають процеси надходження, пересування і випаровування води в рослині, залежить його *водний баланс*.

**Водний баланс** – співвідношення між одержаною і витраченою кількістю води. Водний баланс обумовлюється водним обміном рослин – сукупністю процесів поглинання, засвоєння і виділення води рослинами.

У різний час доби, а також у різний час вегетації водний баланс рослини неоднаковий. Так, у полуденний час випаровування здебільшого перевершує поглинання води, в результаті чого в тканинах виникає так званий *полуденний водний дефіцит*, який за нестачі ґрунтової вологи може не компенсуватися і перейти в так званий *залишковий дефіцит*, що свідчить про страждання рослини від посухи, відбувається зав'янення рослин.

Різні рослини неоднаково чутливі до нестачі або надлишку води в ґрунті. Ксерофіти здатні нормально рости, розвиватися в пустелях і напівпустелях, переносити високу ступінь сухості ґрунту і повітря. Гігрофіти пристосовані до нестачі кисню в затопленому ґрунті. Мезофіти представляють собою проміжну групу рослин, найбільш численну, до якої належить більшість культурних рослин.

*Процес випаровування води рослиною називають транспірацією.* Особлива назва для процесу випаровування води рослиною має підставу, оскільки в даному випадку ми маємо справу не з простим фізичним явищем випаровування, а із складним фізіологічним процесом. Транспірація відіграє важливу роль в житті рослини. Вона, насамперед створює неперервний потік води із кореневої системи до листків, поєднуючи всі органи рослин в єдине ціле. Транспірація захищає рослинний організм від перегріву. Нарешті, з транспіраційним потоком пересуваються розчинні мінеральні і частково органічні поживні речовини. Чим інтенсивніша транспірація, тим швидше іде й цей процес.

Транспірація буває *продихова* (через продихи), *кутикулярна* (через кутикулу) і *лентиккулярна* (через сочевички).

*Продихова транспірація* здійснюється через продихові щілини в епідермі, крізь які відбувається газообмін. Решта листкової поверхні вкрита *кутикулою*, яка мало проникна для води і газів. Звичайно основною є продихова транспірація, але у рослин різних екологічних груп значення обох видів транспірації неоднакове і залежить від умов навколишнього середовища. Загальна площа продихів коливається від 1 до 2% всієї листкової поверхні. Від інших клітин епідерми листка замикаючі клітини продихового апарата відрізняються тим, що мають у собі хлорофіл. Крім того, стінки їх потовщені неоднаково – зовнішні тоненькі, а ті, що обернені до продихової щілини, потовщені. Неоднакова будова клітинних оболонок зумовлює зміну об'єму продихів, а також їхньої форми. Недавно було виявлено, що вдень на світлі в замикаючих клітинах накопичуються іони калію та супутні їм аніони, які осмотично активні, тобто забезпечують надходження води, тому зовнішні стінки розтягуються і пори відкриваються. В темряві ж іони калію виходять із замикаючих клітин до оточуючих клітин епідерми, що відповідно супроводжується відтоком води, і пара закривається.

***Кутикулярна транспірація*** здійснюється через поверхню кутикули, яка вкриває епідерму листка. Вона, як правило, значно менша продихової. Однак молоді листки рослин мають високу інтенсивність саме кутикулярної транспірації, оскільки в них шар кутикули ще не такий потужний, як у старих листків. Якщо у старого листка вона складає 5-10% загальної транспірації, то в молодого листка кутикулярна транспірація нерідко складає 40-70%. Природньо, що молоді рослини особливо чутливі до водопостачання, легко засихають.

***Лентиккулярна транспірація*** проходить за участю *сочевичок* – сукупності нещільно розташованих клітин перидерми багаторічних стебел і коренів, що випинаються на поверхню у вигляді горбочків, рисочок, через які і здійснюється газообмін.

Процес транспірації значною мірою обумовлюється особливостями будови листка, станом його клітин і тканин, а також гідрометеорологічними факторами. Рослина здатна регулювати інтенсивність своєї транспірації. Закриваючи продихи, рослина знижує транспірацію і одночасно підвищує температуру свого тіла. Однак, у разі закритих продихів рослина не може засвоювати вуглекислий газ повітря для свого живлення. Тому продиховий апарат в рослин і реагує досить складним чином на зміну умов довкілля, то замикаючи, то розмикаючи продихову щілину.

Транспірація спричиняє проходження крізь тіло рослини величезної кількості води і має пристосувальне значення, яке тісно пов'язане не лише з водообміном, а і з іншими метаболічними процесами, зокрема, фотосинтезом, диханням, мінеральним живленням. Тому під час дослідження водного режиму різних рослин надзвичайно важливе значення має вивчення величин транспірації, таких як *інтенсивність транспірації*, *транспіраційний коефіцієнт*, *продуктивність транспірації* тощо.



**Інтенсивність транспірації** – це кількість води, яку випаровує рослина (в г) за одиницю часу (год) одиницею поверхні листка (в дм). Ця величина коливається в межах 0,15-1,47 г на дм<sup>2</sup> за 1 годину.

**Транспіраційний коефіцієнт** – кількість води (в г), яку випаровує рослина для накопичення 1г сухої речовини. Для різних видів рослин його величина становить від 125 до 1000, а найчастіше близько 300. Взагалі цей показник значно коливається в залежності від умов середовища і може виступати показником вимог рослин до волог. Наприклад, для рослин пшениці він може бути в межах від 220 до 750 одиниць.

**Продуктивність транспірації** – величина обернена транспіраційному коефіцієнту і визначає кількість сухої речовини (в г), накопиченої рослиною за період, коли вона випаровує 1 кг води.

За даними М. О. Максимова вона становить від 1 до 8, а в середньому в умовах помірного клімату дорівнює 3. Отже, на синтез 1 г сухої речовини використовується в середньому близько 300 г води, або лише 0,2% всієї води, що проходить крізь тіло рослини, решту, 99,8%, вона випаровує.

## **Вплив зовнішніх умов на надходження води**

**Вплив температур.** Ще в 1864 р. Ю. Сакс встановив, що надходження води через кореневі системи залежить від температури. Зі зниженням температури швидкість надходження води різко скорочується. Це може зробити помітний вплив на рослинний організм, особливо в осінній період, коли випаровування йде ще досить інтенсивно, а надходження води затримується через низькі температури ґрунту. У результаті рослини в'януть і навіть можуть загинути від зневоднення. Причин, за якими зниження температури викликає зменшення надходження води, кілька:

- підвищується в'язкість води і, як наслідок, знижується її рухомість;
- зменшується проникність цитоплазми для води;
- гальмується ріст коренів;
- зменшується швидкість усіх метаболічних процесів.

Остання обставина, мабуть, повинна позначитися побічно, через зменшення надходження солей і, як наслідок, гальмування роботи нижнього кінцевого двигуна (кореневого тиску). Гальмування надходження води в кореневу систему у разі дії низької температури можна легко продемонструвати на простому досліді. Так, якщо покласти шматок льоду на поверхню ґрунту в посудині з рослиною, то в умовах інтенсивної транспірації рослина через дві години виявить ознаки в'янення. Якщо потім видалити лід, то рослина знову набуває тургору.

**Вплив складу ґрунтового повітря.** Зниження аерації ґрунту також гальмує надходження води. Це можна спостерігати, коли після сильного дощу всі проміжки ґрунту заповнені водою і разом з тим на сонці за умов сильного випаровування рослини в'януть. Це пов'язано з тим, що всі умови, які знижують метаболізм (нестача кисню, надлишок

CO<sub>2</sub>, дихальні отрути) знижують надходження іонів і, як наслідок, зменшують надходження води. Разом з тим дослідження показали, що особливо різке пригнічення надходження води відбувається у разі збільшення вмісту CO<sub>2</sub>. Можливо, надлишок вуглекислого газу крім інгібування дихання, підвищує в'язкість води, знижує проникність цитоплазми.

**Вплив вологості ґрунту.** Велике значення має вміст води в ґрунті, а також концентрація ґрунтового розчину. Природно, вода надходить в корінь тільки тоді, коли водний потенціал кореня нижче (більш негативний) водного потенціалу ґрунту. У тому випадку, якщо ґрунтовий розчин має більш негативний осмотичний потенціал, вода не тільки не буде надходити в корінь, але буде виділятися з нього. Особливе значення це має для засолених ґрунтів. Саме тому рослини, що ростуть на цих ґрунтах (галофіти), мають різко негативний осмотичний потенціал.

Будь-яке зменшення вологості ґрунту знижує надходження води. Чим менше води в ґрунті, тим з більшою силою вона утримується і тим менше її водний потенціал. Для того щоб в рослину надійшла вода, повинен існувати градієнт водного потенціалу в системі ґрунт-рослина-атмосфера. Треба також враховувати, що зменшення вмісту води в корені ускладнює її подальше просування до судин ксилеми. Це пояснюється тим, що у разі зменшення вмісту води опір її пересуванню по клітинах кореня зростає. Опір кореневої системи пересуванню води за нестачі настільки великий, що, на думку Н. А. Максимова, це може знижувати транспірацію, тобто бути засобом для її регулювання.

---

## ТЕМА №4. ФОТОСИНТЕЗ

---

Сучасне уявлення про фотосинтез

Листок як орган фотосинтезу

Хлоропласти, їх фізичні і хімічні властивості

Пігменти рослин

Біофізика і біохімія фотосинтезу

Фотосистеми та електрон-транспортний ланцюг

Компоненти окисно-відновних систем хлоропластів

Модель світлової фази фотосинтезу. Нециклічне і циклічне фосфорилування

Система фотоокиснення води і виділення кисню

Механізм фосфорилування

Темнова фаза фотосинтезу

Цикл Кальвіна (C<sub>3</sub> – шлях фотосинтезу)

Фотодихання

C<sub>4</sub> – фотосинтез, цикл Хетча-Слека-Карпілова

САР фотосинтез

Екологія фотосинтезу

## Сучасне уявлення про фотосинтез

**Фотосинтез** (від греч. *photos* – світло, *synthesis* – з'єднання) – це процес утворення зеленими рослинами, синьо-зеленими водоростями і деякими бактеріями органічних речовин із  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  за рахунок енергії світла.

Процес фотосинтезу – основний шлях надходження енергії Сонця до біосфери.

Його виникнення в історії Землі пов'язують з появою у первинному океані 3,5 млрд. років назад в архейську еру серед перших бактеріальних гетеротрофних форм життя особливих бактерій (ціанобактерій), у клітинах яких шляхом автокаталізу утворився пігмент **фікобілін**, здатний поглинати сонячне випромінювання і нейтралізувати його згубну дію. Цікаво, що побічним ефектом цієї реакції було утворення органічної речовини за рахунок поглинутої сонячної енергії. Отже, фотосинтез з'явився як побічна дія, як відповідь прокаріотичного організму на вплив сонячного випромінювання. Саме ціанобактерії дали початок прокаріотичним синьо-зеленим водоростям, заклали підвалини розвитку рослинного і всього органічного світу.

Завдяки фотосинтезу сонячна енергія стає доступною всім живим організмам. К. А. Тімірязев писав, що зелений листок, або вірніше – мікроскопічне зелене зерно хлорофілу, є тим фокусом, точкою у світовому просторі, у яку з одного кінця притікає енергія Сонця, а з іншого – беруть початок усі прояви життя на Землі. Щорічно в продуктах фотосинтезу запасається  $5 \times 10^{17}$  ккал енергії. Це набагато більше, ніж використовується людством –  $1 \times 10^{17}$ . Акумулюючи сонячну енергію, рослини в процесі фотосинтезу поглинають і відновлюють діоксид вуглецю, стабілізуючи його вміст в атмосфері. Вважають, що в перерахунку на вуглець рослини щорічно фіксують його  $75 \times 10^9$  т і створюють  $5 \times 10^{10}$  т органічної речовини, головним чином, вуглеводів.

Весь кисень нашої планети має фотосинтетичне походження. Щорічна глобальна продукція кисню складає приблизно  $10^{11}$  т.

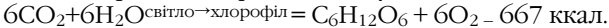
Відкриття та дослідження процесу фотосинтезу має довгу історію. Перше повідомлення про надзвичайні властивості рослини покращувати стан повітря після його забруднення продуктами дихання чи горіння належать англійському вченому Дж. Пристлі (1771 р). Його дослід з мишею і кімнатною рослиною, розміщеними під скляним ковпаком довготривалий час, став класичною демонстрацією ролі фотосинтезу для живих істот. У 1779 р. голандський лікар Я. І. Інгенгауз установив, що рослини очищують повітря тільки на світлі і «псують» вночі та в тіні. У 1782 р. зроблено велике відкриття швейцарцем Ж. Сенеб'є, який установив, що виділення кисню рослиною відбувається тільки в тому випадку, якщо вона споживає вуглекислоту. У 1804 р. швейцарець Т. Соссюр довів необхідність участі води в цьому процесі.

У 1862 р. німецький натураліст Ю. Сакс виявив, що атмосферний вуглець є єдиним джерелом синтезу органічних

сполук рослин. Пройшла майже половина XIX ст. перш ніж німецький лікар Ю. Р. Майер (1845 р.), один із творців закону збереження енергії, прийшов до думки, що промінь світла, який потрапив на зелений лист, не зникає безслідно, а перетворюється в іншу форму енергії – хімічну, запасаючи її в листках. Видатний російський учений К. А. Тімірязев у 1875 р. остаточно сформулював вчення про космічну роль зеленої рослини. Він експериментально довів, що процес фотосинтезу підпорядковується закону збереження і перетворення енергії.

Термін «фотосинтез» був запропонований у 1897 р. німецьким ученим В. Пфедфером за аналогією з терміном «хемосинтез», запропонованим у 1890 р. мікробіологом С. Н. Виноградським.

Загальне рівняння фотосинтезу має такий вигляд:



Хоча це рівняння не досить точно виражає суть фотосинтезу, воно дає уявлення про початковий і кінцевий продукти. Довгий час вважали загальноприйнятим, що вуглеводи утворюються з вуглецю та водню, а кисень виділяється з вуглекислоти. Однак, ця гіпотеза виявилась неправильною і, як з'ясувалося пізніше, в результаті досліджень О. М. Баха (1893), кисень виділяється в результаті дисоціації молекул води. Уявлення про походження кисню знайшло підтвердження в експериментах з міченим  $\text{O}_2^{14}$ . Фізіолог Р. Хілл (1939) довів, що ізольовані хлоропласти за наявності відповідних акцепторів електронів здатні на світлі розкласти воду з виділенням  $\text{O}_2$  без участі вуглекислого газу.

Англійським вченим Ф. Блекманом (1905) експериментально було встановлено **двостадійність процесу фотосинтезу**. Досліджуючи вплив інтенсивності світла та температури на швидкість фотосинтетичного процесу, Блекман робить висновок, що процес фотосинтезу включає групу залежних від світла реакцій, на хід яких не впливає температура. За умов слабого освітлення швидкість цих реакцій зростає у міру наростання сили світла.

Друга група реакцій залежить від температури і майже не залежить від сили освітлення. Обидві групи реакцій взаємопов'язані. Збільшення швидкості лише однієї групи реакцій впливає на інтенсивність всього процесу фотосинтезу лише до певного моменту, доки друга група реакцій не вступає у ролі лімітуючого фактора.

Це свідчить про те, що обидві групи реакції все ж певною мірою світозалежні, незважаючи на те, що одні з них світлові, а інші – темнові.

**Значення фотосинтезу.** Фотосинтез – єдиний процес у біосфері, який веде до збільшення вільної енергії біосфери за рахунок зовнішнього джерела – Сонця і забезпечує існування як рослин, так і всіх гетеротрофних організмів, в тому числі і людини. У природі практично всі явища тією чи іншою мірою споріднені з фотосинтезом.

Колообіг  $O_2$ ,  $CO_2$  та інших елементів підтримує сучасний склад атмосфери, потрібний для життя на Землі. Фотосинтез перешкоджає нагромадженню  $CO_2$ , тому постійний вміст  $O_2$  в атмосфері забезпечує існування озонового екрану на висоті 25 км. Озон ( $O_3$ ) утворюється в результаті фотодисоціації молекул  $O_2$  під дією сонячної радіації. В останній час **фотосинтез асоціюється з технологією**, тому що рослинний організм здатний перетворювати світлову енергію на електричний струм, вилучати із води водень – цінне екологічно чисте паливо, фіксувати вільний азот повітря та інше.

Фотосинтез має глобальне значення для продовольчої бази людства. Однак, якщо ефективність початкових стадій фотосинтезу складає 95%, то в урожай переходить лише 1-2% сонячної енергії. Втрати енергії лімітуються фізіологічними та біохімічними процесами. ФАР (фотосинтетично активна радіація) на всіх континентах фіксує у вигляді хімічної енергії приблизно 1% (лише  $C_4$  рослини 2-3%) сонячної енергії. Як показують сучасні наукові розрахунки максимальна енергетична ефективність може бути до 28%, тобто коефіцієнт корисної дії 3-5 % ФАР – це до 60 т/га органічної маси. Тому теоретичні основи управління фотосинтезом, дослідження закономірностей його регулювання та адаптації стають актуальними.

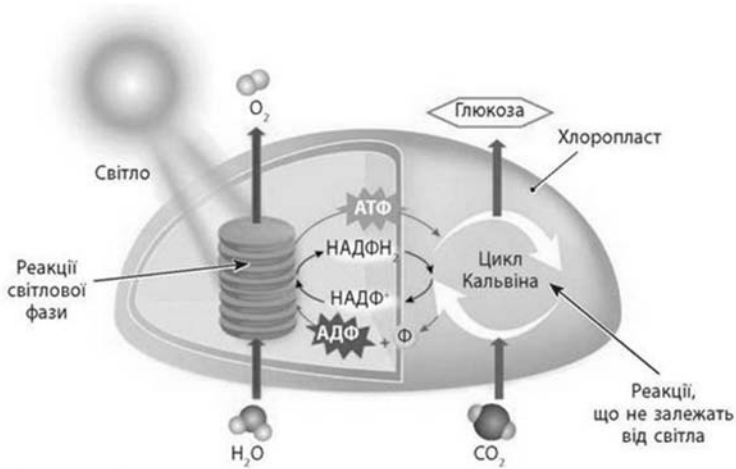


Рис. 112. Схема фотосинтезу.

Важливо зазначити, що перехід від передбіологічної еволюції до біологічної пов'язано з кардинальною проблемою – виникненням життя на Землі, що підкреслює світоглядне значення фотосинтезу.

Процес фотосинтезу, згідно сучасних уявлень, складається з кількох етапів, які відрізняються за своєю природою, характерними особливостями, що зумовлюють різні швидкості перебігу процесів.

Етапи фотосинтезу:

1. Фотофізичний
2. Фотохімічний
3. Хімічний
  - 3.1. Реакції транспорту електронів (електронотранспортний ланцюг ЕТЛ)
  - 3.2. «Темнові» реакції або цикли вуглецю в процесі фотосинтезу.

Таблиця 3.

**Загальна схема фотосинтезу**

Фаза	Місце локалізації	Процеси
Світлова	На мембранах тилакоїдів	Енергія світла поглинається фотосинтезуючими пігментами. Це сприяє переходу одного з електронів молекули пігменту у збуджений стан. Збуджений електрон за участю молекул-переносників переміщується на зовнішню поверхню мембран тилакоїдів. Відбувається фотоліз води: $\text{H}_2\text{O} = \text{H}^+ + \text{OH}^-$
		У подальшому іони $\text{H}^+$ приєднують електрон і перетворюються на гідроген, який використовується у реакціях фотосинтезу: $\text{H}^+ + e = \text{H}$
		Гідроксильні іони взаємодіють між собою і утворюють кисень, воду і вільні електрони $4\text{OH} = \text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + 4e$
		Електрони через ряд проміжних речовин передають енергію для відновлення нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату (НАДФ), який приєднує два атоми гідрогену і перетворюється на НАДФ $\text{H}_2$ . Частина енергії електронів перетворюється на енергію АТФ: $\text{АДФ} + \text{P} + \text{Q} = \text{АТФ}$

<b>Темнова фаза</b>	<b>У стромі хлоропластів</b>	За умов надходження через продихи до хлоропластів вуглекислого газу $\text{CO}_2$ за допомогою АТФ та сполук, що утворилися у світлових реакціях, відбувається приєднання гідрогену до $\text{CO}_2$ . У результаті послідовних реакцій, що каталізуються специфічними ферментами утворюються різні сполуки, найчастіше – вуглеводи. <b><math>6\text{CO}_2 + 18\text{АТФ} + 12\text{H}_2\text{O} + 12\text{НАДФН} + 12\text{H}^+ = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 18\text{АДФ} + 18\text{Ф} + 12\text{НАДФ}^+</math></b>
		Сумарна реакція фотосинтезу: <b><math>6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{світло} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + \text{O}_2 - 667 \text{ ккал}</math></b>

### Лист як орган фотосинтезу

Фотосинтез відбувається в зелених органах рослин, і насамперед **у листі**. Листок має плоску форму, яка сприяє кращому поглинанню сонячної енергії: на одиницю об'єму припадає найбільша поверхня внаслідок найповнішого контакту з повітряним середовищем. Зверху і знизу листок покритий епідермою, що захищає тканини листка, регулює газообмін і транспірацію. За винятком замикаючих клітин продихів, клітини епідерми позбавлені хлоропластів і у фотосинтезі особистої участі не беруть. Через продихи, які розташовані у більшості рослин на нижній стороні листа, у лист потрапляє вуглекислий газ, що засвоюється у процесі фотосинтезу.

Уся фотосинтетична діяльність листка локалізована в його мезофілі, диференційованому на **палісадну (стовпчасту)** і **губчасту паренхіму**. Клітини головної фотосинтезуючої тканини – палісадної паренхіми – прилягають до верхньої епідерми листка.

Клітини стовпчастої паренхіми тісно прилягають одна до одної і містять по 60-80 хлоропластів. До нижнього епідермісу прилягає пухка губчаста паренхіма з великими міжклітинниками, загальний обсяг яких складає 15-20% обсягу листа. У клітинах губчастої паренхіми міститься по 15-40 хлоропластів.

За рахунок міжклітинників внутрішня поверхня листка в 7-10 разів перевищує зовнішню поверхню. Міжклітинники заповнені повітрям і разом з продихами та іншими вихідними отворами в покривних тканинах забезпечують газообмін листа і рослин.

Листок має розгалужену мережу судино-волоконнистих пучків. По *ксилемі* в листок надходять вода і мінеральні солі, по *флоемі* відтікають продукти фотосинтезу (головним чином сахароза).

За умов переповнення клітин листка асимілятами інтенсивність фотосинтезу зменшується.

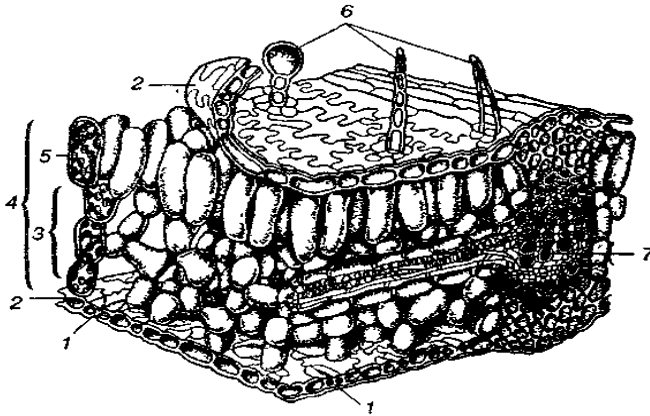


Рис.113. Поперечний розріз листка соняшника  
(за М. О. Максимовим, 1958):

- 1 – епідерма; 2 – стовпчаста паренхіма; 3 – жилка; 4 – продох;  
5 – губчаста паренхіма.

### Хлоропласти, їх фізичні і хімічні властивості

В еукаріотів фотосинтез відбувається в особливих органоїдах листа – *хлоропластах*. Як правило, у вищих рослин хлоропласти мають форму дисків довжиною 3-10мкм (у середньому 5 мкм) і діаметром 5 мкм.

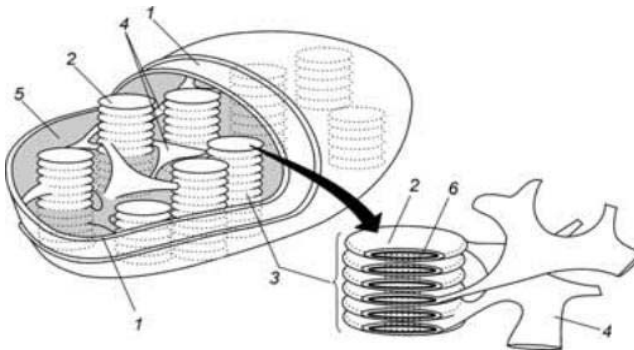


Рис. 114. Будова хлоропласта: 1 – подвійна мембрана хлоропластів;  
2 – тилакоїд; 3 – грана тилакоїдів; 4 – ламели; 5 – строма гран;  
6 – порожнина усередині (лумен).



Хлоропласти відокремлюються від цитоплазми *подвійною мембраною*. Внутрішній вміст хлоропласту представлений у вигляді гідрофільного білкового гелю – *стромі*. У стромі розміщуються внутрішні фотосинтетичні мембрани – *ламели*. Ламели утворені складками внутрішньої мембрани хлоропласта і складаються з плоских, заповнених рідиною ліпідно-білкових мішководних структур, які називають *тилакоїдами*. Встановлено, що тилакоїди в хлоропластах бувають двох типів:

- тилакоїди діаметром 0,2-0,5 мкм та товщиною 20 нм, що, як правило, розташовуються на ламелах один над одним, утворюючи стопки – *грані (тилакоїди гран)*;

- тилакоїди більшого діаметру, що локалізуються у стромі (*тилакоїди стромі*).

Внутрішня частина порожнини тилакоїдів гран і тилакоїдів стромі являє собою **єдину замкнену фотоенергетичну систему хлоропласта**.

Як правило, грана хлоропласта складається з 10-30 тилакоїдів, а кількість гран у хлоропласті коливається від 100 до 150. Тилакоїди гран з'єднуються між собою і тилакоїдами стромі сіткою сплюснених каналців – спайок.

За хімічним складом у хлоропластах міститься 30-60 % білків, 20-40 % ліпідів, хлорофілів – 5-9 %, каротиноїдів – 4-5 %, ДНК – 0,01 – 0,02 %, РНК – 0,5-3,5 %, мінеральних речовин – 6-10 %, до 80 % заліза, 65-70 % цинку та близько 50 % міді.

Хлоропласти багаті металами: Mg, Fe, Cu, Mn та ін., є в них і водорозчинні вітаміни:

*C, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>* та ін. У хлоропластах відбувається не тільки процес фотосинтезу: вони беруть участь у синтезі амінокислот, жирних кислот, у них тимчасово зберігається крохмаль.

У хлоропластах утворюються і накопичуються гормони – гіберелін, абсцизова кислота, деякі поліфеноли, а також різноманітні ферменти.

Зміна тонкої будови хлоропластів відбувається за умов посухи, високих і низьких температур, змін стану освітлення. У стромі звичайно знаходяться крохмальні зерна. Вони зникають, якщо рослина витримується в темряві 12-24 години, але з'являються знову через кілька годин на світлі.

Встановлено, що головна роль у фотосинтезі належить фотосинтетичним мембранам тилакоїдів. У фотосинтетичних мембранах тилакоїдів відбуваються світлові (**світлозалежні реакції фотосинтезу**). У тилакоїдні мембрани вмонтовані впорядковані пігментні системи і чітко орієнтовані компоненти електронотранспортного ланцюга, що здійснюють світлові реакції фотосинтезу.

У стромі хлоропластів відбуваються **темнові (світлоне залежні) реакції**.

До складу тилакоїдних мембран входять чотири головних функціональних білкових комплекси:

- фотосистема I (ФСІ),
- фотосистема II (ФСІІ),
- цитохром-*b6 f-комплекс* і АТФсинтаза (CF1/CF0-сполучний комплекс).

Їх організація і функції будуть розглянуті нижче.

## Пігменти рослин

Усі пігменти рослин поділяють на чотири групи: хлорофіли, каротиноїди, фікобіліни і флавоноїдні пігменти, які функціонують у вигляді хромопротеїнів, тобто пігмент-білкових комплексів (ПБК). Серед ПБК розрізняють комплекси, здатні до поглинання світла – світлозбиральні комплекси (СЗК), і реакційні центри (РЦ), де відбувається перетворення енергії.

Основна роль у фотосинтезі належить **хлорофілам**. Як речовина хлорофіл (від грецьких «*chloros*» – зелений і «*phyllon*» – лист) був відкритий ще в 1817 році (Ф. Пелетьє і І. В. Каванту).

У процесі фотосинтезу хлорофіли виконують складні функції: поглинання світла, передачу енергії, передачу електронів. Група хлорофілів включає понад 10 пігментів, що відрізняються деякими структурними особливостями. Найбільш поширені чотири форми хлорофілів: *a, b, c, d*.

**Хлорофіл а** ( $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ ) – синьо-зелений з молекулярною масою 893 – знаходиться у всіх фотосинтезуючих організмах, за винятком фотосинтезуючих бактерій.

**Зелено-жовтий хлорофіл b** ( $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ ) з молекулярною масою 907 складає приблизно третю частину загального вмісту хлорофілу у вищих рослин і зелених водоростей, однак відсутній у всіх інших водоростей і бактерій. Бурі і діатомові водорості містять *хлорофіл c*, а деякі червоні – *хлорофіл d*, фотосинтезуючі бактерії – **бактеріохлорофіл** ( $C_{55}H_{74}O_6N_4Mg$ ) з молекулярною масою 911. Загальний вміст хлорофілу в рослинах складає 0,6-1,2% сухої речовини.

За хімічною природою хлорофіл – складний ефір дикарбонової хлорофілінової кислоти, який отримують естерифікацією карбоксильних груп двома спиртами – метиловим і фітолом. Найвність атома  $Mg^{2+}$  у ядрі хлорофілу обумовлює зелений колір пігменту. Кількість хлорофілу в рослині змінюється в процесі вегетації, поступово зростаючи до фази цвітіння і зменшуючись від цвітіння до кінця вегетації.

Рослини, вирощені в темряві (етіюляти), завжди блідо-жовті через відсутність хлорофілу. У проростків, що знаходяться в ґрунті і виносять листи на поверхню до світла, етіюляція – звичайне явище. На наступних фазах росту рослин етіюляція викликає морфологічні зміни в будові стебла, листів і є однією з причин полягання рослин у

загущених посівах. У зелених рослин в результаті захворювань чи недостатнього мінерального живлення відбувається руйнування хлорофілу – хлороз. Він може викликатися відсутністю в поживному середовищі азоту, калію, сірки, марганцю (мангану), міді. Особливо важливе забезпечення рослин залізом, оскільки залізо бере участь в окисно-відновних процесах під час синтезу хлорофілу і його попередників.

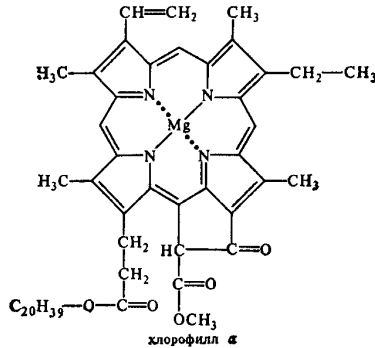


Рис. 115. Структурна формула хлорофілу а

Фотосинтетичні пігменти вибірково поглинають промені видимої частини сонячного спектру. Максимуми поглинання хлорофілів знаходиться у синій і червоній областях видимої частини спектру (що відповідає довжинам хвиль близько 450 і 650-700 нм). Каротиноїди і фікобіліни поглинають у межах 400-500 і 500-650 нм відповідно.

**Каротиноїди** – найбільш розповсюджені природні пігменти: жовті, оранжеві, червоні. Їх знаходять у всіх представників світу рослин – як у фотосинтезуючих, так і у нефотосинтезуючих. У вищих рослин вони містяться в зелених листах, пелюстках квітів, плодах, а також у нефотосинтезуючих органах. У листі на фоні хлорофілу каротиноїди непомітні, але восени після його руйнування надають листкам жовтого і оранжевого забарвлення.

Каротиноїди поглинають світло синьо-фіолетової частини спектру і передають енергію на хлорофіли, тобто в процесі фотосинтезу їхня роль додаткова. Вони захищають тканини від шкідливого впливу надлишку світла, окиснювання киснем, що виділяється під час фотосинтезу, беруть участь в окисно-відновних реакціях, важливі також у генеративних процесах рослин. У фотосинтетичних мембранах каротиноїди зв'язані з білками і ліпідами. Каротиноїди поділяють на каротини (безкисневі) і ксантофіли (кисневмісні).

**Каротини** являють собою ненасичені вуглеводні, їх хімічна формула  $C_{40}H_{56}$ . Каротин завжди міститься в хлоропластах зелених листків, у багатьох квітках, плодах. Культурна морква – класичне

джерело каротину. У плодах шипшини, у томаті знаходиться пігмент цієї групи під назвою **лікопін**. Усі хребетні тварини здатні в процесі травлення розщеплювати  **$\beta$ -каротин** з утворенням двох молекул вітаміну А. Після окиснювання вітаміну А утворюється **ретиаль** – пігмент, що бере участь у зоровому акті.

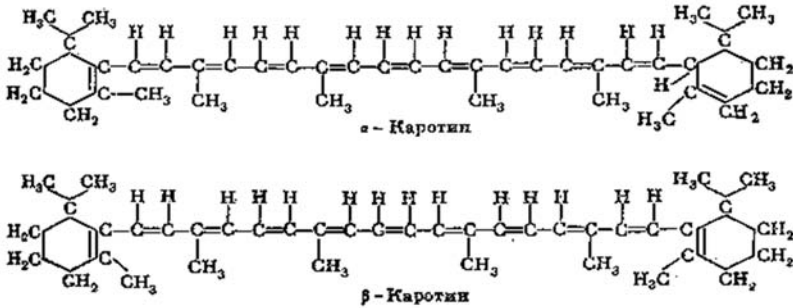


Рис. 116. Структурні формули каротинів

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

Всі автотрофні рослини здатні синтезувати жовті пігменти в темряві з ацетил-КоА. Під впливом світла інтенсивність синтезу багато збільшується.

**Фікобіліни** характерні для червоних і синьо-зелених водоростей. Фікобіліни – це тетрапіроли з відкритим ланцюгом, що не містять металів і фітолу. Фікобіліни поглинають енергію в зеленій і жовтій частинах спектра (500-650 нм) і передають її хлорофілу, тобто вони є додатковими пігментами, що виконують роль світлозбирального комплексу.

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

**Антоціани** – пігменти вакуоль, що обумовлюють жовтогаряче, червоне, сине забарвлення майже всіх червоно-синіх квітів. Антоціани виявлено і у складі клітинної стінки.

Антоціани поглинають промені, що мало адсорбуються хлорофілом. Збільшення вмісту антоціанів у листках спостерігають навесні і восени, тобто в холодні періоди вегетації. Поглинена антоціанами енергія перетворюється в тепло, що трохи підвищує температуру листків. Рослини, багаті антоціанами, стійкіші до несприятливих умов середовища. Можливо, це пов'язано також з тим, що антоціани активують ферменти класу оксидаз. Антоціани використовують і як харчові барвники.

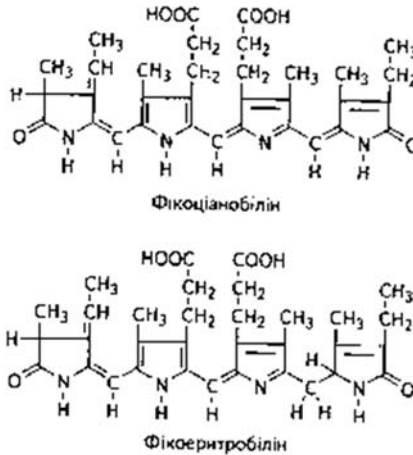


Рис. 117. Структурні формули фікобілінів

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

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

### Біофізика і біохімія фотосинтезу

Наприкінці XIX ст. англійський фізик Д. К. Максвелл установив, що ми бачимо лише незначну частину сонячної радіації. *Короткохвильові промені* з великим запасом енергії здатні вибивати електрони з атомів, тому їх називають іонізуючими. Так, радіація з запасом енергії більшим, ніж у променів синього світла, руйнує структуру і функції складних біологічних молекул. На щастя, короткохвильові промені високих енергій екрануються озоном у високих шарах атмосфери і киснем.

Довгохвильова інфрачервона частина спектру несе менше енергії (0,01-0,1eВ) і не досягає земної поверхні, тому що поглинається водяною паром і діоксидом вуглецю.

Джерелом енергії у фотосинтезі служить випромінювання видимої частини спектру (380-750 нм) з енергією 1-3eВ. Ця частина випромінювання має назву **фотосинтетично-активна радіація** (ФАР).

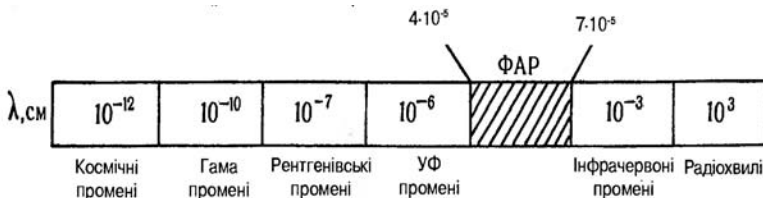


Рис. 118. Спектр оптичного діапазону електромагнітного випромінювання

Встановлено, що рослини використовують енергію ФАР для фотосинтезу лише на 2-5%, решта втрачається на нагрівання рослин та навколишнього середовища, тому сонячна енергія визначає також температуру, за якої відбуваються фізіологічні процеси.

Радіація, що падає на рослинний покрив, може поглинатися, передаватися чи відбиватися. В області ФАР листок поглинає до 80 % падаючої радіації, тоді як в короткохвильовій, інфрачервоній області більша частина її розсіюється.

Роль цього явища полягає у тому, щоб зменшити теплове навантаження від хвиль тих довжин, які не використовуються в фотосинтезі. Однак, в деякій інфрачервоній області листки добре поглинають радіацію.

Поглинання світла пігментами залежить від розподілу електронів на молекулярних орбіталах, числом і розташуванням подвійних зв'язків у їх молекулах та ін. У молекулі хлорофілу, як і в інших органічних молекулах з великою кількістю подвійних зв'язків у сполученій системі, за поглинання квантів світла відповідальні делокалізовані Л $\pi$ -електрони. Коли молекула фотосинтетичного пігменту поглинає квант видимого світла, електрон у системі сполучених подвійних зв'язків переходить із ближчої на більш віддалену вакантну орбіталь. Молекула пігменту з основного стану, енергія якого мінімальна, переходить у збуджений стан з великим запасом енергії. Різниця енергії збудженого й основного стану відповідає енергії поглиненого кванта. Час життя збудженого стану дуже малий (10<sup>-9</sup> с). Повертаючись в основний стан, молекула втрачає енергію різними шляхами.

Так, збуджена молекула може повернутися в основний стан, втрачаючи енергію у вигляді теплоти. Повертаючись в основний стан, вона випромінює квант світла фотон. Такий процес

називають *флуоресценцією*. Оскільки енергія висвітленого кванта флуоресценції менша енергії поглиненого кванта світла, то довжина хвилі флуоресценції більша, ніж довжина хвилі поглинання хлорофілу. У хлорофілі флуоресценція спостерігається в найбільш довгохвильовій – червоній області спектра. Флуоресценція не відіграє істотної ролі у роботі пігментних систем живих клітин.

Встановлено, що головний, найефективніший канал використання високоенергетичного збудженого стану пігмента – це передача його енергії на генерування АТФ та НАДФН (відновлюючої сили). Пігменти поглинають енергію електронного збудження і передають у послідовності від короткохвильових пігментів до довгохвильових:

**каротин (440-550 нм) → хлорофіл *b* (660 нм) → хлорофіл *a* (660-675 нм)** з меншим запасом енергії.

Далі енергія передається особливо довгохвильовим пігментам (пасткам) у реакційних центрах (РЦ). Саме в реакційних центрах відбуваються фотохімічні реакції, тобто енергія світла використовується на виконання хімічної роботи.

Фотосинтез є окисно-відновним процесом, де вода є відновником і сама окиснюється. Вуглекислий газ є окиснювачем і сам відновлюється. Хлорофіл виконує роль **фотосенсибілізатора** – речовини, що поглинає світло, за допомогою енергії якого здійснюються хімічні перетворення інших речовин.

### Фотосистеми і електрон-транспортний ланцюг

Фотосинтетичні пігменти і зв'язані з ними молекули зібрані в тилакоїдах хлоропластів у функціональні одиниці – фотосистеми I (ФСІ) і II (ФСІІ). Для ефективного фотосинтезу необхідно, щоб рослини одночасно поглинали промені з різною довжиною хвилі, які б збуджували обидві фотосистеми, що беруть участь у фотосинтезі.

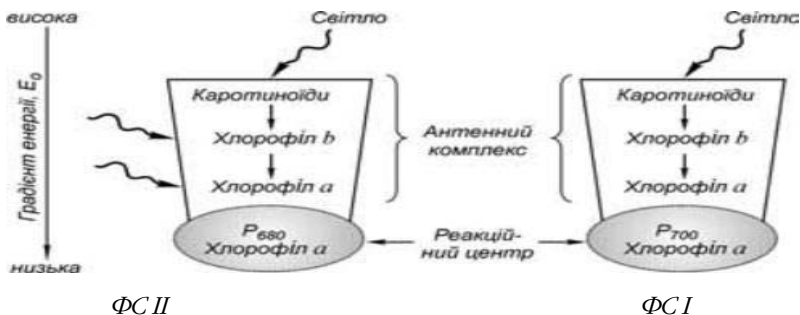


Рис. 119. Передача енергії від світлозбирального комплексу в реакційний центр ФСІІ і ФСІ.

Кожна фотосистема складається із внутрішньомембранного світлозбирального (антенного) комплексу і ядра, що включає реакційний центр (РЦ). Хоча всі пігменти поглинають фотони, однак світлозбиральні системи направляють енергію світла в РЦ, де специфічна форма хлорофілу *a* (**пастка енергії**) здатна використовувати енергію світла у фотохімічних реакціях (рис. 119).

ФСІ і ФСІІ виконують різні функції і розділені в просторі. Реакційний центр ІІ, його антенний комплекс і асоційовані білки знаходяться в ламелах гран, а ФСІ – майже винятково в ламелах строми і з боків штабелів гран, як і АТФ-синтетаза. ФСІІ діє тільки разом із ФСІ, а ФСІ в певних умовах працює самостійно.

### Фотосистема ІІ

Фотосинтетичний потік електронів бере свій початок від ФСІІ, до складу якої входять наступні елементи:

- світло збиральний комплекс ІІ (СЗК), що виконує роль антени, яка передає енергію до РЦ фотосистем;
- ядерний комплекс з реакційним центром ІІ (РЦ);
- водоокиснювальний (кисневидільний комплекс).

**Світлозбиральний комплекс ІІ** містить 200 молекул хлорофілу *a*, 100 молекул хлорофілу *b*, 50 молекул каротиноїдів і 2 молекули феофітину. Хлорофіл виконує дві функції: поглинання і передачу енергії. Передача енергії йде резонансним шляхом (механізм Ферстера) і займає для однієї пари молекул  $10^{-10}$  –  $10^{-12}$  сек. Відстань, на яку здійснюється перенесення, становить близько 1 нм. Передача супроводжується деякими втратами енергії: 60% від каротиноїдів до хлорофілу, 10% від хлорофілу *a* до хлорофілу *b*. Тому, передача можлива тільки від пігмента з максимумом поглинання з меншою довжиною хвилі до пігмента з більшою довжиною хвилі в максимумі поглинання. Саме у такому порядку взаємно локалізуються пігменти СЗК. Найбільш довгохвильові хлорофіли знаходяться в реакційних центрах. Зворотний перехід енергії неможливий. Світлозбиральні пігменти асоційовано з білками тилакоїдних мембран. Як правило, з одним білком асоційовані багато молекул пігментів. Мембранні білки мають певне положення: один кінець контактує зі стромою, інший – із внутрішньою порожниною тилакоїда.

Ядро ФСІІ – це мультибілковий комплекс (рис. ), куди входять інтегральні поліпептиди В і С, асоційовані з 11–30 молекулами хлорофілу *a*.

**Реакційний центр фотосистеми ІІ** є пігмент-білковим комплексом, розташованим в тилакоїдних мембранах і оточеним СЗК. Містить інтегральні білки *D1* і *D2*, що утворюють димер. До цих білків прив'язана спеціальна форма хлорофілу *a*, що поглинає світло



680 нм (*P680*, від англ.*P-pigment*), дві його молекули утворюють димер. До цих білків прив'язані також додаткові молекули хлорофілу *a*, безмагнієвий аналог хлорофілу *a* – феофітін, а також 2 молекули каротину і пластохінону (*Qa*, *Qb*). У реакційному центрі містяться також *Fe-білок*, що не містить у собі гем, і залізо-порфіриновий білок цитохром *b559*.

**Водоокиснювальний комплекс** розташований з боку внутрішньотилакоїдного простору. Утворений зовнішніми білками *O, P, Q*. Містить 4 іони мангану, а також іони хлору, кальцію, необхідні для виконання фотоокиснення води.

Усі частини мембранного комплексу ФСII єдині функціонально.

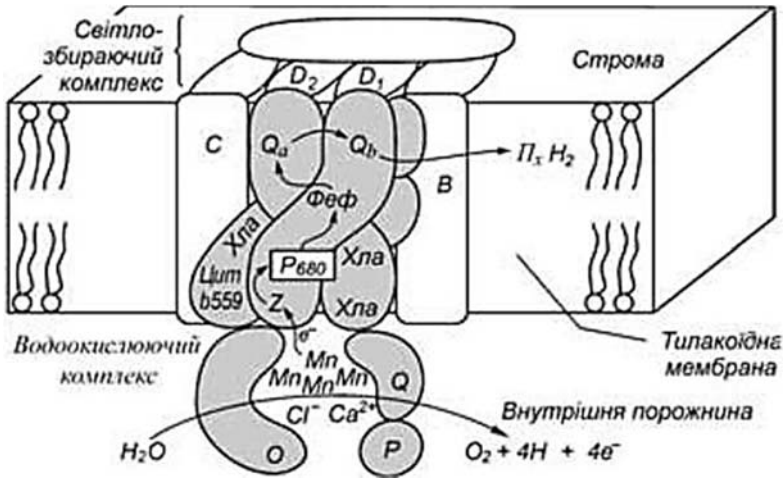


Рис.120. Модель ядра ФСII та водоокиснювального комплексу

### Алгоритм функціонування фотосистеми II

На головний пігмент реакційного центру передається енергія кванта світла з СЗК, внаслідок чого один з електронів переходить у вищий енергетичний стан. У такому стані зв'язок його з ядром ослаблюється, і збуджена молекула *P680* стає сильним відновником ( $E_0 = -0,7$  В).

$\text{Хл (P680)} + \text{квант світла} = \text{Хл}^*(\text{P680})$

*Хл (P680)* віддає електрон до акцепторів (феофітін – хінон-пластохінон).

В *P680* утворюється електронна вакансія (дірка).

$\text{Хл (P680)} - e = \text{ХлP680}^+$

Її заповнення в молекулі *P680* відбувається за рахунок води та реакцій у водоокиснювальному комплексі. Дві молекули води окиснюються і дають 4 електрони, які ідуть на відновлення молекул хлорофілу *P680*. Хлорофіл знову здатний до поглинання світла.

Таким чином, хлорофіл працює як електронний насос, що перекачує електрони від води до відповідних акцепторів.

Процес проводиться в 4 такти, і для його повного здійснення потрібно 4 кванти світла. У процесі фотоокиснення води виділяється кисень і утворюється 4 протони, які надходять у внутрішньотилакоїдний простір.

Таким чином, сумарний результат роботи ФС II – це окиснення 2 молекул води за допомогою 4 квантів світла з утворенням 4 протонів у внутрішньотилакоїдному просторі і 2 відновлених пластохінонів у мембрані.

## Фотосистема I

До складу ФСI входять наступні елементи:

- світло збиральний комплекс I (СЗК I)
- ядерний комплекс з реакційним центром I (РЦ I).

**Світлозбиральний комплекс** у ФСI містить два-три олігомери, що зв'язують каротиноїди і 200 молекул хлорофілів *a*, *b*. Ядро ФСI, включаючи реакційний центр, містить 11 білків.

**Реакційний центр** утворюють два великих поліпептиди – *1a* та *1b* ( $M = 82,4-83$  кДа), що зв'язують 100 молекул хлорофілу *a* і кілька молекул каротиноїдів. Із обома білками пов'язаний головний пігмент ФСI – одна молекула чи димер хлорофілу *a* з максимумом поглинання 700 нм (P700). Крім того, містить акцептори філохінон (вітамін K<sub>1</sub>), ферредоксин, пластоціанін, ферменти.

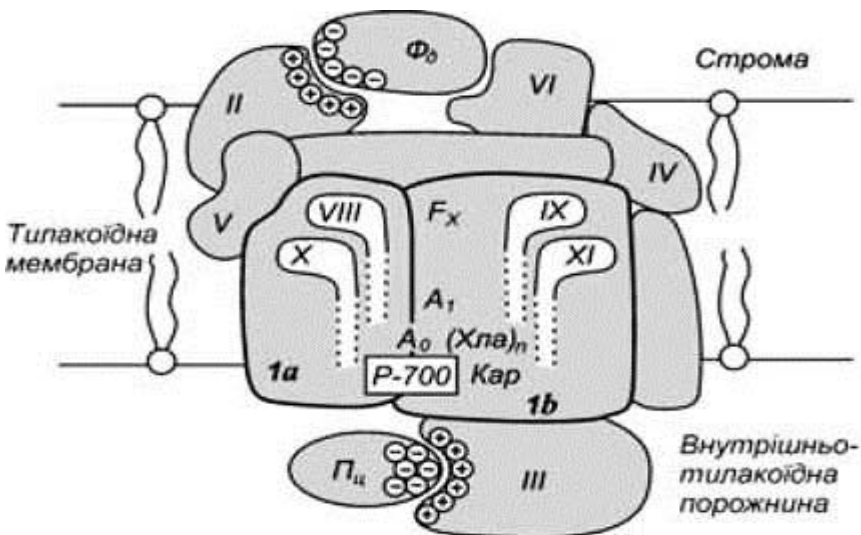


Рис. 121. Модель ядра фотосистеми I (ФС I)

### **Алгоритм функціонування фотосистеми I**

Після збудження квантом світла хлорофіл P700 відновлює первинний акцептор – хлорофіл *a*, той – вторинний акцептор (вітамін K<sub>1</sub>), після чого електрон передається на філохінон, від нього на ферредоксин, який відновлює НАДФ за допомогою ферменту ферредоксин-НАДФ-редуктази.

Окиснений P700 відновлюється за допомогою білка пластоціаніна, що окиснюється в **b<sub>6</sub>f комплексі** і транспортується до реакційного центру ФСІ з боку внутрішньотилакоїдного простору.

Крім фотосистем ФСІ і ФСІІ у процесі фотосинтезу задіяні вільні від пігментів комплекси, які забезпечують транспорт протонів: **цитохром b<sub>6</sub>f комплекс** та **АТФ – синтазний комплекс**.

**Цитохром b<sub>6</sub>f комплекс** – особливий комплекс, що не містить пігментів, виконує роль насоса і перекачує протони із строми у внутрішньотилакоїдний простір. Цим створює градієнт їхньої концентрації за рахунок енергії, яка виділяється в окисно-відновних реакціях електрон-транспортного ланцюга. 2 пластохінони забезпечують перекачування 4 протонів. Надалі трансмембранний протонний градієнт (рН строми, близький до 8, внутрішньотилакоїдного простору -5) використовується для синтезу АТФ трансмембранним ферментом *АТФ-синтазою*. Детальніше цей процес описаний нижче.

**АТФ-синтазний комплекс** – мембранний мультибілковий комплекс CF<sub>1</sub>/CF<sub>0</sub>, що знаходиться у тилакоїдній мембрані. Складається з двох частин: зовнішньої гідрофільної CF<sub>1</sub> і внутрішньої гідрофобної CF<sub>0</sub>. Гідрофобний білок CF<sub>0</sub> створює канал у непроникній для протонів тилакоїдній мембрані. Цей канал забезпечує міграцію протонів через усю мембрану тилакоїда із водної фази у гідрофобну зону мембрани.

Під електронним мікроскопом у мембранах тилакоїдів спостерігають частки двох типів, що розташовані в певному порядку. Вважають, що менші частки належать ФСІ, більші – ФСІІ.

### **Компоненти окисно-відновних систем хлоропластів**

Органічні сполуки фотосинтетичного процесу здатні віддавати чи приймати електрони, тобто брати участь в окисно-відновних реакціях. У деяких окисно-відновних реакціях передаються атоми водню. Донор електронів (відновник) і акцептор електронів (окиснювач) утворюють окисно-відновні пари.

Здатність відновника віддавати електрони окиснювачу характеризують величиною **окисно-відновного потенціалу (E<sup>0</sup>)**. За стандарт прийнятий окисно-відновний потенціал реакції  $H_2 \rightarrow 2H^+ + 2e^-$ , тобто потенціал водневого електрода. У стандартних умовах (тиску газоподібного H<sub>2</sub> у 1 атм,

концентрації іонів  $H^+$ , рівній 1 моль, що відповідає  $pH = 0$ ) окислювально-відновний потенціал водневого електрода вважають рівним 0,00 В за всіх температур.

За біологічного значення  $pH = 7$  і температури  $25\text{ }^\circ\text{C}$  величина стандартного водневого електрода дорівнює  $-0,42\text{В}$ . Окисно-відновний потенціал кисневого електрода за  $pH = 7$  дорівнює  $+0,82\text{В}$ . У різних біологічних системах напрямок руху електронів залежить від їх окисно-відновних потенціалів.

Згідно законів термодинаміки, якщо є окисно-відновна пара, то речовина з більш негативним окисно-відновним потенціалом (відновник) здатна віддавати електрони, а речовина з більш позитивним (окиснювач) буде приймати їх. Перенос електронів від негативного до позитивного потенціалу відбувається спонтанно і супроводжується виділенням енергії. Такий потік електронів по термодинамічних сходинах зверху вниз відбувається в процесі дихання.

У процесі фотосинтезу електрони рухаються від води з позитивним окисно-відновним потенціалом ( $E_0' = 0,82\text{В}$ ) і мінімальною енергією на рівень з досить негативним потенціалом і великим запасом енергії, щоб вони могли відновити НАДФ $^+$  ( $E_0' = -0,32\text{В}$ ). Отже, електрони рухаються по термодинамічних сходинах угору. Такий рух електронів вимагає значних витрат енергії, яку дає Сонце. Однак, енергії одного фотона видимого світла (у межах довжин хвиль 400-700 нм) недостатньо. Тому підняття електрона від води до НАДФ $^+$  відбувається за участю декількох фотонів і двох фотосистем.

Під час фотосинтезу від пігментів електрони передаються в окисно-відновні системи – електрон-транспортний ланцюг (ЕТЛ).

**Електрон-транспортний ланцюг** – це послідовність переносників, пов'язаних з мембраною так, що окисно-відновна система з найбільш негативним потенціалом знаходиться зверху, а з найбільш позитивним – знизу. Краще інших вивчені такі компоненти електрон-транспортного ланцюга, як пластоціанін, пластохінони, цитохроми, ферредоксини.

**Пластоціанін** (ПЦ) – мідьвмісний білок. Перенос електронів відбувається за умов зміни валентності міді ( $\text{Cu}^{2+} \rightarrow \text{Cu}^+$ ). Назва пластоціанін (синій білок) пов'язана з тим, що двовалентна мідь має сине забарвлення. Пластоціанін пов'язаний з реакційним центром ФСІ. ПЦ переносить електрони від цитохрому  $b_6$ -f-комплексу до реакційного центру ФСІ – P700.  $E_0'$  пластоціаніну дорівнює  $+0,37\text{В}$ .

**Хінони** містяться в хлоропластах у кількостях, що значно перевищують вміст усіх інших окисно-відновних систем. Хінони представлені двома класами сполук: нафтохінони і бензохінони. Представником нафтохінонів є вітамін  $K_1$ . До класу бензохінонів відносяться пластохінони і токоферилхінон (вітамін Е). Пластохінони – це похідні бензохінону з бічним поліізопреноїдним ланцюгом. Оборотно окисно-відновна система пластохінон/пластохінол–ПХ/ПХ– $H_2$  переносить із двома

електронами ще й два протони, що має винятково важливе значення для синтезу АТФ. Функції хінонів у хлоропластах різноманітні і дуже важливі. Вони здійснюють зв'язок між компонентами ФСІ і ФСІІ.

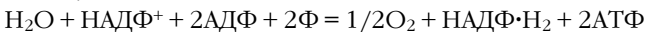
**Цитохроми** – гемвімісні білки. У порфіриновому кільці гема атом заліза змінює валентність від  $Fe^{2+}$  у відновленому стані до  $Fe^{3+}$  в окисненому. Ці дві форми цитохромів переносять електрони в ЕТЛ. У хлоропластах рослин зустрічаються різні цитохроми: цитохром f ( $E0' = +0,36$ ), цитохром b6 ( $E0' = -0,18V$ ), цитохром b559 ( $E0' = +0,06V$ ) та інші. Цитохроми b та f утворюють єдиний комплекс (цитохром b6-f-комплекс). У цей комплекс входить також 2Fe – 2S білок, так званий «центр Ріске» з  $E0' = +0,29V$ .

**Фередоксини** – низькомолекулярні залізо-сірчані білки, що містять негемінне залізо, здатне змінювати валентність ( $Fe^{2+}$  на  $Fe^{3+}$ ). Крім заліза, фередоксини містять сірку. У структурному центрі фередоксину атоми заліза розташовані лінійно і прикріплені до залишків амінокислоти цистеїну. Неорганічна сірка, зв'язуючись з атомами заліза, утворює характерну структуру – залізо-сірчані центри. Фередоксини мають дуже низький окисно-відновний потенціал ( $E0' = -0,43V$ ,  $E0' = -0,50...-0,55V$ ) і займають ключову позицію у функціонуванні ФСІ, тому що беруть участь у відновленні НАДФ+. Пластохінон, пластоціанін і фередоксин рухливі в мембрані, що важливо для здійснення електронного зв'язку між компонентами ЕТЛ.

## Модель світлової фази фотосинтезу. Нециклічне і циклічне фотофосфорилування

Головним завданням світлової фази фотосинтезу є утворення високоенергетичних сполук НАДФ·Н<sub>2</sub> і АТФ, енергія яких використовується у темнову фазу для асиміляції вуглецю. Це забезпечується послідовним рухом електронів у межах ЕТЛ. Розрізняють нециклічний шлях транспорту електронів і циклічний, або нециклічне і циклічне фотофосфорилування

Шлях електронів від води до НАДФ<sup>+</sup> у мембранах хлоропластів називають *нециклічним* потоком електронів, він сполучений з **нециклічним фотофосфорилуванням**. Назва «нециклічний» указує на те, що шлях електронів не замкнутий, нециклічний. Назва «фото» указує на те, що рух електронів відбувається за рахунок енергії світла, а «фосфорилування» пов'язане з тим, що перенос електронів поєднаний із синтезом АТФ з АДФ і ортофосфату. Нециклічне фотофосфорилування зображують сумарним рівнянням:



Щоб підняти енергію електронів від рівня води до рівня, необхідного для відновлення НАДФ<sup>+</sup>, необхідна спільна участь ФСІ і ФСІІ, зв'язаних одна з одною послідовністю переносників. Відомо, що фотозалежне окиснювання (фотоліз) води пов'язане з ФСІ, а відновлення НАДФ<sup>+</sup> пов'язане із ФСІІ.

У 1960 році Хілл на основі вищенаведених даних про склад компонентів електрон-транспортного ланцюга, величини їх окисно-відновних потенціалів і про квантовий вихід фотосинтезу запропонував схему ймовірних послідовних етапів транспорту електронів у ФСII і ФСI. Отримане зигзагоподібне зображення схеми нециклічного потоку електронів отримало назву Z-схеми. Ця схема є гіпотезою, яка досить повно узагальнює експериментальні дані, отримані в процесі вивчення світлової фази фотосинтезу.

1. Світлова енергія, зібрана антенами, передається від короткохвильових пігментів до довгохвильових і направляється в пастку РЦ ФСII – P680.

2. Молекула P680 в основному стані має малий запас енергії ( $E_0' = 1,03$ ), після поглинання енергії світла переходить у збуджений стан P680, багатий енергією ( $E_0'$  від 0,7 до 0,98).

3. Дуже швидко P680 передає багатий енергією електрон у ЕТЛ *первинному акцептору* **феофітину a**. Феофітин – це хлорофіл, у якого центральний атом  $Mg^{2+}$  замінений на  $2H^+$ .

4. Передача електрона від молекули P680 феофітину створює в P680 дефіцит електрону (електронну дірку) і перетворює його у винятково сильний окиснювач.

5. Дефіцит покривається за рахунок сполуки Z (ймовірно тирозиновий залишок білка D1). Тепер P680 знову готовий до фотохімічної реакції. Нейтралізація виниклого  $Z^+$  здійснюється за рахунок води, як «вторинного донора електронів». (Докладніше фотоокиснення води буде розглянуто нижче).



Рис. 122. Z – схема фотосинтезу. Первинний акцептор: феофітин. Цитохромний комплекс: пластохінон – цитохром b – цитохром f – пластоціанін

6. Первинний акцептор феофітин передає електрон далі первинному пластохінону ПХ (Qa), а від нього – вторинному пластохінону (Qb).

7. У РЦ знову відбувається фотохімічна реакція, P680 швидко віддає електрон феофітину, той першому хінону, а він – другому. Двічі відновлений хінон Qa<sup>2-</sup> бере із строми два протони і перетворюється в пластогідрохінон, пластохінол (QH<sub>2</sub>). Вважають, що зв'язані з РЦ пластохінони функціонують як шлюзи двох електронів.

8. Пластохінол відокремлюється від комплексу ФСII, дифундує в мембрані і передає два електрони цитохром-b6-f-комплексу. Процес переносу електронів і протонів через мультибілковий цитохром-b6-f-комплекс ще вивчається. Вважають, що за умов прямого лінійного процесу один електрон надходить у білок Ріске (FeSR), що передає його цитохрому f. Від цитохрома f електрон переходить до рухливого переносника електронів пластоціаніна, а від нього – окисненому реакційному центру ФСI P700.

9. Другий електрон включається в циклічний процес, так званий цикл Q, коли електрони транспортуються за участю цитохрома b і системи «пластохінон – пластохінол».

10. Одночасно через мембрану усередину порожнини тилакоїда транспортуються додаткові протони, створюючи протонний градієнт, необхідний для синтезу АТФ. Це так званий АТФ – синтазний комплекс, який працює як протонний насос. (Детальніше розглянемо нижче).

У ЕТЛ від P680 до пластоціаніну електрони опускаються з рівня E0' = -0,78В (P680) до E0' = +0,37В (пластоціанін). Енергія, що виділяється, дорівнює 79 кДж (з розрахунку на 2 моля електронів), що теоретично достатньо для синтезу двох молекул АТФ. Після того, як електрон спустився вниз згідно з градієнтом окисно-відновного потенціалу, забезпечуючи синтез АТФ, його потрібно знову підняти на рівень з досить негативним потенціалом, щоб відновити НАДФ<sup>+</sup>. Цю роботу виконує ФСI.

1. У фотосистемі I хлорофіл P700 в основному стані має E0' = +0,52, а після поглинання кванта довгохвильового червоного світла відбувається збудження і P700 стає сильним відновником (E0' від -0,9 до -1,2В). Він віддає електрон первинному акцептору A0, імовірно, молекулі хлорофілу a.

2. Катіон P700<sup>+</sup>, що залишається, нейтралізується електроном від пластоціаніну.

3. Від переносника A0 електрон переходить до переносника A1 – молекули вітаміну K і далі до переносника Fx. Переносник Fx1 є залізо-сірчаним центром з низьким окисно-відновним потенціалом (E0' = -0,7В).

4. Потім електрон переноситься на Fe–4S центри, прикріплені до поліпептиду. Переносники FA і FB відновлюють ферредоксин – невеликий рухливий водорозчинний Fe-S білок, що лежить на зовнішній стороні ФСI, та зв'язаний з поліпептидом.

5. Від ферредоксину електрон переходить до акцептора з  $E_0' = -0,38\text{В}$  – це флавопротеїновий фермент ферредоксин-НАДФ<sup>+</sup>-оксидоредуктаза.

6. Для відновлення ферредоксин – НАДФ<sup>+</sup>-оксидоредуктази необхідні два електрони і два протони, що походять відповідно від двох молекул відновленого ферредоксину і з водного середовища (цим зрівноважується виділення двох протонів під час фотолізу води).

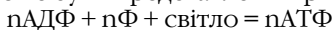
7. Відновлений флавопротеїн відновлює НАДФ<sup>+</sup> з утворенням НАДФ·Н<sub>2</sub>.

Так завершується нециклічний транспорт електронів, чи транспорт із відкритим ланцюгом, початий під час окиснювання води. Основні його кінцеві продукти – це НАДФ·Н<sub>2</sub>, АТФ (див. нижче), а побічний продукт – кисень.

### ***Циклічний перенос електронів (циклічне фосфорилування)***

У 1955 р. Д. Арнон показав, що навколо ФСІ можна штучно викликати циклічний перенос електронів за допомогою введення ззовні окисно-відновних систем. Пізніше встановили, що ФСІ може працювати незалежно від ФСІІ і циклічний перенос електронів відбувається й у звичайних умовах.

Працюючи в режимі циклічного переносу електронів, P700 одержує енергію від пігментів-антен ФСІ, переходить у збуджений стан і піднімає електрони на високий енергетичний рівень. Ймовірним першим акцептором електронів від P700 є мономерний хлорофіл а. Наступний акцептор – F-S-центр із потенціалом -0,7В. Далі через ряд переносників електрон надходить до ферредоксину. Ферредоксин направляє електрон назад до цитохром-b6f-комплексу. Там електрон включається в цикл, а потім через пластоціанін повертається назад до донора P700, і цикл замикається. За умов циклічного транспорту електронів вода не окиснюється, НАДФ<sup>+</sup> не редукується, але відбувається транспорт протонів у порожнину тилакоїда. Виникає протонний градієнт, що може бути використаний для синтезу АТФ. Процес циклічного фосфорилування може бути представлений рівнянням:



Синтез АТФ у процесі циклічного транспорту електронів активно йде в хлоропластах клітин обкладки у C4-рослин. Саме по собі циклічне фотофосфорилування не здатне підтримувати реакції темної фази фотосинтезу.

Вважають, що циклічне фосфорилування є найбільш примітивним і древнім механізмом збереження енергії Сонця, що відбувався ще в анаеробних умовах існування життя. У сучасних рослин воно відбувається в тому випадку, коли клітина має надлишок НАДФ·Н<sub>2</sub>, а додаткова АТФ використовується не на темнові реакції фотосинтезу, а на синтез інших речовин в хлоропластах: на синтез крохмалю, пігментів, ліпідів, нуклеїнових кислот. Хоча Z-схема –



експериментально добре обґрунтована гіпотеза, в останні роки усе більше визнання знаходить припущення про існування декількох альтернативних шляхів транспорту електронів від  $H_2O$  до  $НАДФ^+$ .

### Система фотоокиснення води і виділення кисню

У 1941 р. А. П. Виноградов і Р. В. Тейс (колишній СРСР) на основі дослідів з ізотопом кисню  $^{18}O_2$  остаточно довели, що джерелом  $O_2$ , виділеного під час фотосинтезу, є вода.

Кисень, що утворився під час фотосинтезу, був міченим тільки в тому випадку, якщо мітили кисень води. Виділення кисню з води пов'язано з діяльністю ФСII, її реакційного центра P680. Послідовність подій ймовірно відбувається у наступному порядку: після того як реакційний центр ФСII – P680 передав електрони в ЕТЛ і окислився (P680<sup>+</sup>), його потрібно відновити (передати електрони), щоб нециклічний потік електронів не перервався. Донором електронів для P680 служить вода. Катіон P680<sup>+</sup> забирає електрон від сполуки Z, імовірно, тирозинового залишку в білку D. У свою чергу катіон Z<sup>+</sup> відбирає електрон у води. Вода – дуже стабільна молекула, її окиснення з утворенням  $O_2$  пов'язане з великими труднощами. Тільки унікальна система водоокисного комплексу справляється з цією задачею і служить джерелом  $O_2$  в атмосфері Землі. Хімічний механізм процесу вивчений слабо. У реакції окиснення води головну роль виконує група з 4 іонів мангану (Mn-кластер), асоційована з білками водоокисного комплексу, білком D1 і, можливо, D2, також потрібні іони Cl<sup>-</sup> і Ca<sup>2+</sup>. Зараз припускають, що водоокисна система – це цикл, який продукує із двох молекул води кисень, 4 електрони і 4 протони, що надходять у порожнину тилакоїда і використовуються для створення протонного градієнта і синтезу АТФ.

Відношення кількості молекул  $O_2$ , що виділилися, чи зв'язаного  $CO_2$  до кількості поглинутих квантів називається **квантовим виходом**. Зворотна величина означає потребу в квантах. Відповідно до другого закону фотохімії для кожного акту збудження потрібний один квант. Для виділення однієї молекули  $O_2$  необхідним є поглинання 4 квантів (див. вище). Якщо врахувати, що потрібно збудити дві фотосистеми, то мінімальна квантова витрата дорівнює 8 квантам, а квантовий вихід відповідно 1/8. Реально на виділення однієї молекули кисеню витрачається енергія 10-15 квантів.

### Механізм фосфорилування

Учені багатьох країн тривалий час намагались з'ясувати молекулярні механізми, за допомогою яких вільна енергія, що вивільняється під час транспортування електронів через мембрану, трансформується в енергію фосфатних зв'язків АТФ.

Мембрани, у яких енергія зовнішніх ресурсів перетворюється в енергію АТФ, називають **спряженими**. До них відносяться тилакоїдні мембрани хлоропластів, внутрішні мембрани

мітохондрій, а також мембрани і хроматофори деяких бактерій. Хоча проблема вивчена не до кінця, у даний час для пояснення механізму синтезу АТФ найбільшим визнанням користується хеміосмотична теорія, сформульована в 1961 р. англійським біохіміком П. Мітчелом і доповнена в наступні роки.

Хеміосмотична теорія припускає, що мембрана, яка розділяє внутрішній і зовнішній реакційні простори, повинна бути замкненою і непроникною для протонів і гідроксидіонів. Розташовані в мембрані переносники електронів здійснюють векторний перенос: в одну сторону  $e^-$  і  $H^+$ , а в зворотню – тільки  $e^-$ . У результаті по одну сторону мембрани накопичується надлишок іонів  $H^+$ , тобто виникає електрохімічний потенціал іонів  $H^+$ . Він складається з двох частин:

- 1) різниці рН, чи осмотичного (хімічного) градієнту концентрації іонів  $H^+$  у міжмембранному просторі й у матриці;
- 2) градієнту електричного потенціалу, обумовленого положенням іонів.

Наприклад, катіон  $H^+$  накопичується на внутрішній і аніон  $OH^-$  – на зовнішній поверхні мембрани. Таким чином, формою запасу вільної енергії, утвореної окисно-відновними реакціями ЕТЛ, є створення високоенергетичного стану у вигляді електрохімічного потенціалу іонів  $H^+$ . Електрохімічний потенціал є рушійною силою для протікання реакції фосфорилування.

У подальшому, згідно хеміосмотичної гіпотези, протони можуть проходити через мембрану тільки на ділянці, де розташований мультибілковий АТФ-синтазний комплекс. Фермент АТФ-синтаза складається з ферментативно активного сполучного комплексу  $CF_1$ , що має вигляд сферичної головки, яка виступає з мембрани, та внутрішньомембранного компонента  $CF_0$ . Білок  $CF_0$  не проявляє каталітичної активності, він містить усередині канал для транспорту іонів  $H^+$  через мембрану до комплексу  $CF_1$ . Синтез АТФ сполучений зі зворотним пасивним транспортом іонів  $H^+$  через протонний канал АТФ-синтази. Молекулярний механізм цього явища досі не розкритий. Припускають, що синтез АТФ зв'язаний з енергозалежними змінами конформації каталітичних білків, що відбуваються в головці ( $CF_1$ ) АТФ-синтази. Розглянемо схему процесу фотофосфорилування в тилакоїдах.

За допомогою переносників електронів протони масово надходять через мембрану у внутрішній простір тилакоїда. Концентрація протонів зростає частково за рахунок окиснювання пластохінону на внутрішній стороні мембрани, частково за рахунок фотозалежного розпаду води. У результаті внутрішня сторона мембрани тилакоїда здобуває позитивний заряд (низьке рН), зовнішня – негативний заряд (високе рН). Різниця на світлі між зовнішньою і внутрішньою сторонами тилакоїда може досягати 2-2,5 одиниці рН, а мембранний потенціал – 20-50 мВ і більше. Такий стан потребує «розрядження» системи. Відповідно до законів термодинаміки, із внутрішнього простору тилакоїда повинен

відбуватися зворотний пасивний перетік протонів назовні в струму за градієнтом концентрації. Він здійснюється через протонний канал АТФ-синтазного комплексу і є рушійною силою синтезу АТФ.

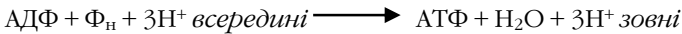
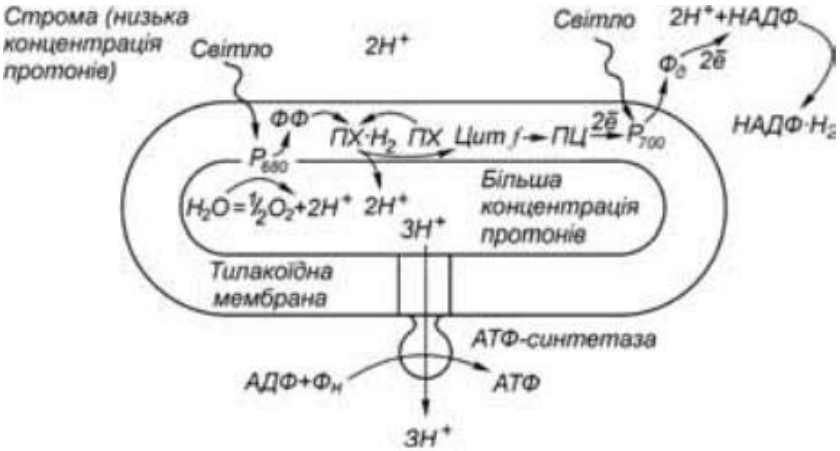


Рис. 123. Механізм фотофосфорильовання згідно з хеміосмотичною теорією: ПХ – пластохінон; ПЦ – пластоціанін; ФД – ферредоксин; ФФ – феофітин

За розрахунками, на кожні три протони, що проходять через АТФ-синтазу, утвориться одна молекула АТФ. Слід зазначити, що АТФ-синтаза є оборотною системою. За умов надлишку АТФ вона каталізує гідроліз АТФ, сполучений з виштовхуванням протонів у зворотному напрямку. Оборотність реакції АТФ-синтази має надзвичайно важливе значення для клітини. АТФ клітини може бути використано АТФ-синтазою для створення протонного градієнту, тобто фермент може відігравати роль “протонного насоса”. Завдяки оборотності процесів, що протікають в мембрані, протонний градієнт і АТФ можуть ніби взаємно перетворюватися один в одного. Це має велике значення для ряду інших процесів, таких як транспорт речовин, процеси біосинтезу.

Таким чином, у світловій фазі утворюються два основних типи хімічних речовин:

- 1) сполуки з високим відновним потенціалом (ферредоксин відновлений, НАДФ·Н<sub>2</sub>), необхідні для відновних процесів,
- 2) сполуки з макроергічними зв'язками (АТФ), універсальна форма запасу енергії в клітині.

Ці сполуки є активними метаболітами і не можуть бути накопичені у великих кількостях. Тому їхня енергія

використовується для побудови більш інертних речовин – вуглеводів та ін. Завдяки тому, що вуглець здатний створювати багаті воднем, тобто енергією, комплекси, саме вуглеводи виявляються головним стабільним концентратом сонячної енергії. Їх синтез відбувається у темновій фазі фотосинтезу.

### Темнова фаза фотосинтезу

Реакції темної фази протікають у стромі хлоропласту і не обумовлені наявністю світла безпосередньо. Однак назва «темнова фаза» має більше історичний характер, оскільки, як тепер встановлено, світло й у цій фазі використовується для активації ряду ферментів. Цю фазу називають також біохімічною, чи ферментативною, тому що темнові реакції контролюються ферментами.

У вищих рослин відомо три різних механізми темнових реакцій, або вірніше вважати, що є один основний процес і два його варіанти. Основний процес – це фіксація  $\text{CO}_2$  у циклі Кальвіна, названого так на честь ученого М. Кальвіна (США).

Рослини, у яких відбуваються тільки реакції цього циклу, називають  $\text{C}_3$ -рослинами. Вони поширені в географічних зонах з помірним кліматом, оптимальна денна температура для фіксації  $\text{CO}_2$  у них від 15 до 25 °С. Інші варіанти цього процесу –  $\text{C}_4$  – шлях. Рослини- $\text{C}_4$ , що здійснюють  $\text{C}_4$ -фотосинтез, поширені в зоні посушливого тропічного клімату, але можуть рости й у зонах з помірним кліматом.

Крім того, зустрічається і процес, який називають метаболізмом органічних кислот за типом сукулентних рослин із родини Товстолисті (*Crassulaceae*). Інакше цей процес називають САМ-метаболізм (від англ. Crassulacean acid metabolism). Багато сукулентів, що живуть у зонах з різко посушливим кліматом, здійснюють САМ-метаболізм.

У  $\text{C}_4$ -рослин і САМ-рослин також відбувається цикл Кальвіна, але процес перетворення  $\text{CO}_2$  у вуглеводи також включає й інші реакції, специфічні для кожної групи рослин.

### Цикл Кальвіна ( $\text{C}_3$ – шлях фотосинтезу)

М. Кальвін зі співробітниками вивчав (1946-1953 рр.) послідовність перетворень вуглецю в реакціях фотосинтезу, використовуючи нові на той час методи. Він працював з радіоактивним ізотопом вуглецю  $^{14}\text{C}$  з подовженим періодом розпаду (період напівропаду 5720 років), а також використовував радіоавтографію і мало відому в той час паперову хроматографію. Після експозиції 5 с і менше мічений вуглець знайшли в першому продукті фотосинтезу. Цим продуктом виявилася фосфогліциринова кислота, що має три атоми вуглецю. Звідси інша назва циклу Кальвіна – **шлях  $\text{C}_3$** . Уже через одну хвилину після

початку інкубації в рослині з  $14\text{CO}_2$  синтезувалися цукри, органічні кислоти, різні амінокислоти.

**Цикл Кальвіна, або відновлювальний пентозо-фосфатний цикл, складається з трьох стадій:**

- карбоксилювання
- відновлення
- регенерація акцептора  $\text{CO}_2$ .

*На першій стадії* до рибулозо-1,5-бісфосфату приєднується  $\text{CO}_2$  під дією ферменту рибулозобісфосфат-карбоксилаза/оксигенази (РyБісКO) Цей найважливіший фермент знаходиться в стромі хлоропластів у великій кількості: його вміст складає 50 % усіх розчинних білків листка. Вважають, що це найпоширеніший у природі білок. Фермент складається з 8 великих субодиниць, що виконують каталітичні функції, і 8 малих регуляторних субодиниць, організованих у єдину структуру. Для прояву каталітичної активності РyБісКO має потребу в присутності іонів  $\text{Mg}^{2+}$ . Крім карбоксилазної, фермент має також оксигеназну активність, що виявляється в процесі **фотодихання**. Карбоксилазна чи оксигеназна активність ферменту залежить від концентрації  $\text{CO}_2$  і  $\text{O}_2$  у стромі хлоропласта. Субстрати  $\text{CO}_2$  і  $\text{O}_2$  взаємно конкурентні.

Як субстрат РyБФ-карбоксилаза використовує переважно  $\text{CO}_2$ . В результаті утворюється проміжне нестійке з'єднання, що розпадається на дві молекули 3-фосфогліцеринової кислоти (ФГK).

*У другій стадії* 3-ФГK в два етапи відновлюється. Спочатку вона фосфорилується АТФ під дією фосфорогліцерокінази, потім НАДФН<sub>2</sub> під дією тріозофосфатдегідрогенази, її карбоксильна група окиснюється до альдегідної і вона стає вуглеводом 3-фосфогліцеринином альдегідом (ФГА).

*У третій стадії* беруть участь 5 молекул 3-ФГА, які через утворення 4-, 5-, 6- і 7-вуглецевих зв'язків об'єднуються в 3- 5-вуглецевих рибулозо-1,5-бісфосфати, для чого необхідні 3 АТФ. Нарешті, отримано дві 3-ФГА необхідні для синтезу глюкози.

Для утворення однієї молекули глюкози потрібно 6 обертів циклу, 6  $\text{CO}_2$ , 12 НАДФН і 18 АТФ.

Тріоза 3-ФГА – це перший цукор, що утворюється під час фотосинтезу. Як тільки утвориться 3-ФГА власне фотосинтез закінчується, тому що всі подальші реакції відбуваються й у нефотосинтезуючих організмах (тварин, грибів).

Молекули 3-ФГА, утворені в циклі Кальвіна, використовуються для різних цілей:

- 1/6 їхня частина використовується на синтез вуглеводів, серед яких переважають сахароза і крохмаль,
- 5/6 – на регенерацію рибулозобісфосфату – первинного акцептора  $\text{CO}_2$ .

У випадку, якщо 3-ФГА використовується для синтезу вуглеводів, він ізомеризується в дигідроксиацетонфосфат (ДГАФ). Цю реакцію

каталізує фермент *триозофосфатізомераза*. Далі дві тріози – 3-ФГА і ДГАФ поєднуються й утворюється цукор фруктозо-1,6-біфосфат.

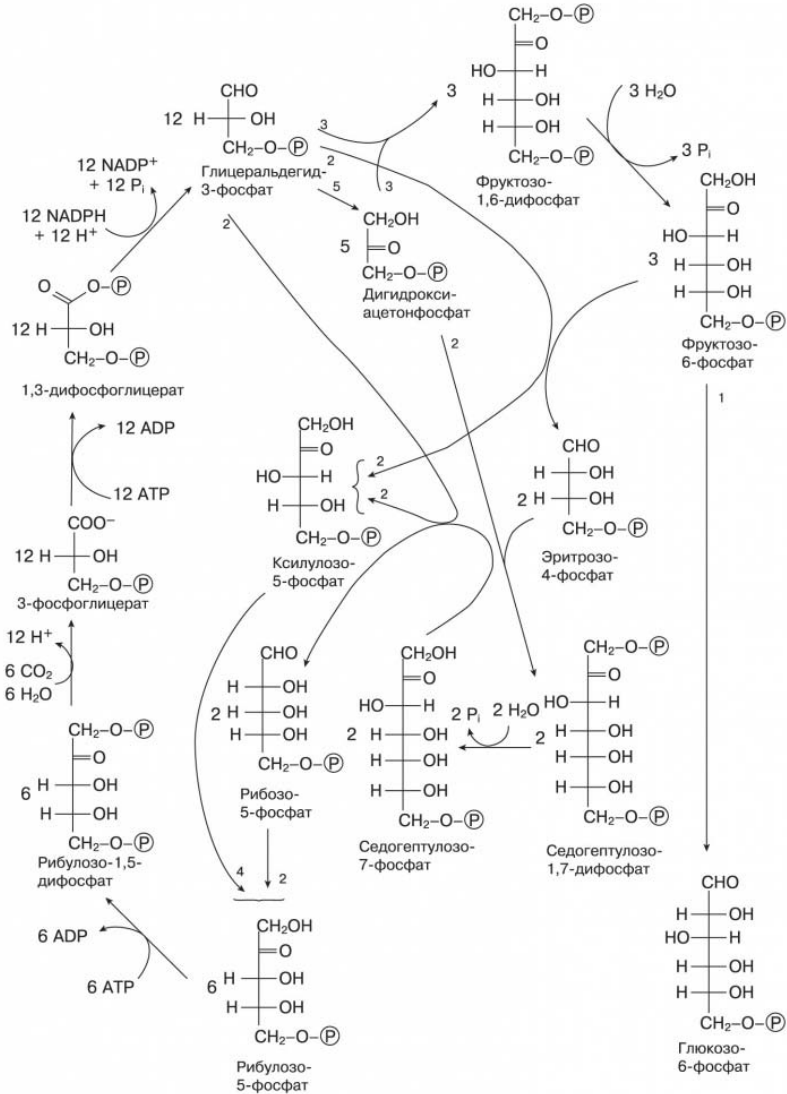


Рис. 124. Темнова фаза фотосинтезу (цикл Кальвіна)

Цю реакцію каталізує фермент *фруктозобіфосфатальдолаза*. Утворений фруктозо-1,6-біфосфат дефосфорилується з утворенням фруктозо-6-фосфату. Фосфатну групу відщеплює *фруктозобіфосфатаза*. Фруктозо-6-фосфат виводиться з циклу Кальвіна і за допомогою ферменту *глюкозофосфатізомерази* перетворюється в глюкозо-6-фосфат.

Таким чином, з'являються монофосфати глюкози і фруктози, з яких пізніше утворюється два основних вуглеводи – сахароза і крохмаль.

## Фотодихання

**Фотодихання** – це катаболічний процес, що відбувається тільки на світлі в усіх  $C_3$ -рослин за умов взаємодії фотосинтетичного апарату, хлоропластів, пероксисом, мітохондрій і не супроводжується утворенням АТФ.

Біохімічною основою фотодихання є **подвійна функція основного ферменту циклу Кальвіна – рибулезобіфосфаткарбоксилази** (RuBisCO), що за низького вмісту  $CO_2$  і високого –  $O_2$  може функціонувати як **оксигеназа**.

У природних умовах цей фермент на кожні два-три карбоксилювання викликає одне оксигенування. У хлоропластах за високого вмісту  $O_2$  у повітрі рибулезобіфосфаткарбоксилаза-оксигеназа взаємодіє з киснем, в результаті відбуваються окисні розщеплення рибулезобіфосфату на фосфогліколеву і фосфогліцеринову кислоти.

Фосфатна група відразу ж відщеплюється, і фосфогліколева кислота перетворюється в гліколеву (гліколат).

Гліколат із хлоропластів проникає в пероксисоми, де починається, так званий, *гліоксилатний шлях*. У пероксисомах гліколат окиснюється ферментом гліколатоксидазою до гліоксилату. Фермент гліколатоксидаза використовує одну молекулу  $O_2$  і утворює одну молекулу  $H_2O_2$  на кожну молекулу окисненого гліколату.

У пероксисомах  $H_2O_2$  під дією ферменту каталази розпадається на  $H_2O$  і  $O_2$ . У подальших реакціях фотодихання гліоксилат амінується з утворенням амінокислоти гліцину. Гліцин транспортується в мітохондрії, де з двох його молекул утворюється одна молекула амінокислоти серину, а також вивільняються вуглекислий газ і аміак  $NH_3$ .

Вуглекислий газ виділяється назовні як кінцевий продукт фотодихання або частіше використовується в процесі фотосинтезу. Аміак проникає в хлоропласти, де використовується для синтезу амінокислот. Серин надходить у пероксисоми, де після ряду перетворень утворюється гліциринова кислота, яка у свою чергу переходить у хлоропласти, там фосфорилується з утворенням 3-фосфогліциринової кислоти, чим завершується процес

фотодихання. 3-ФГК у хлоропластах включається у цикл Кальвіна. Загальне рівняння фотодихання записують так:

**2 рибулезобіфосфат + 3O<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O = 3 молекули 3-фосфогліцеринової кислоти + CO<sub>2</sub> + Ф**

За розрахунками, фотодихання зменшує чисту продуктивність фотосинтезу C<sub>3</sub>-рослин на 30-50%. Для сільськогосподарських рослин розроблялися хімічні й генетичні способи штучного пригнічення цього процесу. Однак дослідження останніх років показали, що одночасно зі зниженням фотодихання зменшувалася швидкість асиміляції CO<sub>2</sub> і чиста продуктивність фотосинтезу, тобто пригнічення фотодихання не підвищувало продуктивність рослин. Оскільки дотепер не знайдено рослин, у яких фотодихання цілком відсутнє, імовірно, цей процес рослинам корисний. Наприклад, фотодихання поглинає надлишок АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>, які можуть утворитися у світловій фазі за надмірно високої інтенсивності освітлення, а продихи закриті і немає CO<sub>2</sub>. Результатом фотодихання є утворення ряду важливих амінокислот (серин, гліцин), необхідних для вторинних біосинтезів.

Порівняльний аналіз ферменту різних організмів показує, що РуБісКО існувала вже 3,5 млрд років тому, коли в атмосфері було мало кисню і вже до того часу зайняла ключову позицію в циклі асиміляції вуглецю під час фотосинтезу. У ході еволюції в ряду рослин виникли механізми, що мінімізують фотодихання, не пов'язані з модифікацією РуБісКО. До таких механізмів належать різні типи C<sub>4</sub>-фотосинтезу та САМ-фотосинтез. У цих біохімічних шляхах первинну фіксацію вуглекислоти здійснює фосфоенолпіруваткарбоксилаза (ФЕП-карбоксилаза), що дозволяє в результаті концентрувати вуглекислоту в місці її асиміляції в реакції карбоксилювання рибоксинбіфосфату, яка каталізується РуБісКО.

### **C<sub>4</sub>-фотосинтез, цикл Хетча-Слека-Карпілова**

За умов низької концентрації розчиненого в стромі CO<sub>2</sub> РуБісКО каталізує реакцію окиснення рибулезо-1,5-біфосфату і його розпад на 3-фосфогліцеринову кислоту і фосфогліколеву кислоту, яка вимушено використовується в процесі фотодихання. Для збільшення концентрації CO<sub>2</sub> рослини C<sub>4</sub> типу змінили анатомію листка. Цикл Кальвіна у них локалізується в клітинах обкладки провідного пучка, в клітинах мезофілу ж під дією ФЕП-карбоксилази фосфоенолпіруват карбоксилюється з утворенням щавелеоцтової кислоти, яка перетворюється на малат або аспартат і транспортується в клітини обкладки, де декарбоксилюється з утворенням пірувату, що повертається в клітини мезофіла.

C<sub>4</sub>-фотосинтез практично не супроводжується втратами рибулезо-1,5-біфосфату з циклу Кальвіна, тому ефективніший. Проте він вимагає не 18, а 30 АТФ на синтез 1 молекули глюкози. Це виправдовує себе в тропіках, де жаркий клімат вимагає тримати



продихи закритими, що перешкоджає надходженню CO<sub>2</sub> в листок, а також за рудеральної життєвої стратегії.

Для C<sub>4</sub> рослин характерна висока інтенсивність фотосинтезу: 40-80 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup> поверхні листа за годину. Для C<sub>3</sub>-рослин ця величина складає 15-40 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup> за 1 годину. Для C<sub>4</sub>-рослин також характерні високі швидкості росту (4-5 г сухої маси на 1 дм<sup>2</sup> поверхні листа за день) у порівнянні з 0,5-2 г у C<sub>3</sub>-рослин. C<sub>4</sub>-рослини більш ефективно витрачають воду – 250-350 г на збільшення маси на 1 г, у той час як рослини C<sub>3</sub> витрачають 450-950 г. C<sub>4</sub>-рослини більш урожайні в умовах посушливої тропічної зони. Вони ефективніше використовують високу температуру, високу інтенсивність освітлення, краще переносять посуху. Однак у прохолодних і більш вологих районах помірної зони C<sub>3</sub>-рослини успішно конкурують із C<sub>4</sub>-рослинами, оскільки їм не потрібна додаткова енергія для дворазової фіксації CO<sub>2</sub>, що дає їм деяку перевагу в умовах меншого освітлення. За продуктивністю C<sub>3</sub>- і C<sub>4</sub>-рослини рівні в умовах, де багато CO<sub>2</sub> і води. До групи C<sub>4</sub>-рослин відносяться 500 видів із 13 родин. З найважливіших в економічному відношенні до рослин C<sub>4</sub>-типу відносяться кукурудза, цукрова тростина, різні види проса. Багато злісних бур'янів є C<sub>4</sub>-рослинами: свинорий, щиряца, смика-вєць, плоскуха звичайна.

## САМ фотосинтез

САМ (Crassulaceae acid metabolism) фотосинтез характеризується розділенням асиміляції CO<sub>2</sub> і циклу Кальвіна не в просторі, як у C<sub>4</sub>, а в часі. Вночі у вакуолях клітин за аналогічним описаним вище механізмом за відкритих продихів накопичується малат, вдень за умов закритих продихів відбувається цикл Кальвіна. Цей механізм дозволяє максимально економити воду, проте поступається в ефективності і C<sub>4</sub>, і C<sub>3</sub>. Він виправданий за стретолерантної життєвої стратегії.

**Відновлення (репарація) і регуляція фотосинтетичного апарата.** Щоб уникнути ушкоджень від надмірного надходження світла, фотосинтетичні організми мають багато реparatorних і регуляторних механізмів.

1. Рівномірний перерозподіл світла між фотосистемами залежить від дії ферментів *протейніназ*. Протейнінази містяться в мембранах тилакоїдів і здатні фосфорилувати певні залишки амінокислоти треоніну на поверхні світлозбирного комплексу (СЗК) ФСII. У нефосфорильованому стані СЗКII передає енергію ФСII, а у фосфорильованому – ФСI.

2. Регулювання освітлення (гасіння надлишку сонячної енергії) може здійснюватись за участю каротиноїдів, зокрема, зеаксантину та віолоксантину. Наявність в антенах великої кількості зеаксантину пов'язане із сильним гасінням енергії, а якщо багато віолоксантину, то гасіння слабке. Ці каротиноїди здатні взаємоперетворюватися за участі ферментів *етоксидази* і

*дезепоксидази*. Сильніше освітлення активує дезепоксидазу, і, як наслідок, віолоксантин перетворюється в зеаксантин; слабке освітлення активує епоксидазу, і зеаксантин перетворюється у віолоксантин. Утворення зеаксантину вимагає участі аскорбінової кислоти, утворення віолоксантину – НАДФ•Н<sub>2</sub>.

3. Надлишкове опромінення сприяє утворенню отруйних сполук: пероксиду водню (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), гідроксил радикалу (ОН).

4. Детоксикація отруйних сполук здійснюється за допомогою ферменту супероксиддисмутаза й аскорбінової кислоти. Якщо це не спрацює, то ушкоджується Д1 білок ФСII. Настає фотоінгібування, білок Д1 – центральна частина РЦ фотосистеми II – руйнується. Фотосинтез відновлюється після нового синтезу білка Д1 і його входження у ФСII. ФСII чутлива до дії супероксиду (O<sup>2</sup> I), тому що він здатний взаємодіяти з ферредоксином і перешкоджати використанню електронів для відновлення CO<sub>2</sub>.

### **Екологія фотосинтезу**

Фотосинтетична продуктивність значно залежить від факторів довкілля – інтенсивності та спектрального складу світла, концентрації CO<sub>2</sub>, температури, водного режиму рослин, мінерального живлення, забруднення атмосфери шкідливими газами та важкими металами, тощо. Кожен із факторів ми розглядаємо окремо, тоді як в природі вони завжди діють в певному співвідношенні, взаємно.

#### ***Інтенсивність світла***

Серед багатьох факторів, від яких залежить фотосинтез, на перше місце слід поставити світло. Показником ефективності використання сонячної енергії є коефіцієнт корисної дії (ККД). ККД – це відношення кількості енергії, яка запасується у продуктах фотосонячної радіації або фітомасі врожаю, до кількості використаної сонячної радіації. Для різних рослин і в різних умовах вирощування цей коефіцієнт складає: 2,5-5,7 (кукурудза) або 1,1-6,3 (озима пшениця). У середньому листки поглинають до 85% енергії фотосинтетично активних променів (400-700 нм) та 25% енергії інфрачервоних променів, що становить близько 55% енергії загальної радіації. В той же час на фотосинтез витрачається лише 1,5-2 % ФАР (фотосинтетично активної радіації).

Початкові і середні ступені фотосинтезу не залежать від темнових реакцій. По мірі зростання інтенсивності світла швидкість фотосинтетичних реакцій сповільнюється – спостерігається так званий вихід на плато.

Різна інтенсивність світла, якісний склад його впливають і на утворення різних продуктів фотосинтезу. Наприклад, у листках квасолі слабка освітленість (до 2000 лк) сприяє синтезу переважно амінокислот і в меншій мірі – вуглеводів.

Червоні промені виявляються найефективнішими для фотосинтезу. Слід зазначити велику пластичність зеленої рослини за відношенням до змін освітлення.

### ***Температура***

Вплив температури на фотосинтез як правило, зворотній, якщо її значення не виходить за межі стійкості найважливіших систем листка. Фотосинтез залежить від інтенсивності освітлення. За умов низької освітленості фотосинтез практично не залежить від температури, його інтенсивність однакова як за + 15°C так і за + 25°C. Це пояснюється тим, що при незначному освітленні інтенсивність фотосинтезу лімітується швидкістю протікання світлових реакцій. Навпаки, при високій освітленості швидкість фотосинтезу залежить від швидкості світлових реакцій.

Найсприятливішою температурою є температура в діапазоні від 10°C до 35°C. Часто пригнічення фотосинтезу спостерігається за порівняно невисоких температур, після + 25°C. Однак верхні і нижні межі температур не можуть бути чітко фіксовані і залежать від виду, стадії розвитку та всього комплексу зовнішніх умов.

Найчутливіші до температури реакції карбоксилювання, синтезу кінцевих продуктів відновлення CO<sub>2</sub> – крохмалю та цукрози, а також піратранспортування фотоасимілятів до інших нефотосинтезуючих органів.

### ***Вплив вмісту CO<sub>2</sub> у повітрі***

В основному у процесі фотосинтезу використовується вуглекислий газ атмосферного повітря (0,03%), хоча є дані, що частково CO<sub>2</sub> може надходити у рослину через кореневу систему із ґрунту.

Одним із обмежуючих факторів фотосинтезу є концентрація CO<sub>2</sub> в повітрі. Забезпечення рослин CO<sub>2</sub> в природі залежить від структури листка, щільності рослинного покриву, швидкості вітру тощо. Процес фотосинтезу може здійснюватись за умов вмісту CO<sub>2</sub> для рослин C<sub>3</sub>-групи не менше 0,005%, тоді як для рослин C<sub>4</sub>-групи – 0,0005%. Характерно, що навіть десятикратне збільшення концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері спричинює наростання швидкості фотосинтезу. Насичення відбувається за концентрації 0,2-0,3 %. За умов збільшення вмісту вуглекислого газу до 15-20% процес фотосинтезу виходить на плато, а потім настає депресія фотосинтезу. Високі концентрації CO<sub>2</sub> особливо несприятливі в умовах високого ступеня освітлення. Підвищення концентрації CO<sub>2</sub> зумовлює синтез вуглеводів, амінокислоти – аланіну, тоді як в умовах зниження – сприяє утворенню амінокислот – серину, гліцину та гліцеринової кислоти. Слід враховувати, що в денні години вміст CO<sub>2</sub> в повітрі навколо рослин зменшується майже втричі до 0,01%.

### ***Вплив водного режиму***

Вода бере участь в процесі фотосинтезу як субстрат окиснення і джерело кисню. Однак, кількість води, яка необхідна для таких процесів є мізерною в порівнянні із загальним вмістом води, необхідним для підтримання клітини в тургорному стані. Разом з

тим, за умов повного насичення водою клітин листка фотосинтез знижується так само, як і за умов водного дефіциту вже від 15 до 20 %.

Водний режим корелює з фотосинтезом насамперед через активність продигового апарату. Максимальний фотосинтез спостерігається за незначного дефіциту 5-20 % від повного насичення і відкритих продигов. Дефіцит вологи впливає насамперед на темнову стадію, зокрема на регенерацію первинного акцептора  $\text{CO}_2$ , у циклі Кальвіна, тоді як електронне транспортування менш чутливе до зневоднення.

Істотні втрати води спричинюють ультраструктурні зміни хлоропластів. За умов тривалого і значного дефіциту вологи процес фотосинтезу неможливий навіть після відновлення оптимального зволоження.

### ***Вплив мінерального живлення***

Елементи мінерального живлення потрібні для формування фотосинтетичного апарату, біосинтезу пігментів, як складові компоненти електрон-транспортного ланцюга, каталітичних систем хлоропластів. Вплив мінерального живлення виявляється не лише через інтенсифікацію роботи фотосинтетичного апарату, а й шляхом впливу на швидкість ростових процесів, від яких залежить площа листової поверхні, густина продуктивного стеблостою.

Реакція фотосинтетичного процесу на доступність мінеральних елементів свідчить про тісний взаємозв'язок між двома основними процесами живлення рослин – кореневим та повітряним.

Атмосферне забруднення діоксидами сірки, азоту, вихлопними газами, які містять свинець, цинк, кадмій, нікель, талій впливає на функціонування продигового апарату. Шкідливі концентрації сірчаного газу знижують величину квантового виходу фотосинтезу, зумовлюють набубнявіння тилакоїдів, пригнічують потік електронів у межах фото системи II.

### ***Вплив внутрішніх факторів на інтенсивність фотосинтезу***

Процес фотосинтезу здійснюється у хлоропластах, тісно поєднаний і контролюється іншими процесами, які відбуваються не лише в клітині, а і в цілому організмі. Найважливішим фактором, який визначає інтенсивність процесу фотосинтезу є донорно-акцепторні зв'язки.

Донором виступає листок, а акцептором – різноманітні нефотосинтезуючі клітини та органи рослин. Інтенсивність фотосинтезу зростає зі збільшенням вмісту хлорофілу. Однак, прямої пропорціональної залежності між цими двома показниками немає. Так, із збільшенням вмісту хлорофілу асиміляційне число (кількість  $\text{CO}_2$  в мг, яка засвоюється одиницею вмісту хлорофілу за одиницю часу) знижується. Так, за умов збільшення вмісту хлорофілу в 20 разів інтенсивність фотосинтезу збільшується лише вдвічі, відповідно асиміляційне число знижується у 10 разів. *Оптимальним*

для фотосинтезу вважається вміст хлорофілу а від **3,1 до 5,7 мг/дм<sup>2</sup>** незалежно від виду та віку рослини.

У процесі старіння листків інтенсивність фотосинтезу падає. Денний хід фотосинтезу неоднаковий. Фотосинтез розпочинається ранком, досягає максимуму в полудневі години, поступово знижується до вечора і припиняється із заходом сонця. За підвищеної температури, зниженні вологості максимум фотосинтезу зсувається на ранкові години.

---

## ТЕМА №5. ДИХАННЯ

---

Сучасні уявлення про процес дихання

Дихальний коефіцієнт

Теорії механізмів біологічного окиснення

Каталітичні системи дихання

Анаеробне і аеробне дихання

Хімізм анаеробної фази дихання (гліколіз, цикл Г. Ембдена, О. Мейергофа, Я. Парнаса)

Хімізм аеробної фази дихання (цикл трикарбонових кислот, цикл Г. Кребса)

Дихальний ланцюг

Окисне фосфорилування

Гліюксилатний цикл

Пентозофосфатний шлях дихання

### Сучасні уявлення про процес дихання

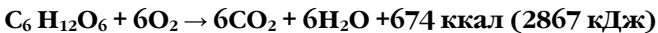
Дихання є універсальним фізіологічним процесом, властивим усім живим організмам: бактеріям, тваринам, рослинам. У природі існують два основні процеси, в ході яких енергія сонячного світла, що була акумульована в органічній речовині, вивільняється, – це дихання та бродіння.

**Дихання** – аеробний окисно-відновний процес розщеплення складних органічних сполук на прості неорганічні, що супроводжується виділенням енергії. Кінцевими продуктами дихання є вуглекислий газ і вода.

**Бродіння** – анаеробний процес розщеплення складних органічних сполук на прості, що супроводжується виділенням енергії. Кінцевими продуктами бродіння є відповідні кислоти (молочна, оцтова, пропіонова, лимонна).

**Стратегічна мета дихання – генерування енергії у вигляді АТФ, відновної здатності та формування проміжних продуктів для різноманітних біосинтетичних реакцій рослинного організму.**

Сумарна реакція процесу дихання



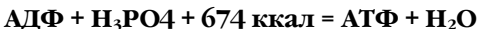
показує тільки початкові і кінцеві продукти процесу та засвідчує, що дихання є складним окисненням органічних речовин, у ході якого складна органічна речовина розкладається до вуглекислого газу і води з виділенням енергії.

У рослин дихання виконує дві важливі біологічні функції.

- дихання забезпечує рослину енергією у формі АТФ;
- дихання є багатоетапним процесом, у ході якого утворюються численні проміжні речовини, які становлять цінність для метаболізму рослин і спрямовуються на ті чи інші біохімічні реакції. Ця функція дихання може бути визначена як створення *метаболічного фонду* рослини.

За біохімічною суттю процес дихання (розпад органічних речовин) є протилежним до процесу фотосинтезу.

Таким чином, продукція фотосинтетичного процесу витрачається двома каналами: основна частина утворених у процесі фотосинтезу органічних речовин спрямовується на побудову тіла рослини, а інша (менша частина) включається в дихальний процес для звільнення зв'язаної в цих речовинах енергії. Енергія, що вивільняється в процесі дихання, частково виділяється у вигляді тепла, а частково – накопичується у вигляді хімічної енергії, яка зв'язується і зберігається у формі АТФ. Цей процес називають **окисним фосфорилуванням**. Йому відповідає рівняння



АТФ утворюється за умов окиснення молекул таких речовин як глюкоза, жирні кислоти, амінокислоти, **які утворюються в результаті розщеплення білків, ліпідів, вуглеводів**. Так, білки розщеплюються до амінокислот, ліпіди – до жирних кислот і спиртів, вуглеводи – до моносахаридів (наприклад, глюкози). У більшості біосинтетичних реакцій продукти знаходяться в більш відновленому стані, ніж їхні попередники, тому, окрім АТФ, вони потребують відновлювального еквівалента. Основним донором електронів у відновних реакціях біосинтезу виступають коферменти НАДФ·Н, НАД·Н<sub>2</sub> (нікотинамідаденіндинуклеотид фосфат) та ФАД·Н<sub>2</sub> (флавінаденіндинуклеотид) – основні переносники електронів під час окиснення молекул дихального субстрату.

Під час дихання витрачаються органічні речовини, і вага рослини зменшується. Так, наприклад, якщо зерно кукурудзи до посіву важить 0,529 г, то після двох днів проростання його вага дорівнює всього 0,290 г. За цей час воно витрачає на дихання майже 45% запасних поживних речовин. Дихання зумовлює і зміну складу повітря навколо рослини. Кількість кисню знижується (він витрачається під час дихання), а кількість вуглекислого газу зростає (під час дихання він виділяється). Пов'язане дихання і з продукуванням теплової енергії. Звичайно її виділяється небагато, але у процесі дихання проростаючого насіння кількість виділеного

тепла може бути настільки великою, що насіння нагріватиметься до температури 60-90 °С.

### Дихальний коефіцієнт

Дихання можна характеризувати за кількістю виділеного CO<sub>2</sub> чи поглиненого O<sub>2</sub>. Якщо вимірити кількість CO<sub>2</sub>, виділеного 1 г рослинної маси за 1 годину, то одержимо величину, що характеризує інтенсивність дихання. Інтенсивність дихання вимірюють також за кількістю O<sub>2</sub>, поглиненого за 1 годину 1 г рослинної маси. Інтенсивність дихання у різних об'єктів коливається в дуже широкому інтервалі – від 0,02-0,1 до 1750 мг CO<sub>2</sub> на 1 г сухої рослинної маси за 1 годину.

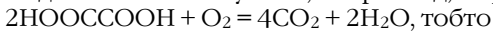
Відповідно до рівняння дихання, обсяги газів, що обмінюються під час цього процесу, однакові: C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub> + 6O<sub>2</sub> → 6CO<sub>2</sub> + 6H<sub>2</sub>O. Однак, це не завжди відповідає дійсності. Якщо одночасно визначати кількість виділеного CO<sub>2</sub> і поглиненого O<sub>2</sub> і розраховувати їхнє співвідношення, то одержимо показник, що називають **дихальним коефіцієнтом** (ДК):

$$\text{ДК} = V(\text{об'єм}) \text{CO}_2 / V(\text{об'єм}) \text{O}_2$$

Величина дихального коефіцієнта змінюється залежно від джерела окисних процесів. Зручним об'єктом визначення дихального коефіцієнта є цвільові гриби, оскільки вони не мають власного запасу живильного матеріалу і відрізняються високою інтенсивністю дихання.

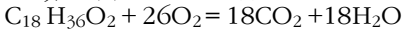
Якщо інтенсивність дихання – кількісний параметр, то дихальний коефіцієнт – параметр якісний. ДК, насамперед, залежить від субстрату дихання. Основним дихальним субстратом у рослин слугують вуглеводи, а саме глюкоза. Відповідно до вищенаведеного рівняння, у випадку, якщо дихальним субстратом є моносахарид, дихальний коефіцієнт буде дорівнювати одиниці. Так буде, якщо клітина цілком забезпечена киснем і процес дихання йде до утворення кінцевих продуктів CO<sub>2</sub> і H<sub>2</sub>O.

Дихальний коефіцієнт буде більше одиниці, якщо дихання здійснюється за рахунок речовин, які містять більше кисню, ніж вуглеводи. Такими сполуками, наприклад, є органічні кислоти.



$$\text{ДК} = 4 V\text{CO}_2 / 1V\text{O}_2 = 4$$

Якщо дихальним субстратом є жири (наприклад, стеаринова кислота), то ДК менше одиниці:



$$\text{ДК} = 18 V\text{CO}_2 / 26 V\text{O}_2 = 0,69$$

Таким чином, дихальний коефіцієнт вказує, за рахунок яких поживних речовин здійснюється процес дихання.

### Теорії механізмів біологічного окиснення

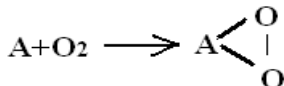
Перші наукові основи про роль кисню в процесах дихання сформулював А. Лавуазьє, який показав спорідненість процесів горіння

та дихання, адже в обох випадках відбувається поглинання  $O_2$  та виділення  $CO_2$  і тепла. В 1845 р. Х. Ф. Шейнбайн запропонував теорію окиснювальних процесів, згідно з якою в живих клітинах існують сполуки, які легко окиснюються киснем, а отже, здатні таким чином активувати молекулярний кисень.

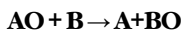
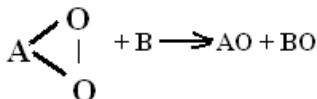
О. М. Бах продовжив розпочаті дослідження в цьому напрямку і в 1897 р. опублікував працю «Про роль пероксидів у процесі повільного окиснення», в якій виклав розроблену ним **пероксидну теорію біологічного окиснення**. Як відомо, кисень характеризується невисокою реакційною здатністю, тому для окиснення субстрату його слід попередньо активувати. О. М. Бах вважав, що *молекулярний кисень здатний виступати окиснювачем лише в тому випадку, коли за допомогою сторонньої енергії будуть розірвані зв'язки між атомами, що утримують їх в молекулі*. Окиснювальні процеси, що відбуваються із затратами побічної енергії, він назвав *примусовим окисненням*. Окиснення, що відбувається без використання додаткової енергії – *спонтанним окисненням*, або *горінням*. У цих процесах активація кисню здійснюється за рахунок енергії, що постачається тією ж речовиною, яка окиснюється. Вступаючи у взаємодію з киснем повітря, такі сполуки сприяють розриву одного зв'язку між атомами у молекулі кисню:



Активований кисень, окиснюючи іншу речовину, дає пероксид, за рахунок якого може продовжуватись окиснення інших сполук. Таким чином, активування кисню під час дихання, за О. М. Бахом, здійснюється шляхом «прямого» утворення пероксидів у результаті приєднання кисню до молекули окисненої речовини. Пероксидами він назвав сполуку типу пероксидів водню, в яких найменшою мірою два атоми кисню зв'язані один з одним. Вони мають загальну формулу:



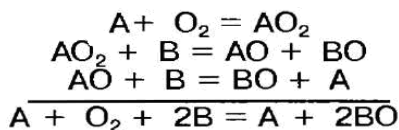
Новоутворені речовини – пероксиди – нестійкі сполуки, а тому кисень може цілком або частково відокремлюватись від тих атомів, які мають ненасичену спорідненість:



Сполуку А, яка активує кисень, він назвав «оксигеназою».

Крім прямого окиснення через утворення пероксидів, можливе також каталітичне окиснення через ці ж сполуки, але вже як проміжні продукти:





Таким чином, розроблена О. М. Бахом теорія окиснення ґрунтується на ідеї активації кисню і, хоча на сьогодні відомо, що шлях включення  $O_2$  до органічних сполук не має відношення до дихання, ці дослідження покладені в основу сучасних поглядів на механізм активації кисню.

Після відкриття в 1925 р. Д. Кейліном в клітинах цитохромоксидази та інших цитохромів було встановлено, що саме вони і забезпечують перенесення електронів та протонів на  $O_2$  з утворенням води або пероксидів.

Ґрунтуючись на пероксидній теорії, О.М. Бах висунув ще одну гіпотезу, за якою біологічне окиснення він поєднав з від'єднанням від субстрату електронів і протонів. Роль кисню в цьому випадку зводиться до регенерації окисненого стану первинного акцептора водню.

Подальший розвиток ця гіпотеза знайшла в **теорії хімізму дихання** В.І. Палладіна, який вперше представив процес дихання як ряд ферментативних реакцій, а також встановив два етапи дихання: анаеробний і аеробний.

Загалом, умовно процес дихання можна розділити на три етапи: *анаеробний, аеробний, окисне фосфорилування*.

На анаеробному етапі дихання (**гліколіз**) та в наступному аеробному етапі (**цикл трикарбонових кислот**) відбувається відновлення коферментів, які на завершальному третьому етапі дихання (**окисне фосфорилування**) окиснюються киснем повітря в дихальному ланцюзі мітохондрій (НАД $\cdot$ Н, ФАД $\cdot$ Н $_2$ ) або використовуються в біосинтетичних реакціях (НАДФ $\cdot$ Н) рослинної клітини.

### Каталітичні системи дихання

Окиснення органічних речовин в живих тканинах рослин і тварин відбувається за допомогою ферментів. Виділено два види ферментів: **дегідрогенази** – активатори і переносники водню (електронів) дихального матеріалу та **оксидази** – активатори молекулярного кисню.

#### Дегідрогенази

Роль дегідрогеназ – активування і передача водню (електронів) субстратів дихання. За характером дії їх ділять на аеробні та анаеробні. Аеробні переносять водень безпосередньо на  $O_2$ , а анаеробні – на певний акцептор, в ролі якого часто виступає інша дегідрогеназа, але не  $O_2$ .



**Анаеробні дегідрогенази** – це протеїди, двокомпонентні ферменти, коферментами яких виступають НАД<sup>+</sup> або НАДФ<sup>+</sup>. Залежно від білкового носія, до якого приєднується кофермент НАД або НАДФ, розрізняють більше 150 піридинових дегідрогеназ. Субстратна специфічність ферменту визначається його білковим компонентом. В основі дії цих ферментів лежить здатність піридинового ядра, що входить до складу коферментів цих дегідрогеназ у вигляді амідів нікотинової кислоти, приймати та віддавати водень. У рослинних мітохондріях НАД знаходиться у великій кількості, наприклад, порівняно з цитохромом більше майже в 40 разів.

Така дегідрогеназа, приймаючи чи віддаючи водень або електрони здатна до окисно-відновних перетворень. Окислена дегідрогеназа має максимум поглинання в області 260 нм, а відновлена характеризується появою другого максимуму в області 340 нм, редокспотенціал НАД-Н (-0,32В).

Для багатьох НАД- та НАДФ-залежних дегідрогеназ необхідна присутність іонів двовалентних металів. Наприклад, фермент алкоголдегідрогеназа містить в своєму складі іони цинку. Окислені та відновлені форми коферментів їх здатні до взаємоперетворень за участю фермента НАДФ-трансгідрогенази.

**Аеробні дегідрогенази** – це також двокомпонентні ферменти, їх ще називають флавіновими дегідрогеназами (флавопротеїни). Їх функціональна роль – проміжне транспортування протонів, віднятих від окиснювального субстрату або відновленої форми анаеробної дегідрогенази, на O<sub>2</sub> або до оксидаз – поліфенолоксидазної чи цитохромної систем.

У ролі простетичної групи в них виступає похідне вітаміну B<sub>2</sub> (рибофлавіну) – флавінаденіннуклеотид (ФАД) і флавінмононуклеотид (ФМН). Активною частиною флавінових дегідрогеназ є ізоалоксазинове кільце, до якого і приєднуються 2H (2H<sup>+</sup> + 2e<sup>-</sup>).

Отже, основна функція дегідрогеназ – передача активованого ними водню або електрона будь-якої сполуки іншому акцептору, який має більш високий окисний потенціал.

Поряд з безпосереднім дегідруванням молекули субстрату часто спостерігається додаткове попереднє фосфорилування та гідратація тих сполук, які окиснюються. Досить часто багато дегідрогеназ поєднуються між собою за допомогою проміжних компонентів електрон-транспортного ланцюга (ЕТЛ).

### **Оксидази**

Це група ферментів, які активують кисень, іншими словами, це аеробні дегідрогенази, які здатні транспортувати електрони від окиснювального субстрату лише на O<sub>2</sub>. Під час цього процесу утворюється H<sub>2</sub>O, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> або супероксидний аніон кисню. В першому випадку на O<sub>2</sub> переноситься 4e<sup>-</sup>, у другому – 2e<sup>-</sup>, в третьому 1e<sup>-</sup>. Прикладом оксидаз першої групи є цитохромоксидаза, поліфенолоксидаза, другої групи – флавопротеїнові оксидази,

зокрема оксидази амінокислот, третьої – ферменти типу ксантиноксидази.

Для введення молекулярного кисню в окиснювальний процес в рослинній клітині існує три механізми.

1. Відновлення кисню одно- або двовалентними донорами. Ферменти, що каталізують такого типу реакції – *оксидази*. До складу активних центрів їх, як правило, входять залізо або мідь, тобто вони мають гемінову або флавінову групу.

2. Відновлення молекулярного кисню двовалентними донорами, що поєднується із включенням утвореного за цих умов продукту відновлення в молекулу, яка окиснюється. Ферменти, що каталізують ці реакції, відносять до групи оксидаз із змішаними функціями і називають *гідроксилазами*.

3. Безпосереднє включення кисню в молекулу тієї сполуки, яка окиснюється. Ферменти називають *трансферазами*, або *оксигеназами*. Слід нагадати, що всі названі раніше механізми включення кисню в окиснювальні процеси були постульовані пероксидною теорією Баха-Палладіна.

Отже, група ферментів-активаторів кисню досить численна. Однак, основну роль в цій групі відіграють ферменти, до складу яких входять атоми заліза. Це – двокомпонентні системи, в ролі простетичної групи яких знаходяться залізо-порфірини.

### **Оксигенази**

Крім оксидаз, які використовують  $O_2$  як акцептор електронів, в рослинній клітині локалізовані також оксигенази, які здатні активувати  $O_2$ , внаслідок чого він може приєднуватися до органічних сполук. У активованому стані він безпосередньо приєднується до органічних сполук. Одночасно можуть приєднуватись як два атоми (діоксигенази), так і один атом кисню (гідроксилази). Донорами електронів для них виступають НАДФ $\cdot$ H, ФАД $\cdot$ H $_2$  та інші сполуки. Вони забезпечують процеси гідроксилювання амінокислот, фенолів, стеринів та інших ендогенних сполук, а також детоксикацію ксенобіотиків (чужорідні для організмів сполуки, наприклад, пестициди)

### **Ферменти – проміжні переносники водню (електрона)**

Це досить численна група ферментів, яка за хімічною природою належить до флавінових похідних. ***Специфіка даної групи ферментів полягає в здатності передавати електрони безпосередньо кисню.*** В цьому вони функціонально наближаються до оксидаз. Як простетична група в них виступає ФМН – флавінмононуклеотид, або ж ФАД – флавінаденіннуклеотид. Деякі з флавопротеїдів акцептують водень від того ж субстрату, який окислюється (приклад – специфічна сукциндегідрогеназа), тоді як інші тільки від відновленого НАД.

Основна функція флавопротеїдів – окислення відновлених піридинових (НАД та НАДФ- дегідрогеназ) і передача електронів у ЕТЛ в напрямку до кисню. Акцепторами, які можуть приймати від них електрони, служать інші дегідрогенази, або окиснений

цитохром, або нарешті сам  $O_2$ . Отже, **флавопротеїди здатні також переносити електрони на кисень, тому по суті їх також слід розглядати як оксидази**. Адже в результаті їхньої дії утворюється пероксид водню, кисень якого використовується потім пероксидазою (приклад такого ферменту – глюкооксидаза). Саме тому флавінові ферменти та пероксидази являють собою спарену систему.

Досі ще немає єдиної думки відносно того, які з флавопротеїнів, що ідентифіковані в мітохондріях вищих рослин, беруть участь в перенесенні електронів та де місце локалізації їх в електрон-транспортному ланцюгу.

В рослинних та тваринних об'єктах також виявлено **фредоксини**. Частина з них безпосередньо взаємодіє з флавіновими дегідрогеназами, а частина з анаеробною НАД-дегідрогеназою.

До проміжних переносників водню (електронів) належить також кофермент Q, або **убіхінон**.

Цей термін вживають для позначення групи сполук, що мають те саме хіноїдне ядро, але відрізняються кількістю ізопротейдних залишків у складі бічної ліпофільної ланки вуглецевого ланцюга. Убіхінон відновлюється до убіхінолу, приєднуючи одночасно по два електрони та два протони. Саме тому убіхінон є «двоелектронною окисно-відновною сполукою» та «переносником»  $H_2$ . **Убіхінон** – невелика молекула порівняно з білковими компонентами термінальної ланки ЕТЛ. До того ж, будучи ліпідом, він легко розчиняється і тому має змогу переміщатися в ліпідному матриксі мітохондріальної мембрани. Вміст його в мембрані відносно високий порівняно з цитохромами (5:1). Цими властивостями, можливо, і пояснюється його роль як колектора електронів ЕТЛ. Сюди направляються всі електрони від різних донорів, щоб потім, в разі потреби, постачати їх в ланцюг цитохромам. Крім названих ферментів у перенесенні електронів беруть участь і **залізо-сірчані білки**. До їх складу входить комплекс **Fe-S**, залізо якого зворотно окислюється і відновлюється.

## Анаеробне і аеробне дихання

Встановлено, що початковий етап дихання – анаеробний. Під час цього етапу відбувається **дисиміляція** живильних субстратів (вуглеводів, білків, ліпідів), які розщеплюються до проміжних простих продуктів типу пірвіноградної кислоти.

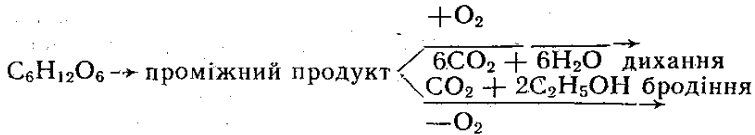
У подальшому перетворення пірвіноградної кислоти може відбуватись двома шляхами:

- кисневим (аеробним) з кінцевими продуктами  $CO_2$  і  $H_2O$ ;
- без кисневим (анаеробним) за типом бродіння.

Таким чином, між процесами дихання і бродіння існує генетичний зв'язок.

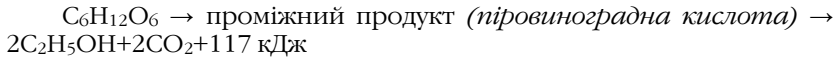
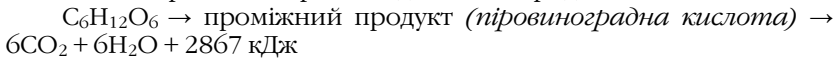
С.П. Костичев обґрунтував *теорію про генетичний зв'язок дихання і бродіння*, згідно з якою анаеробний розпад цукрів – це лише початкова фаза, яка є спільною як для процесу бродіння, так і для процесу дихання.

Загальна схема зв'язку дихання і бродіння:

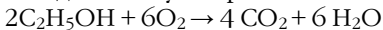


Встановлено, що проміжним продуктом виступає ***пірвіноградна кислота*** (ПВК)

Загальні рівняння процесів дихання і бродіння:



У подальшому спирт окислюється киснем до  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ :



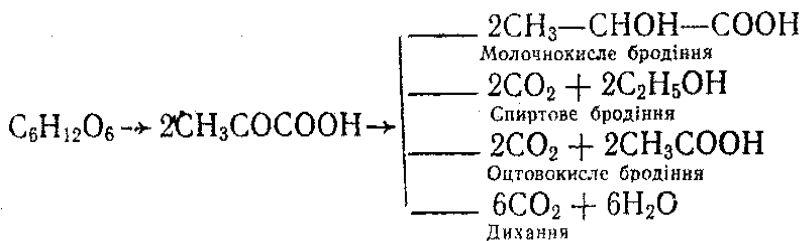
Під час бродіння і дихання вищі рослини виділяють вуглекислий газ –  $\text{CO}_2$ . Ще Л. Пастер довів, що вищі рослини не перестають виділяти вуглекислий газ ( $\text{CO}_2$ ) і після того, як потрапляють в безкисневе середовище. Однак, дихання у ролин у цих безкисневих умовах супроводжується накопиченням в тканинах спирту, тобто у рослин за анаеробних умов відбувається процес бродіння. Відмічено, що за умов такого типу дихання (бродіння) рослини живуть недовго – швидко гинуть внаслідок отруєння продуктами обміну. Встановлено, що під час анаеробного дихання витрачається в 30-50 разів більше пластичних речовин, ніж під час аеробного дихання. Крім того, встановлено низький енергетичний ефект бродіння: 117 кДж під час бродіння порівняно з 2867 кДж під час дихання.

Дихання за рахунок зв'язаного кисню називається ***інтрамолекулярним***.

У світі науки існує думка, що інтрамолекулярне дихання (бродіння) у вищих рослин представляє собою ніби рудиментарну функцію. Проте численні дослідження засвідчили, що поряд з аеробним диханням у тканинах рослин у більшій чи меншій мірі завжди відбуваються процеси бродіння. Так, наприклад, продукти спиртового бродіння (оцтовий альдегід, етиловий спирт) накопичуються в органах рослин, які інтенсивно ростуть, в соковитих тканинах різних плодів – лимонів, яблук, мандаринів. Бродіння і дихання тісно пов'язані між собою.

У рослинах знайдені ті ж проміжні продукти, які утворюються в дріжджах під час спиртового бродіння: глюкозо-6-фосфат, фруктозо-6-фосфат, фруктозо-1,6-дифосфат. Фосфорні ефіри цукрів знайдені в листях вівса, ячменю, гороху, цукрового буряку і у проростаючому насінні гороху. У листях ячменю знайдені фосфогліцерінова та піровиноградна кислоти, у цибулі – піровиноградна кислота, у деяких плодах – оцтовий альдегід. Всі ці сполуки є проміжними продуктами спиртового бродіння. Про єдність та тісний зв'язок процесів бродіння і дихання свідчить те, що в рослинах виявляють ферменти, що каталізують спиртове бродіння. Утворення спирту під час бродіння можливе тому, що останнім акцептором водню є альдегід.

Таким, чином, **піровиноградна кислота  $\text{CH}_3\text{COCOON}$  (ПВК)** є проміжним продуктом дихання і усіх видів бродінь. Саме **піровиноградна кислота  $\text{CH}_3\text{COCOON}$**  підлягає перетворенню і, в залежності від напрямку перетворення, здійснюється одне з бродінь, або за наявності  $\text{O}_2$  відбувається окиснення до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ , тобто дихання:



### Хімізм анаеробної фази дихання (гліколіз, цикл Г. Ембдена, О. Мейергофа, Я. Парнаса)

Гліколіз представлений низкою реакцій, які відбуваються у цитозолі клітин.

Встановлено, що початковий етап анаеробного розпаду вуглеводів заключається в утворенні низки фосфорних ефірів (гексоз). Експериментально доведено, що анаеробному розпаду під час бродіння підлягає не вільна молекула гексози, а її фосфорний ефір, який утворився із гексози і фосфорної кислоти. Ця сполука є активною і лабільною на відміну від хімічно інертної молекули гексози.

Під час гліколітичного розпаду гексози відбувається використання 2-х молекул АТФ, регенерація АДФ і синтез 4-х нових молекул АТФ. Піровиноградна кислота ( $\text{CH}_3\text{—CO—COOH}$ ), яка утворилася в результаті реакцій в анаеробних умовах, підлягає перетворенням, які відбуваються під час спиртового або молочнокислого бродіння.

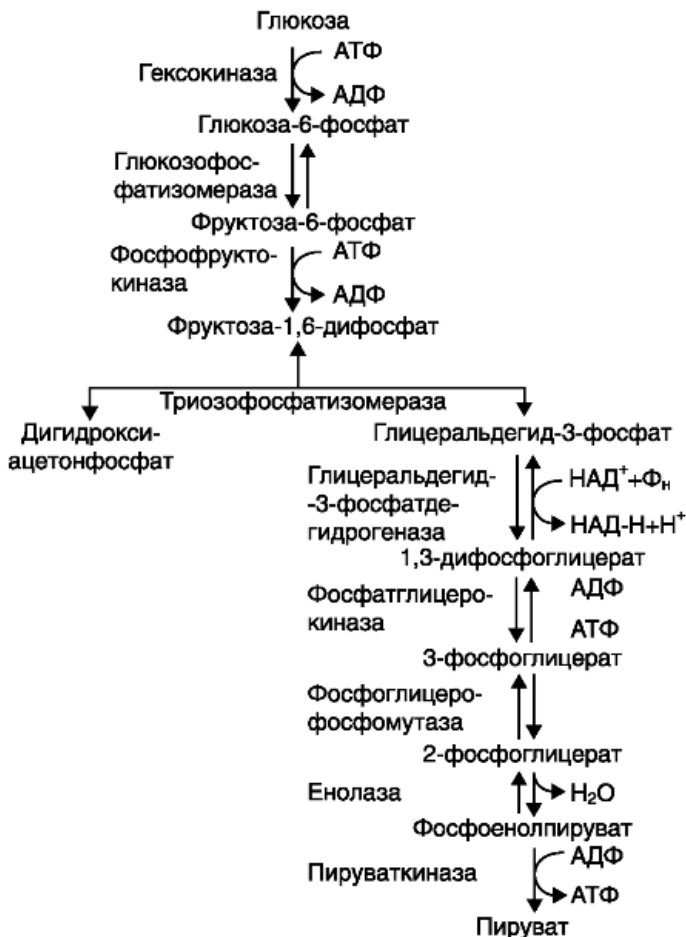
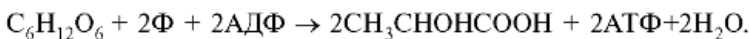


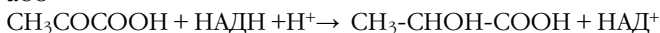
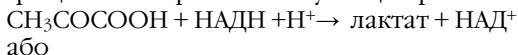
Рис.125. Окиснення глюкози в анаеробних умовах (гліколіз)

### Хімізм аеробної фази дихання

#### (цикл трикарбонових кислот, цикл Г. Кребса)

Послідовність перетворення глюкози в піровиноградну кислоту (ПВК) є загальною для усіх організмів і усіх видів клітин. Вище зазначено, що подальше перетворення піровиноградної кислоти відбувається різними шляхами. У дріжджах і деяких мікроорганізмах перетворення  $CH_3C\Phi H\Phi N\Phi CO\Phi H$  відбувається шляхом *стиртового бродіння* за участі ферментів *пируватдекарбоксилаз*.

У багатьох мікроорганізмів із пірвіноградної кислоти ( $\text{CH}_3\text{COCOON}$ ) у аналогічних умовах утворюється *лактат* (молочна кислота). Цікаво, що в умовах відсутності кисню (аноксія) цей процес спостерігається й у вищих рослин.



Регенерація  $\text{НАД}^+$  під час відновлення ПВК в лактат підтримує в анаеробних умовах безперервний процес гліколізу.

**В анаеробних умовах** ПВК вступає в реакції бродіння, у ході якого не спостерігається синтез АТФ. У цьому випадку рослини не маючи АТФ – енергії не в змозі використовувати елементи мінерального живлення (це спостерігається на болотних ґрунтах).

**В аеробних умовах відбувається** повне окиснення глюкози, у результаті чого у циклі трикарбонових кислот утворюються молекули АТФ в більшій кількості, ніж в процесі гліколізу.

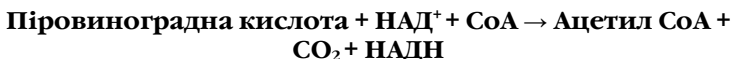
Усі реакції здійснюються **в мітохондріях** еукаріот у дві стадії: **в циклі трикарбонових кислот і у електрон-транспортному ланцюзі (ЕТЛ).**

Відомо, що мітохондрії оточені двома мембранами. На внутрішній мембрані розташовані багаточисленні вирости – кристи, які заповнені ферментами, коферментами, фосфатами, що беруть участь у процесі дихання. Зовнішня мембрана має властивість пропускати більшість молекул, у той час як внутрішня мембрана вільно пропускає лише пірвіноградну кислоту і АТФ. Ферменти циклу трикарбонових кислот знаходяться в матриксі мітохондрій, а компоненти дихання ЕТЛ (електрон-транспортного ланцюга) вбудовані у мембрани крист.

**Цикл трикарбонових кислот (ЦТК)** є кінцевим загальним шляхом окиснення дихальних субстратів: амінокислот, жирних кислот і вуглеводів.

Цей цикл ще називають лимоннокислим, або циклом Кребса (на честь Ганса Кребса, який описав його у 1937 році). А. Чібнелл першим дослідив і описав його в рослинах у 1939 році.

Пірвіноградна кислота вступає в цей цикл у формі ацетилкоферменту А (ацетил-СоА). Ацетил-СоА утворюється в мітохондріях у результаті окисного декарбоксілювання пірвіноградної кислоти за участю мультиферментного піруватдегідрогеназного комплексу.



Ця реакція є зв'язною ланкою між гліколізом та ЦТК. Об'єднання трьох видів ферментів та п'яти коферментів дають можливість мультиферментному комплексу координувати каталіз цієї реакції. Характерно, що ліпіди та амінокислоти можуть також



перетворюються в ацетил СоА і таким шляхом включаються у процес дихання.

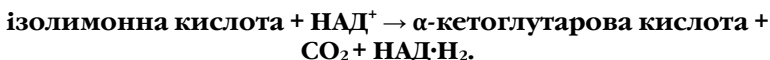
1. Цикл починається з конденсації щавелевооцтової кислоти (Оксалоацетату) та ацетил СоА з отриманням лимонної кислоти (Цитрату) та СоА. Каталізується реакція ферментом *цитрат-синтазою* (СоА – це «активована» оцтова кислота).

2. Далі лимонна кислота ізомеризується в ізолимонну кислоту (Ізоцитрат). Цю реакцію каталізує фермент *аконітаза*, тому проміжним продуктом є цис-аконітова кислота (Цис-Аконітат) :

**лимонна кислота → цис-аконітова кислота →  
ізолимонна кислота**

Реакція здійснюється шляхом дегідратації з подальшою гідратацією.

3. Після цього здійснюється перша з 4-х окисно-відновних реакцій у циклі трикарбонних кислот ЦТК, у якій ізолимонна кислота, окиснюється і декарбоксилюється у  $\alpha$ -кетоглутарову кислоту ( $\alpha$ -Оксоглутарат) за участю *ізоцитрат-дегідрогенази*.



У цьому випадку під час окисного декарбоксилювання  $\alpha$ -кетоглутарової кислоти утворюється сукциніл СоА (бурштинова кислота СоА), в якому знаходиться високоенергетичний зв'язок, енергії якої достатньо для синтезу АТФ. Це єдина реакція циклу трикарбонних кислот, яка забезпечує утворення макроергічного фосфатного зв'язку.

4. Остання стадія циклу трикарбонних кислот забезпечує регенерацію щавелевооцтової кислоти у процесі окиснення бурштинової кислоти.

З бурштинової кислоти (Сукцинату) під дією ферментів ФАД·ФАД·Н<sub>2</sub> утворюється фумарова кислота (Фумарат). Шляхом гідратації фумарової кислоти утворюється яблучна кислота (малат). Під дією фермента НАД, дегідратації та ферменту НАД·Н і Н<sup>+</sup> утворюється щавелевооцтова кислота (Оксалоацетат).

Отже, бурштинова кислота перетворюється у щавелевооцтову шляхом окиснення, гідратації та повторного окиснення. Кожний оберт циклу регенерує молекулу щавелевооцтової кислоти і регенерує енергію у формі ФАД·Н<sub>2</sub> та НАД·Н<sub>2</sub>.

Цикл Кребса завершує шлях окиснення молекул кінцевих субстратів дихання як джерела енергії. Молекулярний О<sub>2</sub> не бере безпосередньої участі в жодній з реакцій цикла, хоча він і функціонує у аеробних умовах. Це пояснюється тим, що НАД<sup>+</sup> і ФАД у мітохондріях регенеруються пізніше під час перенесення електронів на молекулярний О<sub>2</sub> в процесі окиснення у ЕТЛ.

На кожну молекулу НАД•Н синтезують 2 молекули АТФ. Лише один макроенергетичний зв'язок АТФ генерується із сукцинал СоА безпосередньо у циклі Кребса, останні 14 АТФ синтезуються у ЕТЛ – електрон-транспортному ланцюзі.

Таким чином, під час окиснення однієї молекули піровиноградної кислоти синтезуються **15 молекул АТФ**. Оскільки молекула глюкози розщеплюється в процесі гліколізу на 2 молекули піровиноградної кислоти, то окиснення двох залишків дає **30 молекул АТФ**. Під час анаеробного процесу утворюється **8 молекул АТФ**. Разом утворюється **38 молекул АТФ**.

Загалом на утворення 38 молекул АТФ витрачається 38 х 30,6 кДж = 1162,8 кДж. Усього під час окиснення 1 молю глюкози утворюється 2824 кДж.

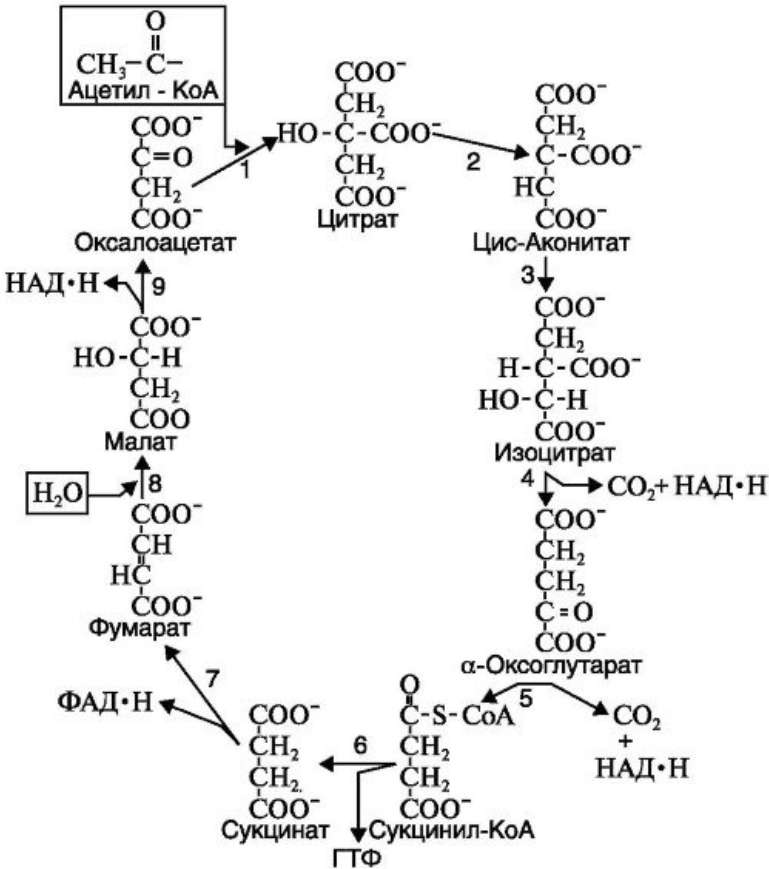
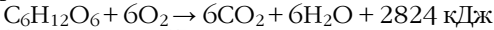


Рис. 126. Схема циклу Г. Кребса

Таким чином, біологічне окиснення вуглеводів – це багатоступінчастий ферментативний процес, який супроводжується виділенням енергії з ефективністю біля 40%.

Вище наведений **енергетичний** внесок цикла Кребса у метаболізм рослинної клітини.

Відомо, що разом з тим ЦТК виступає як джерело цілої низки проміжних продуктів під час обмінних процесів. Встановлено, що основне призначення цикла Кребса заключається у підготовці матеріала для синтетичних процесів, які відбуваються під час росту молодих клітин. На ці процеси використовуються проміжні продукти цикла. Щавелевооцтова кислота та  $\alpha$ -кетоглутарова кислота під час їх амінування дають ряд амінокислот. Ці проміжні сполуки є вихідною речовиною для багаточисленних реакцій синтезу та обміну амінокислот, синтезу нуклеотидів, утворення ліпідів та інших речовин.

Таким чином,

- цикл Кребса є базовим процесом на перехресті дихальних шляхів: завершає катаболізм (розщеплення) та знову розпочинає анаболізм (синтез);

- продукти реакцій цикла Кребса частково направляються для запуску наступної реакції циклу, а також частково направляються на синтез нових складних сполук;

- цикл Кребса утворює коферменти НАДН і ФАДН<sub>2</sub>, які переносять електрони для клітинного дихання, а також енергію у вигляді АТФ;

- цикл Кребса відбувається у мітохондріях клітин.

### Дихальний ланцюг

Відомо, що кінцевим етапом дихання є транспорт електронів до молекулярного кисню. Усі молекули НАД $\cdot$ Н і ФАД $\cdot$ Н<sub>2</sub>, що утворюються у процесі гліколізу, циклу Кребса, володіють значним запасом енергії. Кожна містить два електрони з високим потенціалом.

Тому **мітохондріальна система окисно-відновних реакцій, у якій окиснюється відщеплений від субстрата водень**, називається **дихальним ланцюгом**. Це важливий механізм біологічного окиснення. Це мультиферментна система, яка розташована на внутрішньому боці мітохондріальної мембрани.

Усі компоненти ЕТЛ – електрон-транспортного ланцюга є білками з характерними простетичними групами. Виділено три групи білків, які входять у склад ЕТЛ: **флавопротеїни**, **цитохроми** і **залізопротеїни** (залізофосфорні білки). Оскільки основне призначення електрон-транспортного ланцюга (ЕТЛ) – перенесення електронів від високоенергетичної речовини до О<sub>2</sub>, то

всі компоненти ланцюга повинні бути переносниками електронів. Тільки деякі є переносниками протонів.

Таблиця 4.

**Окисно-відновні потенціали компонентів дихального ланцюга, різниця потенціалів та еквівалентні зміни вільної енергії**

Компоненти дихального ланцюга	$E'_0, \text{В}$	Різниця потенціалів, В	$-\Delta G'_0, \text{кДж/моль}$
Водень	-0,42	0,10	19,3
НАД	-0,32		
Флавопротеїн	-0,08	0,24	48,4
Цитохром <i>b</i>	-0,04	0,04	7,7
Цитохром <i>c</i>	+0,27	0,31	59,8
Цитохром <i>a</i>	+0,29	0,02	3,8
Кисень	+0,81	0,52	100,4

2e – електрона передаються по ЕТЛ через ряд компонентів зі зменшенням електричного потенціалу, поки не досягнуть останнього компонента ЕТЛ – цитохромоксидази. Цей фермент використовує 2e – електрона для відновлення одного атома кисню до  $\text{H}_2\text{O}$ , тому кожен компонент ЕТЛ взаємодіє одночасно з двома електронами.

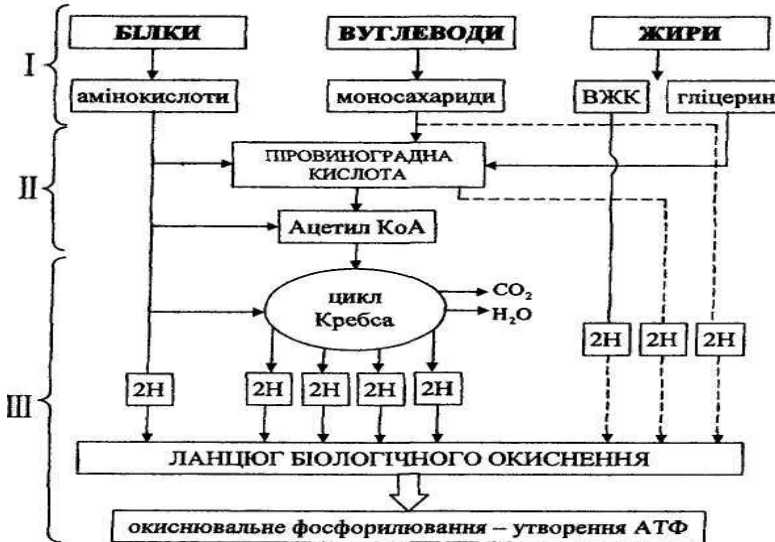


Рис. 127. Загальна схема дихання

## Окисне фосфорилування

Як уже було зазначено раніше, поглинання  $O_2$  є характерною ознакою процесу дихання. Однак, потреба у  $O_2$  виникає на третьому етапі дихання, оскільки значна частина енергії, яка раніше була акумулювана в молекулі гексози (глюкози) тепер знаходиться у формі НАД $\cdot$ Н і ФАД $\cdot$ Н $_2$ . Ці посередники повинні окиснюватись на завершальній стадії дихання, а під час їх окиснення вивільняється енергія. НАД $\cdot$ Н $_4$  ФАД $\cdot$ Н $_2$  під час окиснення віддає свій електрон вільному  $O_2$ . Оскільки вони мають великий запас енергії, то вона повинна вивільнятися поступово. Тому у ЕТЛ знаходиться декілька локусів, у яких енергія вивільняється і запасується у формі АТФ. Рушійною силою транспорту електронів у ЕТЛ слугує різниця окисно-відновних потенціалів між донором електронів та їх акцептором. Електрони мимоволі спускаються по термодинамічних сходинах від дихального субстрату – високоенергетичної сполуки з низьким окисно-відновним потенціалом ( $E^0 = -0,5V$ ) – до кисню, що має позитивну величину потенціалу ( $E^0 = +0,82V$ ), але менший запас енергії. Електрони віддають свою енергію порціями. На ділянках, де перепади енергії досить значні, енергія окиснювання перетворюється в енергію хімічних зв'язків АТФ.

Із кожної молекули НАД $\cdot$ Н, яка передає свої електрони у ЕТЛ, синтезуються 3 АТФ. Із кожної молекули ФАД – 2 АТФ.

У зв'язку з тим, що АТФ утворюється у результаті окиснення кожного попереднього переносника і електрони в кінцевому варіанті переходять на  $O_2$  цей процес отримав назву окисного (окиснювального) фосфорилування – ОФФ.

## Гліюксилатний цикл (окиснення жирів)

Гліюксилатний цикл – це видозмінений цикл трикарбонових кислот, у якому відбувається послідовне перетворення активної форми оцтової кислоти (ацетилКоА) через стадію утворення гліюксилевої кислоти (гліюксилату). Цей цикл відбувається в спеціалізованих мікротільцях – **гліюксисомах**.

Тільки два ферменти в цьому циклі інші, ніж у циклі трикарбонових кислот – *ізоцитратліаза* і *малатсинтаза*, але саме вони забезпечують специфічність роботи гліюксилатного циклу. Відсутні також два етапи карбоксилування, характерні для ЦТК. Початкові стадії гліюксилатного циклу і ЦТК ідентичні. У пусковій реакції циклу ацетил-КоА конденсується з щавелевооцтовою кислотою, утворюючи лимонну кислоту. Далі лимонна кислота перетворюється в цис-аконітову, а потім у ізолимонну кислоту.

Наступна реакція специфічна для гліюксилатного циклу: фермент *ізоцитратліаза* розщеплює ізолимонну кислоту на бурштинову і гліюксилеву кислоти.

На наступному етапі специфічний для гліюксилатного циклу фермент – *малатсинтаза* каталізує реакцію конденсації

гліоксилевої кислоти з другою молекулою ацетил-КоА з утворенням яблучної кислоти (Малату).

Яблучна кислота окиснюється *малатдегідрогеназою*, для діяльності якої необхідний НАД<sup>+</sup>. У результаті цієї реакції регенерує щавелевооцтова кислота, і цикл замикається. Пара атомів водню, що відокремилася від яблучної кислоти і відновила НАД·Н<sub>2</sub>, передається далі в ЕТЛ, у результаті чого синтезуються три молекули АТФ.

Таким чином, під час кожного обороту циклу в нього включаються дві молекули ацетил-КоА, що поставляються запасними жирами. У кожному обороті циклу утворюються бурштинова і яблучна кислоти, що можуть поповнювати ЦТК чи використовуватися як будівельні блоки в деяких біосинтезах, наприклад, для побудови полісахаридів клітинної стінки та інших вуглеводів, необхідних для росту проростка.

Гліоксилатний цикл має особливе значення для насіння олійних рослин. Під час проростання насіння ліпіди підтримують ріст проростка до моменту його переходу до фотосинтезу. Гліоксилатний цикл дає можливість перетворювати запасний жир у вуглеводи. Крім того, за один оборот циклу відновлюється одна молекула НАД<sup>+</sup>, чия енергія може бути використана на синтез АТФ чи в інших процесах. У насінні, що проростає, гліоксилатний цикл відбувається в гліоксисомах. Там вільні жирні кислоти – продукти розпаду жирів перетворюються в ацетил-КоА, що вступає в гліоксилатний цикл. Гліоксисоми присутні також у багатому на жир алеїроновому шарі зерна деяких злаків (ячмінь, пшениця).

### Пентозофосфатний шлях дихання

У 30-ті роки ХХ ст. було встановлено, що в рослинній і тваринній клітинах, крім гліколізу, присутній інший, прямий і більш короткий шлях окиснення глюкози, названий пентозофосфатним шляхом (ПФШ). ПФШ – це шлях східчастого окисного розпаду глюкози з утворенням п'ятивуглецевих цукрів (пентоз), а також цукрів із коротшим чи довшим ланцюгом. Основну роль в окисному пентозофосфатному шляху мають пентози. ПФШ – це всього 12 реакцій, у той час як гліколіз і далі цикл Кребса включають більше 30 реакцій. Окиснення глюкози в цьому шляху пов'язано з відщепленням першого (альдегідного) атома глюкози у вигляді СО<sub>2</sub>.

ПФШ дихання відбувається в розчинній частині цитоплазми і має дві фази.

*Перша фаза окиснювальна:* глюкозо-6-фосфат окиснюється до рибулезо-5-фосфату, у фізіологічних умовах вона незворотна.

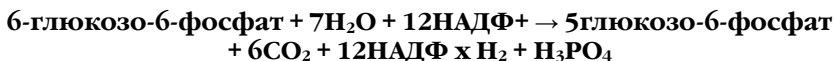
*Друга фаза неокиснювальна:* це взаємоперетворення трьох-, чотирьох-, п'яти-, шести-, семивуглецевих цукрів, що веде до регенерації глюкозо-6-фосфату.

Таким чином, пентозофосфатний шлях, як і ЦТК, циклічний, тому що наприкінці регенерує вихідний субстрат глюкозо-6-фосфат.

Вихідним субстратом ПФШ слугує глюкозо-6-фосфат, який може утворюватися в різних реакціях обміну речовин. Якщо ж у цикл вступає нефосфорильована глюкоза, то на початку вона фосфорильовується за допомогою АТФ, перетворюючись у глюкозо-6-фосфат.

Глюкозо-6-фосфат окиснюється шляхом дегідрування ферментом *глюкозо-6-фосфатдегідрогеназою*, що використовує як акцептор електронів НАДФ<sup>+</sup>. У результаті реакції утворюється 6-фосфоглюконова кислота і НАДФ·Н<sub>2</sub>. У наступній реакції 6-фосфоглюконова кислота дегідрується і декарбоксилюється під впливом НАДФ<sup>+</sup>-залежної *6-фосфоглюконатдегідрогенази*. У результаті утворюється п'ятивуглецевий цукор рибулезо-5-фосфат, виділяється СО<sub>2</sub> і виникає ще одна молекула НАДФ·Н<sub>2</sub>. На цьому закінчується перша фаза пентозофосфатного шляху.

У другій неокислювальній фазі відбувається регенерація вихідного продукту – глюкозо-6-фосфату. Рибулезо-5-фосфат зворотно перетворюється або у свій альдоізомер – рибозо-5-фосфат, або в епімер – ксилулезо-5-фосфат. У наступних реакціях за участі ферментів *транскетолаз* утворюється 3-фосфогліцеринний альдегід, цукор з 7 вуглецевими атомами – седогептулезо-7-фосфат, цукор з 4 вуглецевими атомами – еритрозо-4-фосфат, а також фруктозо-6-фосфат, що може ізомеризувати в глюкозо-6-фосфат. АТФ у реакціях ПФШ не утворюється. За необхідності 3-фосфогліцеринний альдегід і фруктозо-6-фосфат можуть бути метаболізовані в процесі гліколізу. За 6 оборотів ПФШ може відбутися повне окиснювання глюкозо-6-фосфату до СО<sub>2</sub>. Із шести молекул глюкозо-6-фосфату п'ять регенерують і виділяється 6 молекул СО<sub>2</sub>. В узагальненому вигляді ПФЦ можна записати у вигляді рівняння:



Якби 12 молекул НАДФ·Н<sub>2</sub> передали протони в електрон-транспортний ланцюг, то внаслідок окисного фосфорильовання клітина одержала б 3АТФ Ч 12 = 36АТФ.

Однак, на початку ПФШ одна молекула АТФ може бути витрачена на фосфорильовання глюкози. У такий спосіб загальний вихід міг би скласти 35 молекул АТФ, що наближається до енергетичного виходу гліколізу + цикл Кребса (38 молекул АТФ).

Як установлено, ПФШ особливо активний у тих клітинах і тканинах рослин, де йдуть процеси біосинтезу, тому НАДФ·Н<sub>2</sub> використовується не стільки в енергетичному обміні, скільки як відновлювач у реакціях синтезу жирних кислот, амінокислот і т. д. Особливо велике значення НАДФ·Н<sub>2</sub> у темний період доби, у нефотосинтезуючих клітинах.

Велике значення пентозофосфатного шляху полягає в утворенні пентоз, необхідних для біосинтезу нуклеїнових кислот,

різних нуклеотидів. У ПФШ також утворюються цукри з кількістю вуглецевих атомів від 3 до 7. Серед них важливе місце належить еритрозо-4-фосфату, потрібного для синтезу шикимової кислоти – попередника ароматичних амінокислот, вітамінів, фітогормонів і інших фізіологічно активних сполук. Пентозофосфатний окисний шлях дихання – це по суті зворотний до фотосинтетичного (відновного) циклу Кальвіна, тому деякі його проміжні продукти можуть брати участь у темновій фазі фотосинтезу.

Таким чином,

***гліколіз, цикл трикарбонових кислот, гліоксилатний цикл, пентозофосфатний окисний шлях, – це система взаємозалежних процесів, які мають загальні субстрати і проміжні продукти, що здатні переходити з одного циклу в інший і там використовуватися.***

Який з циклів буде переважати в клітині, залежить від її функціонального стану й умов життя. Наприклад, в анаеробних умовах переважає гліколіз. Активність пентозофосфатного шляху зростає в несприятливих умовах: посуха, засолення ґрунту, калійне голодування, недостатнє освітлення, інфекція, старіння.

---

## **ТЕМА №6. КОРЕНЕВЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН**

---

Коренева система як орган поглинання та обміну речовин  
Поглинання і транспорт мінеральних елементів  
Класифікація мінеральних елементів  
Фізіолого-біохімічна роль макро- і мікроелементів

### **Коренева система як орган поглинання та обміну речовин**

Коренева система, будучи спеціалізованим органом поглинання води, забезпечує також і поглинання мінеральних речовин. Функція кореня не обмежується тільки поглинанням та транспортуванням речовин в надземні органи, адже коренева система є також органом активного і спеціалізованого обміну речовин. Корінь забезпечує виділення в навколишнє середовище різних за природою та біологічним значенням речовин. Фізіологічні функції кореня знаходяться в тісному зв'язку з його анатомічною будовою.

Сформована коренева система – досить складна система з добре диференційованою внутрішньою структурою.

Як уже зазначалось вище, диференціація клітин кореня розпочинається в зоні ділення меристем. У зоні розтягування ці процеси прискорюються – з'являється ризодерма (епіблема), перші провідні елементи прото- і метафлоеми, перицикл і т. д. Зони ділення



та розтягування – найбільш активні зони поглинання води і мінеральних речовин. Ризодерма на зовнішній поверхні своїх клітин утворює кореневі волоски. Кореневий волосок росте своєю верхівкою, де найактивніше здійснюються процеси метаболізму і куди постійно надходять поживні речовини. Зона корневих волосків – найактивніша всисна частина кореня.

В міру відмирання ризодерми з корневими волосками на поверхні кореня з первинної кори виникає нова покривна тканина – *екзодерма*. Клітини первинної кори здійснюють активне і пасивне транспортування речовини до центрального циліндра кореня, а також виконують функцію синтезу і накопичення різних запасних речовин. На шляху речовин, що надходять із ґрунтового розчину, є ряд бар'єрів. Перший з них *ризодерма*, а другий – внутрішній шар клітин первинної кори – *ендодерма*, бічні стінки оболонок яких мають особливі потовщення – *пояски Каспарі*, що просякнуті лігніном та суберином, завдяки чому перегороджують рух розчину.

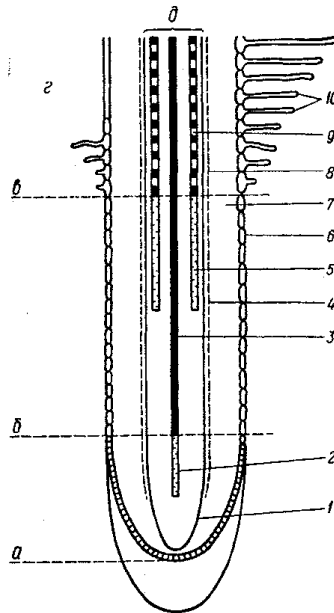


Рис. 128. Схема будови молодого кореня: а – кореневий чохлак, б – зона меристеми, в – зона розтягування, г – зона корневих волосків, д – центральний циліндр; 1 – перидерма, 2 – незрілі елементи флоєми, 3 – дозрілі елементи флоєми, 4 – ендодерма без поясків Каспарі, 5 – незрілі елементи ксилеми, 6 – ризодерма, 7 – первинна кора, 8 – ендодерма з пояском Каспарі, 9 – зрілі елементи ксилеми, 10 – кореневі волоски.

Однак, вони є не у всіх клітин ендодерми, серед них зустрічаються *пропускні клітини*, які не лігніфіковані і розташовані в зоні бічних коренів, через них транспортування іонів відбувається без затруднень. Зона ендодерми – фізіологічний бар'єр, де протопласт «контролює» потік іонів.

Функція ендодерми цим не вичерпується, адже вона також затримує та регулює надходження речовин із центрального циліндра в периферійні тканини. Ще одним бар'єром на шляху до центрального циліндра кореня є *перичикл*, що складається з активних меристематичних клітин. Перичикл – зовнішній шар осевого циліндра. В ньому накопичуються різні речовини, в тому числі фітогормони, які стимулюють утворення бічних коренів.

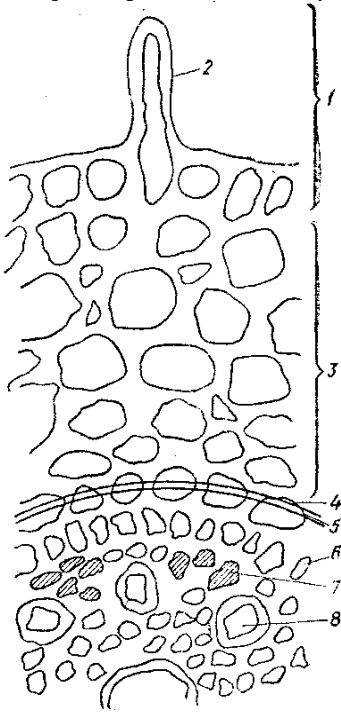


Рис. 129. Радіальна анатомічна будова кореня: 1 – ризодерма; 2 – кореневий волосок; 3 – екто-, мезодерма; 4 – ендодерма; 5 – поясок Каспарі; 6 – перичикл; 7 – флоема; 8 – ксилема.

Завдяки таким фізіологічним бар'єрам розчин, який потрапляє в центральний циліндр кореня, значно трансформується, а тому відрізняється від вихідного ґрунтового розчину. В корені синтезуються «напівфабрикати», які пізніше легко включаються в біосинтетичні процеси уже в стеблі чи листках.

Центральний циліндр кореня характеризується радіальним розміщенням первинних провідних тканин – *флоєми та ксилеми*.

Отже, особливості будови кореня багато в чому визначають його функції.

За даними К. М. Ситника листки та корені рослин полярно відрізняються за напругою окисно-відновного потенціалу. Листки мають низьку напругу, корені – навпаки. Утримання даного потенціалу на рівні, що відповідає нормальній життєдіяльності рослин, забезпечується відповідним обміном продуктами їх власної синтетичної функції.

Кругообіг речовин в рослині – одна з ланок кореневого живлення, що чітко контролюється потребами рослини та тими джерелами живлення, якими вона володіє. Цей кругообіг пов'язаний як з поглинальною, так і з видільною функцією кореня. Доведено, що

через кореневу систему виділяються майже всі типи водорозчинних сполук. Ці виділення можуть бути пристосувальною реакцією на зміну умов середовища для ризосферної та ґрунтової мікрофлори, частина їх реутилізується самою рослиною або поряд розміщеним рослинним організмом ценозу. Кореневі виділення обумовлюють явище *алелопатії* (взаємного впливу) рослин, що входять до складу фітоценозу. Активними алелопатичними агентами ґрунту є тритерпени: *еритрородіол* та *сератіол*. Варто відмітити, що такі токсичні речовини рослин, як халкони та дигідрохалкони (флоридзин), в ґрунті швидко руйнуються, втрачаючи свою активність.

Виникла навіть концепція алелохімікатів, тобто продуктів, що виникають в умовах взаємодії рослин і ґрунту. Алелохімікати можуть бути використані як форма природних гербіцидів. Створення системи природних гербіцидів може стати однією з біотехнологічних моделей, яка дозволить уникнути використання в рослинництві синтетичних гербіцидів з підвищеною токсичністю.

Доказано, що у різних рослин спостерігається специфічність корневих виділень, з якими часто пов'язують так звану **ґрунтовтому**.

Багаторічне вирощування одного виду рослин на одному й тому ж місці зумовлює ефект, що виявляється у різкому зниженні продуктивності рослин. Однією з багатьох причин цього явища є надмірний розвиток мікроорганізмів, що продукують різноманітні фітотоксини. Біологічна і хімічна природа фітотоксинів ще остаточно не з'ясована, відомо, що ці речовини накопичуються у родючих, багатих на органіку ґрунтах.

Фітотоксини належать до біологічно активних речовин і мають олігодинамічну дію. У малих дозах вони можуть повністю або частково загальмувати розвиток ґрунтових організмів чи рослин. Фітотоксини мікробіологічного походження мають різну хімічну природу і неоднакову фізіологічну дію.

Явище ґрунтовтоми не спостерігається в природних ценозах. Воно є типовою ознакою антропогенних змін в екосистемі ґрунту. Монокультура як екологічний фактор порушує природні процеси в масштабі екосистеми ґрунту. Порівняльний склад ґрунтової мікрофлори втомленого і природного ґрунту свідчить про те, що багато видів мікроорганізмів втомлених ґрунтів продукують токсичні для рослин речовини. Втомлений ґрунт характеризується надмірним розвитком шкідливих для рослин мікроорганізмів.

Таким чином, *втомлений ґрунт* – це хворий ґрунт, який має ознаки глибоких патогенних змін. Ґрунтовтома – одна з великих проблем світового землеробства. За даними продовольчої комісії ООН близько 1 млн. 250 тис. га ріллі – це втомлена земля. Внаслідок ґрунтовтоми щороку втрачається 25% від загальних біологічних втрат світового врожаю. Кореневі виділення здатні змінити водний режим ґрунту та рослини, інтенсивність дихання, транспірації,

засвоєння вуглеводів та ін. Токсичність речовин, що виділяються, найчутливіше проявляється в зоні ризосфери.

**Ризосфера.** З кореневими системами пов'язане важливе з огляду організації екосистеми ґрунту явище – *ризосферний ефект*. Ризосфера у первинному значення цього слова – це коренедоступна товща ґрунту. Вона може бути більш-менш глибокою. Поняття «мікробної ризосфери» виникло дещо пізніше і означає місце зосередження та взаємодії мікроорганізмів з рослинами. Ця частина ризосфери належить до вузького шару ґрунту, що оточує кореневі волоски, навколо яких на продуктах корневих виділень найбільш інтенсивно розвивається мікрофлора. У сфері взаємодії рослин та мікроорганізмів розрізняють такі три зони: власне *ризосферу*, *ризоплан та гістоносферу*. У зоні ризосфери відбуваються процеси впливу мікроорганізмів на рослини, а в зоні гітосфери, навпаки, переважає вплив корневих систем на мікроорганізми.

Взаємодія корневих систем та мікрофлори виявляється у вигляді так званого ризосферного ефекту, який виражається відношенням кількості мікроорганізмів у ризосфері (R) і за її межами (S). Це відношення для різних видів рослин не однакове і залежить від багатьох факторів, але найголовніше – від виду рослин і ґрунтових умов.

Таблиця 5.

**Відношення R/ S ґрунтових організмів у ризосфері озимої пшениці на різних етапах онтогенезу**

Мікроорганізми	R/S			
	кільцювання	кущіння	цвітіння	дозрівання
Бактерії	3,1	27,7	16,8	5,4
Актиноміцети	1,9	55,1	16,7	1,5
Гриби	1,0	274,0	8,9	10,7

Найпоширеніші в ризосфері сільськогосподарських рослин актиноміцети і гриби – кисневі й безкисневі, автотрофні й гетеротрофні, протолітичні та ауксотропічні. Мікроорганізми ризосфери потребують для свого розвитку різноманітні біологічно активні речовини. З іншого боку, багато видів мікроорганізмів можуть утворювати практично всі відомі фізіологічно активні речовини.

**Поглинання і транспорт мінеральних елементів**

Мінеральні елементи поглинаються рослинним організмом одночасно з водою за допомогою кореневої системи. В невеликих кількостях вони можуть надходити і через листки, тому позакореневе підживлення рослин, особливо мікроелементами, стало поширеним сільськогосподарським заходом. Апопластний шлях в корені функціонує аналогічно такому ж в листку.

Протопласт рослинної клітини оточений досить міцною, щільною целюлозною оболонкою – клітинною стінкою. Саме вона і служить бар'єром на шляху транспортування поживних речовин, які поглинаються кореневою системою з ґрунту. Нативна клітинна оболонка складається з двох шарів: первинної та вторинної оболонок, або стінок. Первинна стінка складається з пухкого переплетення целюлозних волокон – *мікрофібрил*, які нещільно склеєні аморфним матриксом. Ця губчаста структура пронизана цілою серією досить об'ємних каналів, середній радіус яких (5-20 нм) в десятки разів перевищує радіус іонів мінеральних солей (0,4-0,6 нм). Отже, поживні солі вільно можуть переміщуватись по таких каналах.

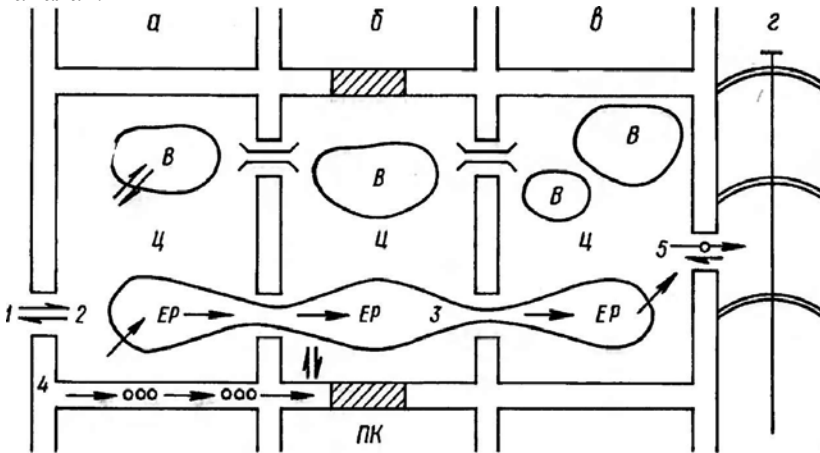


Рис. 130. Ймовірна модель іонного транспортування в коренях рослини: 1 – загальне поглинання іонів; 2 – відтік іонів з кореня; 3 – симпластичне транспортування; 4 – апопластичне транспортування; 5 – транспортування за допомогою переносників. В – вакуоль; ЕР – ендоплазматичний ретикулум, ПК – пояски Каспарі. а – ексодерма; б – ендодерма; в – ксилемна паренхіма; г – судини

Однак, цьому вільному транспортуванню заважають такі обставини: матрикс, який склеює між собою фібрили первинної оболонки, в основному складений з пектинових речовин – полімерів уронових кислот. Вони мають карбоксильну групу –  $\text{COOH}$ , яка у водному розчині дисоціює на  $\text{H}^+$  та  $\text{COO}^-$ , тобто карбоксильна група перетворюється на аніон  $\text{COO}^-$ , чим зумовлює в цілому від'ємний заряд первинної клітинної стінки. Тому вони притягують до себе (сорбують) позитивно заряджені катіони, зв'язуючи їх і, таким чином, створюють перепону для подальшого руху. Аніони ж, навпаки, відштовхуються завдяки від'ємному заряду первинної оболонки і тому важко проникають в такі канали.

У міру росту двох сусідніх клітин з обох сторін поступово відбувається нашарування вторинної оболонки. Вона складається з таких же мікрофібрил, але вони розміщуються більш впорядкованими прошарками, які щільно просочуються матриксом, а інколи і лігніном (лігнін – складна суміш поліфенолів, які не несуть електричних зарядів і тому не сорбують іони). Цим пояснюється відсутність каналів для іонів у щільній масі вторинної стінки.

Таким чином, саме первинна клітинна оболонка є більш проникною для речовин і саме вона виступає основним шляхом транспортування по апопласту – міжклітинному вільному простору кореневих та інших рослинних тканин.

### ***Пасивне транспортування***

Основні механізми руху іонів через клітинну оболонку – *дифузія* та в меншій мірі *масовий потік*. Рушійною силою дифузії виступає *градієнт концентрацій розчиненої речовини*. Масовий потік – це рух розчиненої речовини разом з розчинником. Рушійна сила масового току – *градієнт гідростатичного тиску*.

Дифузія солей крізь клітинну стінку відбувається завжди: адже протопласт на внутрішній стороні поверхні постійно поглинає іони і це постійно підтримує градієнт їхньої концентрації.

Масовий же потік (пряме просочування ґрунтового розчину крізь оболонку) відбувається завдяки транспірації. Пори клітинної стінки виявляють масовому потоку значну протидію, тому що вони в молодих коренях заповнені гелем, тому масовий потік є ефективним лише за умов інтенсивної транспірації.

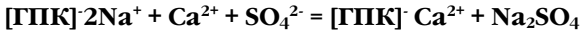
### ***Роль адсорбції в поглинанні мінеральних солей***

Рослинні клітини характеризуються *катионообмінною* та в меншій мірі *аніонообмінною* здатністю. Вони адсорбують на своїй поверхні позитивно або негативно заряджені іони мінеральних солей, які здатні обмінним шляхом витіснитися другими іонами одноіменного знака заряду. Доведено, що обмінна адсорбція іонів на 90-95% відбувається на клітинних стінках. Більша частина ґрунтових катіонів ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ) знаходиться не у вільному ґрунтовому розчині, а адсорбована на поверхні ґрунтових частинок (так званий ґрунтовий поглинальний комплекс: ГПК). Саме тому, щоб поглинути такі іони, корінь повинен спочатку відірвати (десорбувати) їх з поверхні ґрунтових часток та зв'язати (сорбувати) на своїй власній поверхні. Як пояснював С.П. Костичев, рослина протиставляє ґрунтовому поглинаючому комплексу свій власний поглинальний комплекс.

Найважливіші властивості ґрунту: водопроникність, вологоємність, набування, структура, рН ґрунтового розчину і інші визначаються складом адсорбованих іонів. Наприклад, ґрунти, що містять у складі обмінних катіонів значну кількість іонів натрію, набувають особливі, так звані, "солонцові властивості". Вони відрізняються високою дисперсністю, щільним складенням,

високою лужністю, підвищеним набубнявінням і в'язкістю, малою водопроникністю. Ці ґрунти важко обробляються і, незважаючи на великий запас поживних речовин, мало родючі. Якщо ж до складу обмінних катіонів ґрунту входять переважно іони кальцію, то такі ґрунти мають гарну структуру, низький рівень розпилення, високий рівень водо- і повітропроникності. Ці ґрунти відносяться до найбільш родючих. Прикладом ґрунтів з великим вмістом обмінного кальцію і прекрасними фізико-хімічними властивостями є чорноземні ґрунти.

Іонообмінні процеси в ґрунтах можна представити наступною схемою:



Механізм поглинання мінеральних речовин коренями рослин був уперше встановлений роботами англійських учених Джені і Кауенау 1933 році. Пізніше детально описаний радянським ученим Д. А. Сабініним. Він отримав назву «обмінної адсорбції».

За сучасними уявленнями **обмінна адсорбція** представляє собою активний фізіологічний процес, що відбувається у кілька етапів. Розглянемо механізм обмінної адсорбції.

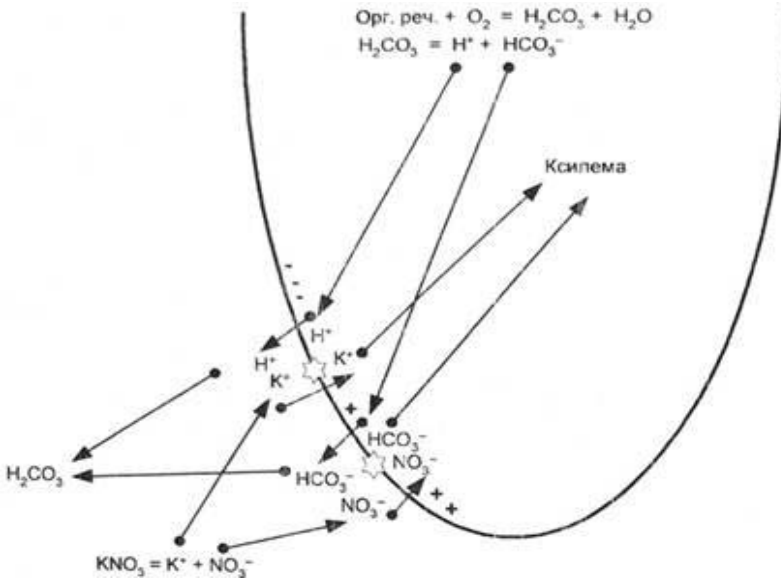


Рис.131. Схема процесу обмінної адсорбції

Відомо, що мінеральні речовини поглинаються рослинами тільки у вигляді іонів, тому для початку цього процесу необхідно, щоб ті чи інші солі у ґрунтового розчині піддалися електролітичній дисоціації. На схемі ця фаза показана на прикладі електролітичної

дисоціації солі  $\text{KNO}_3$ , що містить потрібні для рослин макроелементи – калій і нітроген.

На початку обмінної адсорбції на поверхні зони поділу та висної зони кореня відбувається адсорбція іонів мінеральних речовин. На позитивно заряджених ділянках клітин кореня адсорбуються аніони, а на негативно заряджених – катіони. Це показано на схемі на прикладі катіонів калію й аніонів азотної кислоти.

Білково-ліпідні мембрани містять білки-переносники, які здійснюють «фліп-флоп»-перескоки із зовнішньої на внутрішню поверхні мембран і назад з частотою, яка становить близько 10 тис. разів за хвилину. У результаті «фліп-флоп»-перескоків білків відбувається перенесення адсорбованих іонів через мембрану всередину клітини.

Цей процес, очевидно для збереження електричних потенціалів клітин, має обмінний характер. Під час перенесення в клітину катіона білки-переносники виносять на зовнішню поверхню клітини  $\text{H}^+$ -іони, а під час поглинання аніонів виносяться карбонат-аніони  $\text{HCO}_3^-$ . Отже, на цій фазі процесу відбувається обмін іонів. Необхідний для поглинання мінеральних речовин фонд обмінних іонів  $\text{H}^+$  і  $\text{HCO}_3^-$  створюється в результаті дихання клітин кореня, коли органічні речовини, що надходять з листків, окиснюються киснем повітря і утворюється вугільна кислота  $\text{H}_2\text{CO}_3$ . Остання дисоціює, формуючи необхідні для обміну  $\text{H}^+$  і  $\text{HCO}_3^-$  іони. Іони мінеральних речовин, що надійшли всередину клітини завдяки цьому обміну, піднімаються у надземну частину рослин по ксилемі разом з висхідним рухом води. У свою чергу, іони вугільної кислоти, винесені на поверхню кореня, сприяють кращій дисоціації важко розчинних у воді солей, які містять потрібні для рослин макро- і мікроелементи.

### ***Транспортування іонів через плазматичну мембрану***

Поглинання неорганічних елементів живлення рослин відбувається через екзодерму кореня. Шлях від екзодерми до ендодерми згідно з сучасними даними іони проходять в основному симпластом. Їхній шлях від клітини до клітини в шарі кори кореня відбувається через плазмодесми шляхом дифузії та завдяки клітинним переміщенням цитоплазми.

Щоб проникнути в цитоплазму, іони повинні перетнути спочатку плазмалему, а потім тонопласт або ту чи іншу мембрану – оболонку будь-якої клітинної органели, для того щоб потрапити в конкретний компартмент клітини. Іони крізь мембрану проникають **пасивно** або **активно**, що, можливо, відбувається на різних ділянках мембрани.

**Пасивно** іони можуть дифундувати через мембрану в різних напрямках (дифузія) завдяки своїй власній кінетичній енергії, не використовуючи для цього ні АТФ, ні інших джерел енергії. Останнім часом з'явилися повідомлення, що неорганічні іони проходять крізь мембрану за допомогою водних білкових каналів, так званих



*пермеаз*. Транспортні білки високовибіркові, вони не зазнають зміни в процесі транспортування, чим подібні до ферментів. Саме тому, щоб підкреслити цю подібність, їх і назвали пермеазами. Однак, на відміну від ферментів, пермеази не спричиняють хімічних змін речовини, яку вони транспортують.

У грибів і деяких бактерій було виділено поліпептиди та білки, які здатні утворювати відповідні канали для певних іонів. Такі речовини дістали назву *іонофорів*. Якщо їх додати до штучних ліпідних мембран, то вони прискорюють проникнення іона крізь мембрану в мільйон разів (антибіотик граміцидин, валіноміцин).

Взагалі, перші іонні канали, як відомо, були відкриті в нервових клітинах, а пізніше і в інших мембранах. Вважають, що таких вставних елементів органічної природи в основному два види: *селективні* (вибіркові) канали іонної провідності та *функціональні* (ферментні) білки. На відміну від структурних білків, що знаходяться на поверхні мембрани, функціональні білки зібрані в компактні глобули. Вони мають гідрофобні властивості і тому частково або повністю занурені в ліпідний шар мембрани. Цілком імовірно, що вони є ферментами, серед яких знаходяться так звані АТФ-синтетази. Саме ці ферменти лежать в основі роботи іонних насосів.

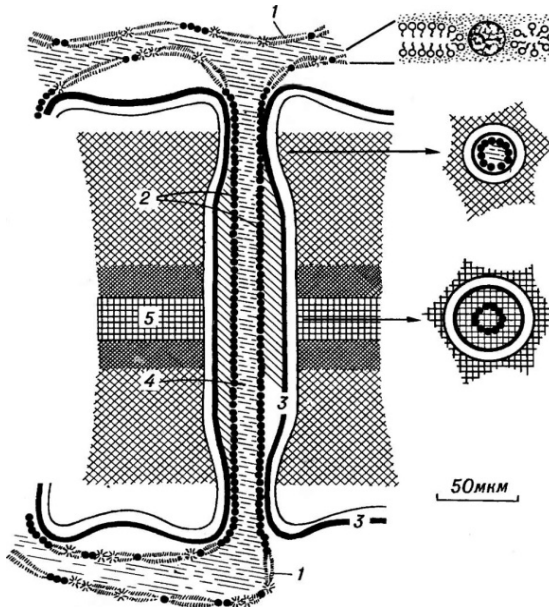


Рис. 132. Схема будови плазмодесми: 1 – мембрана ендоплазматичного ретикулуума у вигляді бімолекулярного шару; 2 – продовження мембрани в каналі, 3 – плазмалема; 4 – порожнина каналу плазмодесми; 5 – міжклітинна речовина.

Щодо *каналів іонної провідності*, то це також білкові структури, але вони не мають ферментативної активності. У мембранах рослинних клітин, як передбачає Д. Б. Вахмістров, зустрічаються, щонайменше, *калієві, натрієві, кальцієві та хлоридні канали*. Саме такі селективні канали іонної провідності роблять мембрану збудливою, тобто здатною проводити електричний імпульс збудження. Отже, більшість потрібних для клітини речовин переноситься крізь мембрану за допомогою транспортних білків-переносників.

Якщо білок переносить одну лише речовину, то це буде *уніпорт*. Інші ж функціонують як котранспортні системи, де перенесення однієї речовини пов'язане з одночасним перенесенням іншої. Якщо транспортування відбувається в одному напрямку – *симпорт*, в протилежні напрямки – *антипорт*.

**Активне транспортування** – це найважливіший регулятор *трансмембранного потенціалу*. У зв'язку з тим, що всі іони заряджені, швидкість дифузії їх визначається не лише проникністю мембрани, а й різницею концентрації їх по обидві сторони мембрани (*хімічний потенціал*), а також *електричним потенціалом*, що виникає між внутрішньою та зовнішньою сторонами мембрани. Саме тому ми говоримо, що рух іонів зумовлюється *градієнтом електрехімічного потенціалу*. Ця напруга між двома сторонами мембрани (на внутрішній стороні мембрани, як правило, від'ємний заряд, тому поглинаються катіони) носить назву **трансмембранного потенціалу**.

Одним з головних іонів, які беруть участь у формуванні трансмембранного потенціалу, є  $H^+$ . Важливо зазначити, що транспортні шляхи  $H^+$ , катіонів та аніонів структурно ізольовані, тобто локалізовані в різних (можливо суміжних) ділянках мембрани. З іншого боку,  $H^+$ -транспорт може бути хімічно спряженим з антипортом катіонів (наприклад,  $K^+/H^+$  обмін за участю  $K^+$  стимулюючої  $H^+$ -АТФ-ази або  $2H^+/Ca^{2+}$  обмін; може бути аналогічний симпорт аніонів, наприклад хлор-стимулююча АТФ-аза на тонопласті). Крім того, можливе використання протонрушійної сили для активного транспортування (хімічне сполучення, через переносники) – антипорт  $H^+$ /катіонів, симпорт  $H^+$ /аніон, або симпорт  $H^+$ /неелектроліти – цукри, амінокислоти.

Крім дифузії іонів через певні ділянки мембран завдяки градієнту електрехімічного потенціалу іони переміщуються також через специфічні зони мембрани – іонні насоси із витратами енергії АТФ. Активне транспортування, на відміну від дифузії, в тому числі і за градієнтом трансмембранного потенціалу, полягає в перенесенні іонів проти даного градієнта.

### **Транспортування елементів мінерального живлення по рослинному організму**

Після надходження елементів мінерального живлення до ксилеми центрального циліндра кореня розпочинається рух їх всередині рослини з транспіраційним потоком.

Вода та неорганічні іони, які були поглинуті коренем, пересуваються по ксилемі вгору з транспіраційним потоком. Деяка частина їх пересувається латерально в тканини кореня і стебла, а інша транспортується до ростучих частин і зрілого листя. У листках значна кількість води і неорганічних іонів пересувається у флоему і виноситься разом з сахарозою у потоці асимілятів. Ростучі частини, які мають відносно малі можливості поглинання води за допомогою транспірації, отримують основну частину поживних елементів та води через флоему. І вода, і розчинні речовини, які потрапляють у корені по флоемі, можуть переноситись до ксилеми.

Аналіз ксилемного соку свідчить про те, що значна частка азоту транспортується у вигляді амінокислот та інших органічних сполук і лише незначна частина у вигляді нітратів або іонів аміаку. В незначних кількостях транспортуються також органічні сполуки сірки та фосфору. Отже, як видно, немає чіткого розподілу руху мінеральних речовин виключно по ксилемі, а органічних речовин виключно по флоемі.

Мінеральні елементи транспортуються головним чином до зон активного росту, меристем, плодів, що розвиваються, до квітів, різноманітних запасних органів. Розвантаження ксилеми відбувається на кінчиках найтонших жилок шляхом дифузії, активного поглинання або через спеціалізовані передаточні клітини, які є видозміною клітин-супутників. Особливістю таких клітин є те, що їхні потовщені клітинні стінки мають чисельні внутрішні виступи, що в десятки разів збільшують площу плазмалеми, яка вистилає таку стінку. Такі клітини здатні передавати речовини найближчим клітинам через складно побудовану надто розвинену систему плазмодесм.

Для багатьох елементів характерні явища *рециркуляції* та *ремобілізації*. Так, фосфор досить швидко і безперервно мігрує по ксилемі і флоемі, сірка включається в метаболізм у процесі першої циркуляції, кальцій залишається там, куди його було доставлено. Під час старіння листя, в процесі розвитку квітів, плодів, насіння активно відбувається повторна мобілізація таких елементів, як *фосфор, сірка, азот та калій*.

#### *Роль іонного транспортування в матеріальному обміні*

Перетворення речовин (матеріальний обмін) слід розуміти не лише як перехід одних сполук в інші, але і як перехід їх з навколишнього середовища в рослину або з однієї частини рослини в іншу. Обмін речовин у рослин можна розділити на три частини для зручності розгляду: *обмін органічних речовин, обмін іонів мінеральних солей та обмін води*. Розглянемо участь іонного транспортування у водному та органічному обмінах.

Рослина поглинає воду за допомогою двох кінцевих двигунів: корінь нагнітає воду, а листя відсмоктує.

**Нижній кінцевий двигун – це кореневий тиск.** Прояви кореневого тиску можна спостерігати за умов високої вологості повітря, коли транспірація виключена, а на кінчиках листків

виділяються краплини води. Це явище виділення краплинорідкої вологи називається **гутація**.

В основі кореневого тиску лежить відоме нам явище осмосу. Осмотична концентрація пасоки в багато разів вища, ніж середовища, що і спрямовує рух води в клітини кореня. Основний осмотичний компонент пасоки – іони  $K^+$ , які створюють  $3/4$  її загального осмотичного потенціалу. Вода і розчинний в ній  $K^+$  постійно рухаються з кореня до судин стебла та листків. У зв'язку з цим, для того щоб надходження води було неперервним, калій повинен надходити постійно в клітини кореня та активно транспортуватися в судини.

**Верхній кінцевий двигун поглинання води – транспірація через продиховий апарат.** Вирішальна роль в регуляції продихового апарата належить знову ж таки іонам  $K^+$ . Вночі, коли продихи закриті, калій рівномірно розподіляється між всіма клітинами епідерми. Перші промені сонця служать сигналом для відкриття продихів. Включаються мембранні іонні насоси, які перекачують калій в замикаючі клітини продихів для сусідніх клітин. Вже протягом кількох хвилин концентрація  $K^+$  в замикаючих клітинах, а значить і осмотичний тиск їхнього клітинного соку підвищуються в 4-5 разів. Як результат, замикаючі клітини продихів поглинають воду, бубнявляють, збільшуються в об'ємі – продихи відкриваються.

За умов виключення сонячного сигналу, в темряві, іонні насоси виключаються і надлишок калію повертається в сусідні найближчі клітини. Тургор замикаючих клітин спадає, продихи закриваються.

Таким чином, транспортування іонів є тим привідним механізмом, який регулює обидва рушійні двигуни водного обміну рослин – кореневий тиск та транспірацію.

### ***Роль іонного транспортування в обміні органічних речовин***

Активним компонентом всіх клітинних біосинтезів є прості вуглеводи, головним чином, сахароза та глюкоза, що синтезуються в процесі фотосинтезу. З листків, де вони формуються, асиміляти повинні надійти до гетеротрофних органів рослини (наприклад, до кореня). Транспортування цукрів, як відомо, відбувається по флоємі. Судини флоєми завантажуються цукрами в тонких закінченнях листових жилок. Завантаження відбувається проти значного (у крайньому разі двократного) градієнта концентрацій, а тому потребує значних витрат метаболічної енергії.

Як виявилось, завантаження ситоподібних трубок цукрами теж пов'язане з роботою іонних насосів (мабуть,  $H^+$ -протонних), які знаходяться на поверхні мембран. Цікаво, що енергія метаболізму витрачається не на накачування в клітину вуглеводів, а на викачування з неї  $H^+$  (рН ситоподібних трубок звичайно буває більш лужним, ніж інших клітин рослини). Можна припустити, що мембранний білок протонного насоса крім групи, яка зв'язує  $H^+$ , має

й іншу групу, споріднену з вуглеводами. Тому за один оборот в мембрані він викачує з клітини протон  $H^+$  та накачує в неї молекулу цукрів.

Є дані про те, що антипорт (за участю протонного насосу) бере участь в мембранному транспортуванні вуглеводів і на іншому його кінці, наприклад, під час завантаження сахарозою вакуолей запасних клітин кореня цукрового буряка. І тут посередником між енергією та потоком вуглеводів крізь мембрану служить іонний насос. Це є надзвичайно цікавим явищем, характерним лише для рослин, оскільки клітини тварин не спроможні транспортувати крізь мембрану вуглеводи проти градієнта їх концентрації.

У подальшому відбувається ряд перетворень вуглеводів і всього різноманіття синтезованих з них речовин за участю ферментів. Як відомо, всі ферменти працюють тільки у відповідному іонному оточенні. Зміни в його складі значно впливають на ферментативну активність, знижуючи або підвищуючи її в різних частинах клітини. Адже для максимальної активності кожен фермент потребує певної концентрації іонів у середовищі, наявності специфічних іонів-активаторів (як правило, лужних та лужноземельних металів  $K$ ,  $Ca$ ,  $Mg$ ), а також відсутності іонів-інгібіторів (важкі метали) та певний рН. Наприклад, мембранна АТФ-аза потребує наявності магнію, калію та натрію у співвідношенні  $1 : 2 : 1$  і рН 8. Досить змінити хоча б один із зазначених показників і фермент буде дезактивований. Зрозуміло, що клітина, змінюючи напрямки та інтенсивність іонних потоків, може регулювати ферментативну активність, а отже й інтенсивність тих або інших біосинтезів.

**Отже**, іонні градієнти, іонні потоки та діяльність іонних насосів значною мірою визначають не лише власне мінеральне живлення, а й матеріальний обмін рослини в цілому, включаючи обмін води та органічних речовин.

## Класифікація мінеральних елементів

Мінеральні речовини присутні в рослинному організмі в різних формах:

1) у міцних сполуках з органічними речовинами (сірка – в складі білків, фосфор – в нуклеїнових кислотах, магній – у хлорофілі, мідь, цинк – у складі деяких ферментів);

2) в розчинному стані у тканинних рідинах, в цитозолі (катиони  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ , аніони  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $PO_4^{3-}$ );

3) у формі нерозчинних відкладень ( $Ca$  у вакуолярному соці).

Мінеральні речовини розподілені в рослинах нерівномірно. Найбільший вміст мінеральних речовин в тканинах і органах, побудованих переважно з живих клітин: у листі – 10-15 %; в коренях, стеблах – 4-5 %, в насінні – 3 % на суху масу, а в деревині, де рівень життєдіяльності досить низький, – всього біля 1 %. Для рослинних тканин характерний високий вміст калію (25-35 %  $K_2O$  від загальної маси золи), багато фосфору (7-10 %  $P_2O_5$ ) кальцію (3-30 %  $CaO$ ).

Солома злаків збагачена калієм (більше 40 % маси всієї золи), зерно злаків – фосфором (до 50 %), головним чином, у вигляді фітину.

Елементи мінерального живлення розділяють умовно за їх кількісним вмістом у тілі рослин на групи:

**Макроелементи** – вміст від десятих до сотих часток відсотка %: органогени – кисень, вуглець, азот (нітроген), водень, а також магній, натрій, калій, кальцій, залізо, фосфор, сірка, алюміній.

**Мікроелементи** – вміст від тисячних до сотисядчних часток відсотка %: цинк, мідь (купрум), манган, барій, нікель, молібден, кобальт, бор.

**Ультрамікроелементи** – вміст від мільйонних часток відсотка: цезій, кадмій, срібло, радій.

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

## **Фізіолого-біохімічна роль макро- та мікроелементів**

### **Нітроген (Азот)**

Найважливіший будівельний матеріал рослин, який збільшує зелену (вегетативну) масу рослин і, як наслідок, врожайність. Нітроген бере участь у створенні білків, як важлива складова частина знаходиться в нуклеопротейнах і нуклеїнових кислотах, входить до складу молекули хлорофілу, вітамінів, алкалоїдів.

### **Фосфор**

Фосфор – другий за важливістю елемент мінерального живлення рослин. Поряд із азотом та калієм він часто виступає лімітуючим фактором функціонування екосистем. Фосфор надходить в кореневу систему рослин у вигляді окиснених сполук, головним чином залишку ортофосфорної кислоти. Біохімія фосфору обмежується, головним чином, похідними іона ортофосфату. Фосфати відіграють ключову роль в обміні речовин. Вони служать структурними компонентами фітину, фосфатидів, нуклеїнових кислот, фосфорних ефірів, цукрів. Для нього характерна здатність до утворення найрізноманітніших типів зв'язків з малим і великим енергетичним потенціалом та внутрішня нестабільність зв'язків, що полегшує обмін. Звідси виключна роль його в біохімії та енергетиці фізіологічних процесів.

Унікальною властивістю фосфору є здатність його до фосфорилування клітинних білків за допомогою протеїнкіназ. Фосфорилування – дефосфорилування білків впливає на метаболізм нуклеїнових кислот і ліпідів, клітинну диференціацію та проліферацію, синтез багатьох органічних сполук. Ці процеси

відіграють важливу роль у формуванні внутрішньоклітинної сигналізації в усіх живих організмах. Надійшовши в кореневу систему у вигляді окиснених сполук, фосфор в процесі всіх своїх перетворень зберігає ступінь окисненості. Всі зміни зводяться до фосфорилювання та трансфосфорилювання.

Кругообіг фосфору в природі нескладний: фосфор органічних решток та гумусу мінералізується ґрунтовими мікроорганізмами, значна частина його на кінцевому етапі потрапляє в осадові породи.

У клітинному соці накопичуються мінеральні фосфати. Вони утворюють буферні розчини, які регулюють його кислотність. До 50% фосфорної кислоти залишається в рослині в іонній формі. Фосфор відіграє виключно важливу роль в обміні жирів, вуглеводів, білків, в процесах дихання і фотосинтезу.

Характерно, що іон фосфорної кислоти вже через 5-7 хвилин після надходження в кореневу систему включається в цілий ряд органічних сполук. Важливим є фосфор у період *достигання насіння*. Основна запасна форма фосфору у рослин – *фітін* ( $C_{12}H_{22}O_{44}P_{10}Ca_7Mg$ ).

Фосфор здатний до повторної реутилізації його рослиною. Радіоізотопний метод дозволяє встановити не лише темпи повторного використання фосфору, а й участь різних органів у кругообігу елемента. Доведено, що навіть найвіддаленіші органи, де є меристематичні тканини, є місцем надходження фосфору. Відтік найчастіше відбувається із старіючих листових пластинок.

Встановлена можливість використання фосфору органічних сполук ґрунту за участю позаклітинних фосфатаз рослин. Одним із резервів збільшення доступності та рухомості фосфору в ґрунті є *мікориза*. Надлишок фосфору в ґрунті пригнічує розвиток мікоризи.

Існує тісний взаємозв'язок між азотним і фосфорним живленням рослин. За умов дефіциту фосфору різко скорочується поглинання азоту. Зовнішні ознаки дефіциту фосфору – синьо-зелене забарвлення листків. Листки стають дрібні, процеси росту затримуються. Нестача фосфору впливає практично на всі процеси життєдіяльності рослин.

### **Сульфур (Сірка)**

Серед елементів, які включаються в біохімічний кругообіг, важливе місце займає сульфур. Щороку з літосфери добувають 170 млн. т сірки і вся вона залучається в загальний кругообіг:

В останні десятиріччя виробнича діяльність людей досягла таких масштабів, що її вплив на кругообіг біогенних елементів зіставлений з природними геологічними процесами. Так, природний потік сірки з річковим стоком становить близько 100 млн т і така ж кількість антропогенної сірки за рахунок стічних вод, кислотних дощів. Останні мають негативні екологічні наслідки.

Сульфур надходить в ґрунт кількома шляхами. Основний з них – відмирання рослинних решток, опади та продукти розкладання гірських порід. Більшість рослин одержує сірку як із сульфатів, розчинених в ґрунтових водах, так і безпосередньо з

атмосфери. Зелені рослини поглинають сульфур у вигляді сульфатіону ( $SO_4^{2-}$ ) і відновлюють її до рівня SH-груп органічних речовин. Мінералізація забезпечується сапрофітними мікроорганізмами, які перетворюють її в  $H_2S$ . Окиснення сірководню забезпечують безбарвні аеробні сіркобактерії та анаеробні пурпурові і зелені сіркобактерії

Слід зауважити, що однією з істотних особливостей метаболізму рослин є взаємозв'язок азотного та сірчаного живлення, про що свідчить і подібність шляхів асиміляції сульфатів та нітратів у рослині.

Для транспортування сульфуру органами рослин її органічні сполуки переходять в сульфат, який в коренях та зерні знову перетворюється на органічні сполуки. Частина поглинутої сірки використовується коренем, а решта з транспіраційним током транспортується до молодих ростучих органів, де інтенсивно включається в обмін, втрачаючи рухомість. Із листя сульфати та відновлені форми сірки можуть пересуватися по флоємі. Хоча клітинам рослин потрібні незначні кількості сірки, майже вся вона витрачається, виконуючи структурну функцію.

Без сірковмісних амінокислот (метіоніну, цистину, цистеїну) не відбувається синтез багатьох білків. Метіонін належить до незамінних амінокислот, має унікальні властивості: входить до складу активних центрів багатьох ферментів, а метіоніл-тРНК – ініціатор росту поліпептидних ланцюгів.

Метіонінові залишки надають молекулі білка гідрофобних властивостей, що відіграє важливу роль в стабілізації активної конформації ферментів у сольовому оточенні. Важливою функцією сірки в білках та поліпептидах є участь SH-груп в утворенні ковалентних, водневих та меркаптидних зв'язків, які підтримують третинну структуру білка. Дисульфідні -S-S- містки забезпечують зв'язки між окремими ланцюгами поліпептидів, стабілізуючи їх структуру.

Сульфур входить також до складу глутатіону, який відіграє важливу роль в окисно-відновних процесах, завдяки своїй здатності до перетворень сульфгідрильної форми (SH-) в дисульфідну (-S-S-). Сірка також входить до складу важливих біологічних сполук: коензиму А, вітамінів (ліпоева кислота, біотин, тіамін). Саме завдяки всьому цьому, сірка може вийти на третє місце в живленні рослин після азоту та фосфору.

Дефіцит сульфуру – бліді, пожовклі молоді листочки, симптоми досить схожі на дефіцит азоту. За високих концентрацій сульфатів в поживному розчині можна спостерігати так званий **сірчаний стрес**, що супроводжується виділенням у повітря сірководню. Більша частина сірки разом з урожаєм виключається з біологічного кругообігу, не повертаючись в ґрунт. Великим виносом сірки характеризується капуста, меншим картопля, злаки, зернові культури.



Як сірчане добриво останнім часом використовують гіпс, елементарну сірку, яка стає доступною для рослини після перетворення її в сульфати мікроорганізмами.

Є дані про те, що дефіцит сірки гальмує відновлення та асиміляцію азоту рослинами. Це має істотне значення для культурних рослин, які, утилізуючи нітрати, сульфати та фосфати, синтезують рослинний білок. Така особливість метаболізації таких важливих аніонів неорганічних солей азоту, фосфору та сірки.

### ***Фізіологічна роль металів-макроелементів***

#### **Калій**

Більшість рослин характеризується високим вмістом калію (0,9-1,2%), хоча дуже незначна частина його знаходиться в клітинних структурах у зв'язаному стані. Це типово мобільний елемент. Калій рослини одержують із розчинених в ґрунтового розчині його солей (0,5-2% валового запасу в ґрунті). Найбільшим вмістом характеризуються меристеми, молоді пагони, листки, бруньки. В рослинній клітині близько 80% його міститься у вакуолях. Більша частина його (70%) в клітині перебуває у вільній іонній формі, решта (30%) в адсорбованому стані. Калій не входить до складу жодної органічної сполуки. Поглинається у вигляді катіону  $K^+$ . Калій – осмотично активний елемент, сприяє гідратації протопласту, знижує його в'язкість та підвищує оводненість.

Роль калію в фотосинтезі пов'язана з його участю в регуляції роботи продигового апарата, а також у фотофосфорилуванні. Вважають, що тургор клітин змінюється як наслідок функціонування калієвих іонних насосів. Відкриті продиhi характеризуються високим вмістом калію в замикаючих клітинах, а при закриванні їх іони калію викачуються назовні.

Зменшення вмісту калію до 0,2-0,6% зумовлює різке зниження інтенсивності фотосинтезу, гальмує ріст, порушує фосфорний метаболізм, синтез пігментів, білків, вуглеводів.

Перерозподіл фотоасимілятів пов'язаний також із вмістом калію в провідних клітинах флоєми, де він переважно локалізується. Вважають, що загальний осмотичний рівень в ситоподібних трубках підтримується шляхом взаємної компенсації сахарози та іонів калію. Катіонна рівновага в них зсунута в бік іонів калію, що є передумовою для розвитку високих електрхімічних градієнтів на мембранах та для активного функціонування  $Na^+ - K^+$ -насосів.

Оптимальний вміст калію забезпечує баланс процесів синтезу та гідролізу в клітині. Саме іони калію створюють іонну асиметрію, а отже, мембранний потенціал між клітиною та середовищем.

Калій – активатор понад 60 ферментних систем, але не входить до них як структурна частина. Він активує включення фосфатів в органічні сполуки, бере участь в синтезі рибофлавіну – компоненту всіх флавінових дегідрогеназ. Стимулюючи синтез крохмалю, сахарози, моноцукрів, пектинових речовин, він найбільше сприяє формуванню високих якісних показників всіх плодових культур. Однак, відомо, що для формування якості плодів надлишок калію

інколи шкідливіший, ніж його дефіцит, бо в таких умовах послаблюється ефективність кальцію та магнію.

Властивість іонів калію підтримувати сприятливі для життя цитоплазми відповідні фізико-хімічні особливості колоїдів – *еластичність, в'язкість, дисперсність, оводненість* має надзвичайне значення в формуванні стійкості рослин до несприятливих умов середовища.

Для калію характерна *реутилізація*, під кінець вегетації можна спостерігати міграцію калію із старіших частин рослинного організму до молодших. Його дефіцит спричинює зниження домінуючого ефекту апікальних бруньок.

Критичний період в потребі даного елемента припадає на перші стадії розвитку. Дефіцит його спричинює пожовтіння листків нижнього ярусу, побуріння країв решти листя, ніби від запалення. У зв'язку з тим, що цей елемент специфічно впливає на цитоплазму, його не можна замінити іншим, хоча деякі фізіологічні процеси замінюються натрієм та рубідієм. Калійні добрива особливо сприятливо впливають на врожайність пшениці, цукрових буряків, картоплі та плодкових культур.

### **Кальцій**

Вміст Кальцію в рослинах до 0,2%, тоді як в старих листках його кількість досягає 1%. Надходить в рослинний організм у вигляді іонів  $\text{Ca}^{2+}$ . Щодо кальцію рослини поділяють на кальцієфіли (боби, нут), кальцієфоби (люпин жовтий, кукурудза), які практично не мають вільного кальцію, та нейтральні види (гарбуз).

Більшість хрестоцвітих, бобових поглинають іони кальцію в значних кількостях та нагромаджують його в клітинному соку. Менше його в зернових культурах, цукровому буряку. З віком все більше його накопичується в листках та інших вегетативних органах. У процесі старіння клітини кальцій із цитоплазми переходить у вакуолі, де відкладається у вигляді різноманітних кристалічних включень солей органічних кислот. В насінні він зустрічається в складі фітину.

Роль кальцію різноманітна. Кількісно основна функція кальцію полягає у включенні його в структуру серединної пластинки клітинної стінки, де він виступає як обмінний фонд кальцію. Зв'язуючись з пектинами, він утворює нерозчинні солі пектатів кальцію, що спричинює затвердіння напіввідкої структури клітинної стінки. Серединні пластинки, що склеюють клітинні стінки сусідніх клітин, складаються переважно із пектатів кальцію. В умовах дефіциту кальцію формування нових клітинних стінок припиняється, хоча поділ ядра відбувається нормально.

Кальцій, на противагу калію та магнію, міцно зв'язується з різними органічними сполуками в клітині, тому він малорухомий, хоча є дані, що він здатний до повторного використання рослиною.

Кальцій – компонент багатьох органел клітини (хлоропласти, мітохондрії, рибосоми, ядро). Він підтримує колоїдно-хімічні властивості протопласту, впливає на його гідратацію, в'язкість. Він може регулювати рух цитоплазми, впливаючи на структурні

компоненти цитоскелету – *мікротрубочки*. Кальцій також потрібний для *гранулокіриної* секреції компонентів клітинних стінок за участю диктіосом апарата Гольджі. Завдяки впливу на процес формування елементів цитоскелета, він також пов'язаний з мітозом. Кальцій реагує з різними органічними кислотами, утворюючи солі, завдяки чому виступає регулятором рН клітинного соку.

На сьогодні можна стверджувати, що іони  $\text{Ca}^{2+}$  впливають на різні види внутрішньоклітинної активності. Він активатор деяких ферментних систем ( $\alpha$ -амілази, апірази, глутаматгідрогенази, глюкозо-6-фосфатдегідрогенази, ліпази, фосфотази).

Іони кальцію виявлені в зоні ядра, що, можливо, пов'язане з потребою його для процесів клітинного поділу та росту в фазу розтягування. Проростання пилку та ріст пилкової трубочки стимулюється іонами даного елемента. Підвищені дози кальцію гальмують ауксинозалежний ріст в момент одночасного підсилення здатності ауксинів до електрофізіологічної індукції, поляризації клітин.

Як відомо, пектини та інші сполуки клітинної оболонки містять значну кількість карбоксильних груп, які під час дисоціації відщеплюють водень, що надає в цілому клітинній оболонці від'ємний заряд. Вони електростатично притягують іони кальцію ( $\text{Ca}^{2+}$ ), тобто постійно відбувається обмін  $\text{H}^+$  на  $\text{Ca}^{2+}$ . Майже вся катіоннообмінна ємність кореневої системи зайнята  $\text{Ca}^{2+}$  та  $\text{H}^+$ , тому даний елемент відіграє важливу роль в процесах первинного поглинання елементів мінерального живлення.

Слід зауважити, що іони  $\text{Ca}^{2+}$  впливають на різні види внутрішньоклітинної активності через їхній зв'язок із специфічним білком **кальмодуліном**. Він широко відомий у тваринному та рослинному світі, його молекулярна маса 16000-19000. Майже в усіх живих істот кальмодулін має ту саму амінокислотну послідовність, насичений залишками глутамінової та аспарагінової кислот. В еволюційному плані це один з найдавніших і дуже консервативних білків. Виступаючи в ролі кальцієвого внутрішньоклітинного рецептора, він регулює в клітині більшість  $\text{Ca}^{2+}$ -залежних процесів (активність протейнінази, транспортних  $\text{Ca}^{2+}$ -АТФаз, концентрацію внутрішньоклітинного кальцію, участь в секреторних процесах). Кальмодулін в стані насичення його іонами  $\text{Ca}^{2+}$  надзвичайно термостабільний. Є дані про зв'язок його з гравітропічною реакцією кореневого чохла.

Дефіцит кальцію впливає насамперед на меристеми і кореневі системи. Під час поділу клітин пригнічується утворення клітинних стінок, припиняється утворення бічних коренів, корневих волосків. У молодих листків по краях з'являються світло-зелені смуги, тканини деяких ділянок відмирають (некроз), верхівкові бруньки часто теж відмирають, а кінчики листочків закручуються вгору. Некротичні плями з'являються також на плодах і в запасуючих тканинах. Характерні зміни процесу обміну, пов'язані з дефіцитом кальцію,

виявляються в зміні напрямку синтезу вуглеводів та азотистих речовин.

### **Магній**

Вміст даного елемента в рослинах залежно від виду, фізіологічного стану та умов живлення коливається в межах від 0,013 до 3,15% на суху речовину. Надходить в рослину у вигляді іонів  $Mg^{2+}$ . Магній входить в склад основного пігменту зелених листків – хлорофілу. Він накопичується переважно в найбільш життєздатних тканинах – меристемах, вузлах кущіння, зародку зернівок. З початком плодоутворення нагромаджується в насінні, утворюючи там разом з фосфорною кислотою фітин. Досить рухомий, що зумовлює його деяку реутилізацію із старіючих органів. Найбільший процентний вміст магнію в пластидах, мітохондріях, пектатах первинної клітинної стінки.

Дія магнію на рослини характеризується високою різноманітністю. Магній може впливати на зміну просторової структури білкових молекул. Це одна з причин його впливу на зміну структурної в'язкості протопласту та на рухомість внутрішньоклітинної води. Особлива функція магнію пов'язана з участю його в фотосинтезі як компонента хлорофілу, який містить до 15% всього вмісту в рослині. Він є не лише складовою частиною хлорофілів, а й бере участь в початкових стадіях біосинтезу порфіринового ядра, зокрема в синтезі *протопорфіну IX*. Магній регулює структуру органел, збільшуючи активність первинних процесів фотосинтезу. Вважають, що він впливає на формування з окремих фотохімічних реакційних центрів та світлозбиральних комплексів, крупніших мультицентрального фотосинтетичних одиниць. Він активує транспортування електронів між двома фотосистемами, фотофосфорилування, відновлення НАДФ<sup>+</sup>.

Збільшення концентрації магнію в стромі хлоропласта активує рибулозо-бісфосфаткарбоксилазу, підвищує спорідненість її до  $CO_2$ . Іони магнію відіграють важливу роль в функціонуванні білоксинтезуючої системи. Вони підтримують цілісність структури рибосом, зв'язуючи РНК і білок. Велика і мала субодиниця рибосом асоціюються лише в присутності іонів магнію. Дефіцит іонів магнію не лише спричинює дисоціацію часточок 80S-рибосом на 30S та 50S, а й розкручування ще менших фрагментів. Магній сприяє закріпленню на рибосомах матричної та транспортної РНК за рахунок електростатичного зв'язку з  $Mg^{2+}$ . Іони даного елемента поліпшують умови включення амінокислот в білки. Він активує ДНК та РНК-полімерази, бере участь в формуванні певної просторової структури нуклеїнових кислот.

Функціонування багатьох ферментів пов'язане з участю магнію, причому найбільш значною самостійною групою є фосфотрансферази, для яких  $Mg$ -АТФ може виступати як субстрат (фосфокінази, АТФ-ази, пірофосфатази). До ферментів, які специфічно активуються магнієм, належать 5-нуклеотидаза, аргінінсуццинатсинтетаза, рибулозобісфосфаткарбоксилаза,

альдолаза та ін. Більшість реакцій гліколізу, циклу Кребса активується магнієм.

Зв'язок магнію з активністю ферментів визначає роль його в метаболізмі рослин, в процесах росту й розвитку.

Активация магнієм нітратвідновлюючої здатності рослин та одного з ключових ферментів асиміляції азоту – глутамінсинтетази відіграє позитивну роль в азотному обміні рослин. Він спричинює значні зміни і в фосфорному обміні, що обумовлене роллю магнію в активації ферментів фосфорного метаболізму.

Магній здатний підсилювати синтетичні процеси, поєднані з утворенням різних ефірних олій, вітамінів, каучуку.

Зовнішні ознаки дефіциту Магнію – жилки листків залишаються зеленими, а жовкне лише пластинка між ними. *Магнієвий хлороз* дістав назву *мармуроподібного хлорозу* листків. Дефіцит настає, якщо вміст магнію в ґрунті менший 2 мг на 100 г ґрунту. Особливе значення має магній для рослин, які розвиваються в умовах кислих ґрунтів.

З метою забезпечення рослин магнієм використовують калійно-магнієві та комплексні добрива, куди входить калій, магній та фосфор.

### **Ферум (Залізо)**

У ґрунті вміст заліза коливається від 1 до 7%, (в рослині – 0,02-0,08%, тому воно знаходиться на межі між макро- та мікроелементами.

Ферум як елемент мінерального живлення бере участь в структурі окремих, ферментів і цілих ферментних систем, пов'язаних з окисно-відновними реакціями клітини. Крім процесів фотосинтезу, дихання, його іони беруть участь у відновленні нітратів, біологічній азотфіксації, як складові компоненти нітратредуктази та нітрогенази.

Роль ферредоксинів у обміні рослинної клітини визначається, насамперед, каталітичними властивостями заліза, що є конституційною та функціональною складовою частиною цих сполук. Досить згадати про значення їх в окиснювальному та енергетичному обміні тканин, щоб стала зрозумілою та величезна роль, яку ферум виконує в процесах життєдіяльності.

Прикладом участі Феруму в біосинтетичних реакціях можуть бути реакції синтезу флавопротеїнових ферментів. Ферум необхідний для утворення хлорофілів. Він каталізує утворення його попередників (амінолевулінової кислоти та протопорфіринів). Ферум може знаходитись і в запасній формі у вигляді білка феритину, який містить залізо в негеміновій формі.

Дефіцит Феруму найчастіше спостерігається на карбонатних ґрунтах, що можна пояснити переходом його в малодоступний для рослин стан. В таких умовах досить ефективно застосування комплексних органічних сполук заліза – хелатів.

## **Фізіологічна дія мікроелементів на рослини**

Мікроелементи у фізіологічному відношенні становлять досить різноманітну групу речовин. Незважаючи на різні функції, їх об'єднують у загальну групу, бо всі вони потрібні для нормального розвитку у дуже незначних кількостях. Серед багатьох мікроелементів особливе значення для рослин належить Бору, Міді, Мангану, Молібдену та Цинку. В наш час дослідження мікроелементів ведуться в таких напрямках:

- вивчення проблеми поглинання, транспортування та асиміляції мікроелементів;
- з'ясування ролі їх у ферментативних реакціях, обміні регуляторів росту та вітамінів в структурній організації клітин, органел, біополімерів.

На основі цих досліджень розробляється система оптимізації мінерального живлення сільськогосподарських рослин з урахуванням взаємодії макро- та мікроелементів, виявляються критерії забезпеченості рослин елементами живлення в різних ґрунтово-кліматичних зонах. Вивчається вплив їх на забруднення середовища токсичними елементами, в основному металами, особливо в районах з інтенсивно розвинутою промисловістю, та досліджується міграція їх в екологічній системі ґрунт-рослина-тварина-продукція-людина.

### **Молібден**

Молібден – мало поширений елемент. В земній корі молібдену в 100 разів менше, ніж Мангану, в 60 разів менше, ніж Цинку, в 10 – ніж Міді, в 5 – ніж Бору. Він надходить в рослину в вигляді іонів  $\text{MoO}_4^{2-}$ , концентруючись в молодих органах. На кінець вегетації більша частина його зосереджується в дозрілому насінні. Бобові рослини характеризуються унікальною здатністю нагромаджувати молібден. Молібден активує азотний обмін, бере участь у відновленні нітратів як складовий компонент нітратредуктази. Він входить до складу активного центра нітрогенази, є необхідною складовою компонентою для біосинтезу фітоглобіну. Роль Молібдену не обмежується лише участю його в первинних процесах редукції нітратів та біологічної азотфіксації, а й охоплює завершальну ланку азотного обміну – синтез білка. Зокрема, він активує реакції амінування та переамінування, ферментативні реакції нуклеїнового обміну, впливає на рибосоми, які безпосередньо здійснюють біосинтез білка за участю інформаційної РНК та активованих амінокислот.

За умов дефіциту Молібдену на листях з'являється крапчастість, хоч жилки залишаються світло-зеленими. Хлорозна тканина піднімається, краї листків закручуються всередину, у подальшому на них та на верхівках розвивається некроз.

### **Манган (Марганець)**

Середній вміст Мангану в рослинах до 0,001%. Винос Мангану з урожаєм на карбонатних ґрунтах становить 0,1-0,7 кг, а на кислих і до 0,5-5 кг/га. Тому марганцеві добрива (марганцевий шлак) широко

застосовують для підвищення врожайності цукрових буряків, озимої пшениці, овочевих та плодових культур. Манган надходить в рослину у вигляді іонів  $Mn^{2+}$ . Він зосереджується в листках, активно впливає на процеси росту клітин як кофактор РНК- полімерази II, що відповідає за синтез м-РНК в ядрі, та як кофактор ауксин-оксидази, що розкладає індолілоцтову кислоту.

Манган – сильний окиснювач, тому він відіграє важливу роль в окисно-відновних реакціях процесів дихання (цикл Кребса) та фотосинтезу (фотоокиснення води, цикл Кальвіна). Марганцевий водоокиснювальний комплекс фотосистеми II відіграє роль інтермедіату, який накопичує заряди в процесі окиснення води, тоді як роль координаційної оболонки навколо іона марганцю заключається в стабілізації високоактивних проміжних продуктів.

За умов дефіциту Мангану в рослинах розвивається плямистий хлороз, крапчастість, уповільнюється ріст та з'являються некротичні плями. На кислих ґрунтах доступність Мангану для рослин підвищується, тоді як на лужних мікрофлора переводить частину Мангану в форму, малодоступну для використання. Внесення в ґрунт марганцевих добрив поліпшує агрономічні його властивості, сприяє кращому використанню рослинами аміачних, нітратних та інших добрив.

### **Купрум (Мідь)**

Роль Купруму в житті рослин досить специфічна: її не можна замінити якимось іншим елементом. Вміст Купруму в ґрунті коливається від 0,5 до 20 мг/кг ґрунту, а в рослинах до 0,2 мг на 1 кг маси, причому найбільшим вмістом відрізняється листя. Надходить в рослину клітину в формі іонів ( $Cu^{2+}$ ,  $Cu^+$ ), виявлена в різних білках, включаючи ключові ферменти метаболічних циклів, а також у білках з ще невідомими функціями. Наприклад, іони виявлені в низькомолекулярних білках флоемних ексудатів, в різних екстрактах, субклітинних та білкових фракціях. Купрум може бути зв'язаний з амінокислотами та амінами, можливе також утворення складних комплексів міді з органічними кислотами та фенольними сполуками. Близько 70% всього Купруму листків знаходиться в хлоропластах, в основному у вигляді пластоціаніну. Купрум легко змінює свою валентність, віддаючи чи приймаючи один електрон (e), тому він входить до складу компонентів електрон-транспортного ланцюга мітохондрій та хлоропластів.

Купрум впливає на синтез фітоглобіну та активність ферментів, пов'язаних з біологічною фіксацією азоту. Цілий ряд купрумвмісних ферментів каталізують відновлення  $O_2$  до  $H_2O_2$  або  $H_2O$  (поліфенолоксидаза, моно- та діамінооксидаза, аскорбатоксидаза, цитохромоксидаза). Поліфенолоксидаза бере участь в окисненні поліфенолів та дубильних речовин в процесі ферментації чайного листка, її впливом пояснюється потемніння плодів та овочів під час висушування.

Виявлення Купруму в складі цитохромоксидази, пластоціаніну розкриває нові можливості у вивченні ролі міді в процесах

фотосинтезу, біосинтезу хлорофілу на рівні перетворень протохлорофілу.

Виявлені факти прямої залежності між енергією проростання насіння злаків, бобових та вмістом міді дають змогу припустити участь їх в процесах обміну рiстактивуючих фізіологічно активних речовин. Позитивна дія купрум на стійкість до полягання, ймовірно, також пов'язана з впливом на вміст фенольних інгібіторів, зниження вмісту яких призводить до витягування стебла та полягання. Купрум підвищує стійкість до посухи, жаро- і морозів. Рівень доступності Купрум виявляється також на процесах росту та поглинальної здатності кореневої системи злаків. Підвищення дози (100 мкг міді на 1 л) пригнічують як елонгацію кореня, так і ріст корневих волосків.

Купрум практично застосовують в рослинництві, особливо на бідних торфво-болотних ґрунтах. За умов дефіциту Купрум молоде листя швидко в'яне та засихає без видимих ознак хлорозу. Часто спостерігається ненормальне інтенсивне опадання листя. Слід зазначити той факт, що Купрум може спричинювати і токсичні ефекти як забруднювач, особливо, водних екосистем.

### **Цинк**

У ґрунті вміст загального Цинку становить від 20 до 100 мг/кг, а в рослині 15-60 мг на 1 кг сухої маси. Винос цинку з урожаєм коливається в межах від 50 г до 2 кг з 1 га. Доступність катіонів  $Zn^{2+}$  для рослин залежить від рН ґрунту, вмісту органічних речовин, фосфатів. Водно-розчинні гумусні речовини утворюють в ґрунті розчинні органічні комплекси, які містять Цинк. Цинк входить до складу значної кількості різноманітних ферментів, потрібних для функціонування гексокінази, енолази, тріозофосфатдегідрогенази, альдолази, алкогольдегідрогенази.

Вплив Цинку на ріст має пряме відношення до участі його в обміні ауксинів та особливо індолілоцтової кислоти (ІОК). Відомо, що ІОК хімічно тісно пов'язана з триптофаном. Доведено, що триптофан синтезується в листках за наявності достатньої кількості цинку. Відмічається залежність від цинку активності триптофан-синтетази.

Виявлено, що підвищені дози фосфору та азоту посилюють ознаки нестачі цинку. Дефіцит цинку призводить до значного накопичення розчинних азотних сполук – амідів, амінокислот, що порушує синтез білка. Внесення цинку підвищує синтез сахарози, крохмалю, загальний вміст вуглеводів та білкових речовин. Цинкові добрива підвищують посухо-, жаро- та холодостійкість рослин.

### **Кобальт**

У рослинах Кобальт міститься в кількості від 0,05 до 11,6 мг на 1 кг сухої речовини. Підвищеною концентрацією Кобальту характеризуються бобові, зниженою – злакові. У бобових Кобальт концентрується в бульбочках, що пов'язано з особливою роллю його (поряд з Молібденом) в процесах азотфіксації. Кобальт накопичується також в генеративних органах, що свідчить про його участь в процесах запліднення. В рослині він зустрічається у вигляді



іонів, в складі порфіринових структур ціанокобаламіну (вітамін В<sub>12</sub>), та у вигляді неідентифікованих органічних комплексів. Вітамін В<sub>12</sub> синтезується в рослинах навіть в стерильних умовах. Кобальт як в іонній формі, так і в складі тетрапірольних структур виконує певні функції в ферментативних реакціях, що регулюють нуклеїновий обмін. Іони Кобальту стимулюють включення амінокислот в інтактні рибосоми, позитивно впливають на перенесення аміноацил-т-НК до рибосом. Встановлена необхідність Кобальту для росту мікроорганізмів в середовищі, де єдиним джерелом азоту є нітрати. Кобальт бере активну участь в реакціях окиснення – відновлення, стимулює цикл Кребса, позитивно впливає на дихання, енергетичний обмін.

Дефіцит даного елемента особливо чітко виявляється у нижчих рослин, бобових, цукрового буряка, які найбільше реагують на внесення даного мікроелемента.

### **Бор**

Надходить в рослину у вигляді аніону борної кислоти (ВО<sub>3</sub><sup>3-</sup>), його вміст досягає 0,1 мг на 1 кг сухої речовини. Залежно від врожаю однодольні рослини виносять з 1 га 20-60 г бору, дводольні – 300 г. Бідні на Бор дерново-підзолисті, сірі та бурі лісові ґрунти. Комплекси з аніоном тетраборату утворюють цукри, кетокислоти, фенольні сполуки, вітаміни, коензими. Вони несуть від'ємний заряд і характеризуються підвищеною реакційною активністю. Бор підсилює ріст пилоквих трубочок, проростання пилку, збільшує кількість квітів та плодів. Найтипівішим проявом порушень за нестачі Бору є відмирання точок росту. Спостерігаються також певні зміни у водообміні, зокрема, транспірації. Дефіцит Бору впливає на синтез, перетворення і транспортування вуглеводів. Наявність Бору позитивно впливає на цукристість фруктів та крохмалистість картоплі. Особливе значення Бор має в умовах вапнякових, кислих, підзолистих ґрунтів, оскільки він поліпшує їхні агрономічні властивості. Найчутливіші до Бору цукрові буряки, льон, конюшина, тютюн, люцерна, соняшник, менш чутливі – злакові.

Бор позитивно впливає на надходження в рослини елементів ґрунтового живлення. Тому внесення в ґрунт невеликих доз Бору підвищує ефективність добрив. У сільськогосподарській практиці застосовують борні добрива, зокрема, борну кислоту, бор-магнієвий сульфат, розмелені сірі борні руди.

### **Ванадій**

З біологічної точки зору між Ванадієм та Молібденом існує певний взаємозв'язок в процесах фіксації Азоту. Доведено, що Ванадій стимулює фіксацію атмосферного Азоту та ріст азотобактера в культурах, куди Азот у зв'язаному вигляді не додавали. Ванадій позитивно впливає на активність нітратредуктази і каталази, підвищує вміст хлорофілу в листках, збільшує інтенсивність фотосинтезу.

Досить часто за умов нестачі певних елементів мінерального живлення в різних ділянках рослинного організму з'являються характерні ознаки голодування. Інколи вони залежать не лише від

наявності конкретного елемента, а і від його здатності пересуватися по рослині.

Такі елементи, як *Нітроген, Фосфор, Сульфур, Калій, Магній* легко пересуваються і рослина здатна до їх *реутилізації*. Часто в умовах дефіциту таких елементів вони легко переносяться із старих органів до молодих, де повторно засвоюються. Тому ознаки дефіциту їх проявляються найшвидше на старих листках.

Такі ж елементи, як *Кальцій, Ферум, Бор* погано пересуваються по рослині, нездатні до повторного використання. Вони нагромаджуються в старіючих органах, а ознаки голодування легко помітити на молодших ростучих органах.

Слід зазначити, що для нормальної життєдіяльності рослинного організму повинно бути певне співвідношення різних катіонів.

*Розчини, які характеризуються відповідним співвідношенням катіонів, сприятливим для росту і розвитку організмів, називають **врівноваженими***. У деяких випадках наявність одного іону пригнічує надходження іншого, тобто має місце *антагонізм іонів*. Наприклад, надлишок іонів Мангану гальмує поглинання Феруму, що зумовлює в свою чергу пригнічення процесів синтезу хлорофілів. Бор прискорює надходження катіонів та знижує поглинання аніонів. Однією із причин антагоністичної дії іонів може бути їх вплив на колоїдно-хімічні властивості цитоплазми, зокрема, на гідратацію білків. Адже, двовалентні катіони ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ) дегідратують колоїди сильніше, ніж одновалентні ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ). Припускають також, що антагонізм іонів у значній мірі пояснюється їх конкуренцією за активні центри ферментів.

Разом з тим, в деяких випадках вплив одного іону підсилює дію іншого. Це явище одержало назву ***синергізму***. Так, під впливом фосфору посилюється позитивний вплив Молібдену. Таким чином, для нормального росту і розвитку рослин потрібне певне співвідношення солей одно- та двовалентних катіонів.

### **Ознаки дефіциту хімічних елементів у рослин**

#### **Нітроген**

Найбільш виразною ознакою дефіциту цього елемента є пожовтіння листя, що вказує на недостатній біосинтез хлорофілів. У деяких рослин інтенсивно синтезуються антоціани, внаслідок чого спостерігається поява червонуватого відтінку на черешках та жилках листків. Значний дефіцит Нітрогену спричинює навіть передчасний листопад. Для всіх рослин характерний слабкий або навіть карликовий ріст.

#### **Фосфор**

Фосфорне голодування спричинює появу на листках, недозрілих плодах некротичних плям. Забарвлення листків набуває голубувато-зелених кольорів, інколи спостерігається накопичення антоціанів. Стебла характеризуються слабким розвитком провідної системи. Дефіцит Фосфору порушує нормальний хід репродуктивних процесів, зокрема, затримує цвітіння.

### **Калій**

Нестача даного елемента порушує водний баланс рослин, часто спостерігається усихання верхівок, знижується відтік асимілятів. На листках з'являються хлорозні жовті плями. Некротичні ділянки, краї, кінчики листків часто скручуються.

### **Магній**

Першою ознакою магнієвого голодування є інтенсивне пожовтіння паренхіми листка, так як Магній входить до складу хлорофілу. Характерним є слабкий ріст, міжжилковий хлороз більш старих листків.

### **Сульфур**

Ознаки дефіциту Сульфуру подібні до тих, які спостерігаються при нестачі Азоту. Це, насамперед, пожовтіння листків, поява антоціанового забарвлення. Однак, на відміну від Азоту, ці ознаки з'являються насамперед у молодих листків.

### **Кальцій**

Дефіцит цього елемента спричинює пошкодження та відмирання меристематичної зони стебла, кореня, листків, а отже порушує нормальний ріст рослин, гальмуючи їх. Для таких рослин характерним є скручені корені, дрібно скручене листя, стінки клітин стають досить шорсткими.

### **Ферум**

Типовою ознакою його нестачі є міжжилковий хлороз аж до знебарвлення молодих листків, хоча самі жилки залишаються зеленими.

### **Манган**

За умов дефіциту Мангану на листках з'являються жовті та некротичні плями. Особливо чутливі до його нестачі хлоропласти, в яких спостерігається деструкція його компонентів. Ріст рослин пригнічений.

### **Купрум**

Голодування спричинює засихання верхівок, хлороз молодих листків. Кінчики листя біліють і відмирають. У плодкових листки і плоди вкриваються бурими плямами.

### **Цинк**

Нестача цього елемента виявляється, насамперед, на молодих верхніх листках та органах. Зменшується розмір листової пластинки, змінюється їх форма. Гальмування ростових процесів спричинює, так званий, розеточний ріст, коли листорозміщення набуває розеточної форми, міжвузля вкорочуються, на листках з'являється хлороз.

### **Бор**

Особливо чутливі до його дефіциту молоді органи. Найтипівіший симптом нестачі – відмирання точок росту, припинення росту пагонів і коренів, листові пластинки потовщуються, скручуються, стають крихкими, квітки не формуються, спостерігаються порушення розвитку судинної системи. Порушується нормальне плодоношення, спостерігається затвердіння плодів.

## Молібден

Нестача Молібдену порушує нормальний ріст, спричинює деформацію пагонів. Листя по краях набувають сірого, а потім коричневого забарвлення, втрачають тургор. Надалі тканини листка відмирають і залишаються лише жилки.

---

## ТЕМА № 7. ФІЗІОЛОГІЯ РОСТУ І РОЗВИТКУ РОСЛИН

---

Ріст і розвиток рослин  
Типи росту у рослин  
Періодичність росту. Біологічний годинник  
Явище спокою у рослин  
Явище полярності у рослин  
Регенерація у рослин

### Поняття про ріст і розвиток рослин

**Ріст** – це незворотне збільшення розмірів тіла рослин, зумовлене новоутворенням елементів його структури: клітин, тканин, органів за рахунок біосинтетичних процесів. Усі стадії росту рослинного організму пов'язані з біохімічною активністю всіх метаболічних циклів, насамперед, з білковим синтезом, в ході якого генетична інформація ДНК реалізується у відповідних ферментних комплексах, структурних білках тощо. Ферменти, в свою чергу, регулюють функціональну активність клітини.

Зміни, які відбуваються на клітинному рівні – процеси закладання, росту і розвитку клітин (**цитогенез**), впливають на формування тканин (**гістогенез**), окремих органів (**органогенез**), організму в цілому. Разом вони створюють **морфогенез** рослинного організму.

Ріст може бути *позитивним*, коли процеси анаболізму переважає над процесами катаболізму, і *від'ємним*, коли, навпаки, процеси катаболізму переважають над процесами анаболізму. Так, під час проростання насінини у процесі формування проростка збільшується кількість клітин, їхні розміри, складність структури, але суха маса зменшується, тому *проростання – період від'ємного росту*. Прикладом росту може бути поява на пагонах нових листків.

**Розвиток** – це сукупність якісних морфологічних та фізіологічних змін рослини на усіх етапах її життєвого циклу, які зумовлені генотипом та фенотипом.

Поява квіток – це якісно новий стан рослинного організму, який свідчить про те, що в ньому відбулись глибокі біохімічні й фізіологічні зміни. Тому цвітіння – показник розвитку рослин.

## **Основні етапи розвитку вищих рослин**

Для визначення сукупного поняття росту і розвитку організму впродовж життя у 1886 році Е. Геккелем запропоновано термін – онтогенез.

**Онтогенез** – це сукупність послідовних біохімічних, фізіологічних і морфологічних перетворень, яких зазнає організм з моменту запліднення (утворення зиготи) або відділення від материнської особини до відмирання.

У першому випадку новий організм утворюється шляхом статевого розмноження, у другому – безстатєво. Онтогенез утворений від грецьких слів «*ontos*» і «*genesis*», які перекладаються, як «справжнє» і «зародження». Інакше цей процес називається індивідуальним розвитком організму. В онтогенезі вищих насінних рослин розрізняють основні періоди: ембріональний, ювенільний (молодість), репродуктивний (зрілість) та сенільний (старість).

**Ембріональний** період онтогенезу включає розвиток зародка від зиготи до дозрівання насіння включно.

**Ювенільний** період розпочинається з проростання насіння чи органів вегетативного розмноження (бульби, цибулини) і характеризується швидким нагромадженням вегетативної маси. На даному етапі рослини не здатні до статєвого розмноження. Проростання, в свою чергу, ділиться на фази *набубнявіння насіння, наклюовування насіння, гетеротрофного росту проростків, переходу до автотрофного живлення.*

Довжина ювенільного періоду у різних видів не однакова: від кількох тижнів (у однорічних) до десятків років (кущі, дерева). Ювенільний стан підтримується специфічним співвідношенням фітогормонів.

**Період зрілості та розмноження (репродуктивний, матурний)** – це період підготовки до цвітіння, цвітіння, формування насіння і плодів, утворення органів вегетативного розмноження.

**Період старості та відмирання (сенільний)** – час від повного припинення плодоношення до природного відмирання організму. Це завершальні етапи онтогенезу будь-якого організму, хоча термін "старіння" може відноситись не до цілого організму, а лише до окремих його органів (листя, частини квітки, плоди і т. д.). У процесі старіння в листках знижується вміст хлорофілу, білків, нуклеїнових кислот, падає інтенсивність фотосинтезу, деградують внутрішньоклітинні органоїди. Одночасно активуються гідролітичні ферменти, що в кінцевому варіанті призводить до автолізу. Старіння цілісного рослинного організму обумовлено старінням його складових частин та їх корелятивною взаємозалежністю. Г. Моліш пояснює старіння відтоком поживних речовин до репродуктивних органів, а В. О. Казарян – зниженням активності кореневої системи.

Впродовж кожного із названих періодів життєвого циклу вищих рослин у рослин виникають нові органи.

Вивчення вікових змін рослинного організму дозволило М.П. Кренке сформулювати **теорію циклічного старіння та омолодження рослин**. На його думку, на фізіологічний стан нового органу має вплив вік материнського рослинного організму. *Чим більший вік рослини, тим меншою є фізіологічна молодість такого органу*. Тому слід розрізняти *календарний, або власний вік і загальний, або фізіологічний вік* органу (наприклад, пагону чи листка). Власний, або календарний вік органу – *це час, який відраховують від його закладки до даного моменту*. Загальний або фізіологічний вік органу визначається *календарним віком даного органу з урахуванням віку самого материнського організму в цілому до моменту його закладки*. Внаслідок цього, наприклад, листки однакового календарного віку, які виникли на молодому і старому пагоні, відрізняються за фізіологічним віком. Тому кожна частина рослини характеризується загальним віком материнського організму та своїм власним.

Для розвитку найбільш життєздатних пагонів рослина повинна мати певний фізіологічний вік. З віком материнської рослини життєздатність органів, що виникають, поступово зростає. Потім, після досягнення оптимальної величини, збільшення віку починає негативно впливати на життєздатність таких органів.

*Співвідношення процесів старіння та омолодження в залежності від етапів онтогенезу нагадує одновершинну криву – на висхідній частині якої переважають процеси омолодження, а на нисхідній – процеси старіння*. Перехід організму від ембріонального етапу до молодості та зрілості – все це поступові процеси, пов'язані із старінням. За М.П.Кренке весь процес розвитку організму є процесом старіння, який є циклічним і тісно пов'язаним з протилежним процесом – омолодженням. Різні клітини й тканини характеризуються неоднаковим ювенільним періодом, найбільш довгий він у меристем.

### **Умови, які впливають на ріст**

**Температура.** Ріст залежить від температури. За температур нижче 0°C ріст не спостерігається. З підвищенням температури починається спочатку повільний ріст, який досягає максимуму за 25-30°C, потім він знижується.

**Світло.** Вплив світла на ріст полягає в тому, що світло необхідне для фотосинтезу і утворення органічних речовин, які необхідні для росту. З іншого боку, надмірна кількість світла пригнічує ріст і пришвидшує розвиток рослинного організму. Формуються низькорослі рослини.

**Волога.** Для нормального росту рослини необхідна висока ступінь насичення цитоплазми водою. Вона потрібна вже в ембріональній фазі росту. В ще більшій мірі залежить від умов

водопостачання фаза розтягування та збільшення об'єму, який характеризує цю стадію та відбувається за рахунок притоку води в клітину.

**Доступ кисню.** Вважають, що чим вологіший ґрунт, тим кращий ріст. Однак, вода, яка заповнює проміжки між частинками ґрунту, витісняє з них повітря, що позбавляє корені кисню, і ріст всієї рослини затримується. Оптимальна вологість для більшості деревних рослин складає в середньому 60% від повної вологості ґрунту. Повна вологості – це найбільша кількість води, яку може утримати в собі даний ґрунт.

### **Швидкість росту**

У різних рослин швидкість росту неоднакова. Чемпіон з росту бамбук дає приріст пагонів до 1 м за добу, що складає 0,5 мм за хвилину. В середній смузі нашої країни порослеві пагони верби, клену, в'язу дають приріст по 4-5 см за добу, або приблизно 2 мм за годину.

За швидкістю росту всі дерева умовно поділяють на групи: швидкорослі (модрина, береза, верба, тополя, клен американський та ін.), та повільнорослі (дуб, тис, самшит та ін.). Відмінність між цими групами закріплена спадково і від зовнішніх умов не залежить.

Ріст рослин регулюється особливими речовинами – гормонами росту.

### **Типи росту у рослин**

#### *Корелятивний ріст*

На всіх етапах онтогенезу вищих рослин здійснюється регуляція процесів росту та морфогенезу всіх функцій рослинного організму. Постійна перебудова корелятивних зв'язків забезпечує виконання програми генотипу. Досить важливу роль в цих процесах відіграє корелятивний ріст. Залежність росту однієї тканини від іншої або росту одного пагона від іншого, тобто відносний ріст різних органів рослинного організму, називають корелятивним. В.В. Польовий та Т.С. Саламатова узагальнили взаємозалежність росту різних органів рослин, підкресливши роль верхівки пагона (функціональна апікальна брунька) та кінчика кореня (апекс кореня з кореневим чохлаком). Корелятивний ріст забезпечується багатофакторною системою взаємозв'язків за участю фітогормональних, трофічних компонентів та відповідних рецепторів в клітинах різних тканин рослини.

Знання особливостей корелятивного росту широко використовується у виробництві. Так, завдяки *пасинкуванню* (видалення бічних пагонів), *пікіруванню* (відривання кінчика кореня при пересаджуванні розсади), *вершківкуванню* (видалення сучвіття) в практиці сільського господарства досягають збільшення виходу високоякісної продукції рослинництва.

#### *Адвентивний ріст*

*Адвентивними* називають структури, які ростуть в нетипових місцях. Так, адвентивні корені та бруньки можуть виникати в різноманітних ситуаціях в результаті відновлення меристематичної активності деяких клітин. Адвентивні, або додаткові корені, розвиваються незалежно від первинного кореня і утворюють основну кореневу систему в Однодольних, виникаючи з вузлів на стеблі. Кореневища та столони – це стеблові структури, з яких додаткові корені виростають безпосередньо. Такі адвентивні корені відіграють важливу роль у розмноженні рослин живцями. Плющ, наприклад, використовує додаткові корені для того, щоб чіплятися за субстрат. Зустрічаються також адвентивні бруньки, які розвиваються на коренях, пагонах та листках. Наприклад, фіалки можна розмножувати листками, які утворюють адвентивні бруньки та корені. У дерев можуть розвиватися нові гілки із адвентивних бруньок, які утворюються на стовбурах.

### **Періодичність росту. Біологічний годинник**

Процесам росту, як і іншим фізіологічним явищам, властива періодичність. У рослини є механізми для сприйняття змін температури, довжини дня та якості світла. Це дозволяє рослинному організму координувати свій життєвий цикл відповідно до сезонних змін кліматичних умов. Такі зміни називають *екзогенними*.

Якщо періодичність зберігається за відсутності впливу зовнішніх факторів, ритми називають *ендогенними*, наприклад, «сонні» рухи деяких рослин родини бобових (мімоза, квасоля). Листки таких рослин вдень розміщені горизонтально, а вночі – вертикально – це *ніктинастія*. До ендогенних належать мітотична активність в меристемах, швидкість росту, ритми фотосинтезу, дихання тощо.

У рослин найпоширеніші так звані ***циркадні ритми***, які за часом наближаються до доби (21-27 годин). Циркадний ритм поводить себе як саморегулюючий осцилятор.

***Біологічний годинник*** – узагальнена назва здатності живих організмів орієнтуватися в часі завдяки внутрішнім механізмам, які забезпечують чітку періодичність біохімічних і фізіологічних процесів, що протікають в клітинах. Дія біологічного годинника ймовірно зумовлена циклічними коливаннями геофізичних факторів (добова і сезонна періодичність електромагнітного поля Землі, сонячної і космічної радіації та ін.). Біологічний годинник дозволяє приводити фізіологічні ритми у відповідність до ритмів навколишнього середовища і дає організмам можливість передбачати добові, сезонні та інші коливання освітленості, температури, припливів та ін.

Біохімічні годинники виявлені і в одноклітинних тварин, і в клітинах людських тканин. Ймовірно, в основі біологічного годинника покладено дію особливого ферменту



**пероксіредоксину.** Пероксіредоксин розкладає небезпечні для живих істот пероксиди до води. Фермент може перебувати в окисненому або відновленому стані, відносний вміст яких коливається протягом доби. Добові коливання пероксіредоксину універсальні для всіх живих істот і не залежать безпосередньо від світла.

### **Явище спокою у рослин**

Ріст рослин не є неперервним процесом. Майже для всіх рослин характерне чергування активності фізіолого-біохімічних процесів, синхронізоване з чергуванням кліматичних умов. Впродовж сприятливого кліматичного періоду рослинний організм активний. Несприятливий період (посушливий або холодний період року) рослини переживають у стані спокою (як правило, це спокій бруньок або спокій насіння). Період спокою характерний для рослини на будь-яких етапах онтогенезу. Після активного вегетаційного періоду під час спокою у рослин різко знижуються швидкість росту, інтенсивність обміну речовин. Період спокою у рослин виник в ході еволюції як пристосування для переживання несприятливих умов середовища у різні періоди життєвого циклу або сезону року. У стані спокою рослини стійкіші до морозів, спеки, посухи. У стані спокою перебуває цілий рослинний організм (в зимовий період), а також насіння, бруньки, бульби, кореневища, цибулини, спори тощо.

Під час переходу до стану спокою утворюються тканини, які ізолюють рослину або її органи від середовища. Крім того, відбуваються глибокі фізіолого-біохімічні зміни в клітинах, які сприяють збагаченню протопласту ліпідами, вуглеводами, що супроводжується зневодненням. Відбуваються зміни у синтезі інгібіторів і стимуляторів росту.

Розрізняють **вимушений** та **глибокий фізіологічний** спокій. Ці види спокою перебувають у різній залежності від умов довкілля. Причиною вимушеного спокою є несприятливі фактори навколишнього середовища, найчастіше холод. Як правило, рослинний організм переходить до стану вимушеного спокою за умов відсутності певного фактору, необхідного для росту.

Глибокий спокій зумовлений фізіологічними і біохімічними особливостями рослинного організму, закріпленими спадково.

Активний ріст рослини та її органів має місце лише за умов повної відповідності між умовами навколишнього середовища та внутрішнім станом рослинного організму.

Припинення стану спокою.

Ще більш різноманітними, ніж причини спокою насіння, є шляхи його припинення. Серед першопричин слід назвати процес **дозрівання насіння**. Це поступовий розвиток морфологічно і фізіологічно незрілих зародків до повністю сформованих, тобто здатних до проростання. Фізіологічне дозрівання пов'язане в

більшості випадків з наростаючим звільненням ДНК від гістонів, а значить, з припиненням блокування генів.

Важливу роль в процесі виходу насіння із стану спокою відіграє і *видалення інгібіторів ростових процесів*, наприклад з водою в природних умовах. В інших випадках інгібітори можуть поступово окиснюватись киснем повітря. Нарешті під дією ферментів, освітлення, температурних факторів вони можуть бути повністю зруйновані.

У природі під впливом багаторазового висихання, заморожування тощо, відбуваються *зміни із насінневою шкіркою*. Вона стає більш проникною і менш стійкою. Досить часто шкірка руйнується мікроорганізмами, інколи навіть перетравлюється в шлунку тварин і, як результат, насінина звільняється від механічного опору ростовим процесам.

У багатьох видів рослин спокій насіння перериває поява речовин, які позитивно впливають на проростання, наприклад *гібереллової кислоти* чи *кінетину*.

Є також рослини, у яких спокій насіння (за умови, якщо воно перебуває у стані набубнявіння) переривається під дією *світла, затемнення*, під впливом *довгого* або *короткого* дня. Світло індукує проростання через специфічний пігмент – *фітохром*. У багатьох випадках спокій насіння (як і бруньок) переривається під впливом *знижених температур*.

## Явище полярності у рослин

**Полярність** – фізіологічна нерівноцінність протилежних полюсів (*верхівка/основа*) певної клітини, органа або цілої рослини. Її слід розглядати як властиву для рослин специфічну диференціацію процесів і структур в просторі. Фізіолого-біохімічні та анатомо-морфологічні відміни формуються в певному напрямку, внаслідок чого протилежні сторони рослинного організму відрізняються.

Значно впливає на виникнення полярності взаємодія клітин. Виникнення полярності під впливом оточуючих клітин одержало назву «ефект поля». Клітини оточення можуть впливати на її формування завдяки нерівномірному хімічному, механічному або електричному впливу.

Особливо чітко полярність виявляється в процесах регенерації.

Полярність клітин є передумовою впорядкованої диференціації, клітини одного органа мають однаково направлену полярність. У вищих рослин зафіксована полярність є стабільною і незворотною.

## Регенерація у рослин

**Регенерація** (від лат. *regeneratio* – відродження) – процес відновлення організмом втрачених або пошкоджених структур.

Здатність відновлювати цілісність організму є фундаментальною властивістю живих істот. У біологічному аспекті регенерація є пристосувальним процесом, сформованим у ході еволюції, який притаманний усьому живому і спрямований на відновлення структури та функції тканини. Значення регенерації полягає в матеріальному забезпеченні гомеостазу на різних рівнях структурної організації живої матерії.

У рослин регенерація може відбуватися на місці втраченої частини (*реституція*) або на іншому місці тіла (*репродукція*). Весняне відновлення листя замість опалого восени – природна регенерація типу реституції. Однак найчастіше під регенерацією розуміють лише відновлення частин, що відторгнуті насильно. В процесі такої регенерації організм перш за все використовує основні шляхи нормального розвитку. Тому регенерація органів у рослин відбувається переважно шляхом репродукції: втрачені органи компенсуються розвитком існуючих або утворюються нові метамерні відкладення. Так, після відрізання верхівки у рослині посилено розвиваються бічні пагони. Рослини або їх частини, що розвиваються не метамерно, легше регенерують шляхом реституції, подібно до ділянок тканин. Наприклад, поверхня поранення може покритися так званою раневою перидермою; рана на стовбурі чи гілці може зарубцюватися напливами (*калюсами*). Розмноження рослин живцями – найпростіший типовий випадок регенерації, коли з невеликої вегетативної частини відновлюється ціла рослина.

---

## ТЕМА № 8. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ І МОРФОГЕНЕЗУ РОСЛИН

---

Фізіологічні основи морфогенезу  
Системи регуляції росту: клітинні і міжклітинні  
Фітогормональна регуляція процесів росту та інші регулятори

### Фізіологічні основи морфогенезу

Загальні принципи, що лежать в основі морфогенезу рослинного організму, впливають із закономірностей його онтогенезу, часової та просторової реалізації морфогенетичної програми, наявності в рослинній системі саморегуляції та самоорганізації, які функціонують в певних умовах. Рослина, як відкрита система, існує доти, доки є обмін речовиною та енергією з навколишнім середовищем. Підтримка параметрів внутрішнього середовища клітини чи організму в заданих межах забезпечує гомеостаз. Регуляція всіх процесів життєдіяльності здійснюється на

внутрішньоклітинному, міжклітинному та на рівні цілого організму. На рівні клітини виділяють метаболітичну, мембранну та генетичну системи регуляції. Міжклітинні системи регуляції – трофічна, гормональна та електрофізіологічна.

### **Системи регуляції росту: клітинні і міжклітинні**

Ріст і розвиток регулюються насамперед на клітинному рівні. Ріст органа або організму відповідно складається з росту його клітин, а морфогенез, тобто утворення специфічних форм організації органа чи організму, є результатом тих шляхів розвитку, на які стають окремі клітини. Детермінація шляхів розвитку кожної клітини є основою фізіології розвитку. Під час детермінації клітина робить вибір із численного набору потенціальних можливостей (генів, інформації, хоча більша частина інформації все ж залишається незадіяною зокрема, гени, що забезпечують виконання основних функцій клітини – синтез білка, гліколіз тощо).

Ембріональна меристематична клітина може розвиватися різноманітними шляхами. Можуть зникати певні органели клітини, наприклад, клітинне ядро та тонопласт у члеників ситоподібних трубок, або навіть зникає весь протопласт (у члеників судин). Може збільшуватися кількість мітохондрій (клітини-супутниці ситовидних трубок), можуть розчинятися клітинні стінки (ксилема), в клітинних стінках може відкладатися лігнін або суберин. Нарешті, з пропластид можуть утворюватись хлоро-, лейко- і хромопласти.

#### ***Генетична регуляція***

Перехід на той чи інший шлях розвитку визначається набором білків. Таким чином, ***кожна спеціалізована клітина синтезує лише частину генетично можливих ферментів***. Так, висока концентрація амілази спостерігається лише в алейроновому шарі зернівок, фенолоксидази містяться в ендодермі, а не в корі кореня і т. д.

У зв'язку з тим що синтез кожного білка контролюється через матричну ДНК одним геном, утворення різних наборів ферментів в різних типах клітин, можливо, є результатом диференціальної активації генів (активація однієї групи генів одночасно з інактивацією інших).

У процесі формування, наприклад сім'ядолі, за постійної структури ДНК послідовно змінюється склад РНК (склад азотистих основ), а значить і білків (електрофоретичні властивості, ферментативна активність). Така біохімічна диференціація є не результатом, а причиною морфологічного диференціювання. Диференціальна активація генів відбувається не лише в спеціалізованих ембріональних клітинах. Наприклад, світло може спричинити утворення волосків або продихів в клітинах епідерми – це процеси, для яких також потрібна диференціальна активація генів.

Слід пам'ятати, що в процесі розвитку гени активуються один за одним у певній послідовності, причому детермінація обмежується, як правило, першими кроками процесу розвитку. Подальші зміни генної моделі координуються внутрішніми механізмами.

*Генетична регуляція забезпечує:*

- збереження та реплікацію інформації про індивідуальну будову конкретного організму і послідовність процесів морфогенезу, які зашифровані в хроматині ядра та кільцевих ДНК пластид, мітохондрій у вигляді триплетного коду;

- регулює процес зчитування (транскрипцію) даної інформації, процесинг синтезованих РНК та їх транспорт, збереження мРНК в латентній формі у вигляді інформосом та їх активацію;

- контроль за збиранням рибосом, полірибосом та відповідним синтезом поліпептидів (трансляцію).

**Метаболітична регуляція**

Метаболітична регуляція здійснюється, насамперед, через контроль за активністю ферментів, зокрема через ізостеричну та алостеричну регуляцію.

*Ізостерична регуляція* здійснюється через каталітичні центри ферментів шляхом зміни фізико-хімічних умов середовища (рН, іонне оточення, концентрація субстратів і продуктів реакції), де вони діють.

*Алостерична регуляція* є більш вдосконалим способом контролю активності ферментів, здійснюється через так званий **алостеричний центр**. Алостеричний центр – особлива регуляторна білкова субодиноця у складі ферментів, яка здатна взаємодіяти із специфічними активаторами або інгібіторами (ефекторами). В ролі ефекторів можуть виступати певні метаболіти, гормони, інші фізіологічно активні речовини, а то й самі молекули субстрату. Внаслідок взаємодії ефекторів з регуляторною субодиноцею – *алостеричним центром* змінюється її конформація, що в свою чергу кооперативно впливає на функціональну активність каталітичної субодиноці ферменту.

Активність ферментів регулюється також шляхом модифікації під час фосфорилування, ацетилювання, метилювання через розрив дисульфідних містків і т.д. Специфічні інгібітори можуть блокувати дію ферменту. Активність ферменту може знижуватися і через зв'язування його мембранними комплексами.

Метаболітичні цикли, які регулюються ферментами за рахунок прямих і обернених зв'язків, і становлять суть метаболітичної регуляції.

**Мембранна регуляція**

В основі мембранної регуляції лежить той неврівноважений стан, який забезпечується різноманітними хемо-, фото- та механорецепторами мембран. Вони досить чутливі до кількісних та

якісних змін зовнішнього і внутрішнього середовища і забезпечують відповідну реакцію мембрани.

В основі мембранної регуляції знаходиться той стан динамічної нерівноваги, який підтримується в кожній клітині на певному стаціонарному рівні завдяки роботі іонних насосів, локалізованих в мембранах. Особливу роль відіграють протонні помпи, які функціонують на базі мембранних  $H^+$  – АТФ-аз або редоксцланцюгів, створюючи електрохімічний потенціал іонів  $H^+$  ( $HA^+$ ). Він включає в себе два компоненти:

- **електричний**, або **мембранний** потенціал
- **хімічний**, або **концентраційний** потенціал.

Значення мембранного потенціалу на плазмалемі, досягає 100-200 мВ, причому внутрішня сторона мембрани має від'ємний заряд. Енергія даного потенціалу використовується для поглинання клітиною катіонів, аніонів, цукрів і інших сполук. Підтримка на стаціонарному рівні значення мембранного потенціалу є найважливішою складовою частиною гомеостазу. За умов зниження мембранного потенціалу на плазмалемі його величина відновлюється внаслідок відкриття калієвих каналів і виходу іонів  $K^+$  або активацією протонного насосу.

Практично всі функції мембран – бар'єрна, транспортна, енергетична, осмотична, структурна, біосинтетична, електрична, рецепторна – відіграють певну роль в регуляторних процесах. Особливо важливе значення має система мембранних хемо-, фото- та механорецепторів, які дозволяють клітині відповідно оцінювати якісні і кількісні зміни внутрішнього, зовнішнього середовища та відповідно на них реагувати.

### **Фітогормональна регуляція процесів росту та інші регулятори**

Рослинні гормони відіграють основну роль в системі регуляції та інтеграції процесів росту і розвитку. **Фітогормони** – органічні речовини, що синтезуються спеціалізованими тканинами рослин і діють в надзвичайно малих дозах ( $10^{-2}$ – $10^{-5}$  моль/л) як регулятори і координатори онтогенезу. Це сполуки, за допомогою яких здійснюється взаємодія клітин, тканин та органів. Вони потрібні для запуску і регуляції різноманітних фізіологічних та морфогенетичних програм. Слід зауважити, що фітогормональна система менш спеціалізована порівняно з ендокринною системою тваринних організмів.

У рослинному організмі для включення-виключення всіх морфогенетичних та фізіологічних програм використовують ті самі гормони, тільки в різних співвідношеннях. Перші здогадки про існування гормонів висловив ще Ч. Дарвін (1881) у праці «The Power of Movement in Plant», присвяченій дослідженню рухів у рослин. Проростки в нормі тягнуться в напрямку до світла. Якщо їхню верхівку закрити світлонепроникним ковпачком, вигин не

спостерігається. Якщо ж ковпачок світлопроникний або розташований нижче верхівки, має місце характерний вигин у цій зоні Ч. Дарвін зробив висновок, що під впливом світла певний хімічний «стимул вигинання» передається від верхівки до даної зони.

Найбільший вклад у розвиток гормонального напрямку в фізіології рослин здійснив відомий український фітофізіолог М. Г. Холодний, який тривалий час працював у Київському університеті. Слід зазначити, що ім'я М. Г. Холодного присвоєно Інституту ботаніки НАН України. Уже в своїх працях 1918 р. він висловлює думку про те, що верхівка кореня, стебла, клітини молодих листків є органами внутрішньої секреції, які виділяють в умовах росту певні речовини гормонального характеру. Пізніше, використовуючи секреторну активність верхівки кореня, М. Г. Холодний довів можливість впливу гормонів росту на рухи рослин і створив фітогормональну теорію тропізмів. В літературі вона відома як теорія або гіпотеза Холодного-Вента, бо незалежно від М. Г. Холодного аналогічні погляди висловив та експериментально обґрунтував і голандський фітофізіолог Ф. Вент.

Дослідження причини рухів, кореляцій, переходу рослин від спокою до активного росту привели його до висновку, що каталізаторами та регуляторами ростових і морфогенетичних процесів виступають гормони, вітаміни, ферменти. Монографія М. Г. Холодного «Фітогормони» (1939) надзвичайно глибоко вплинула на подальший розвиток досліджень з фітогормонології, фізіології росту серед науковців України. Продовжуючи традиції М. Г. Холодного, в інституті ботаніки НАН України розгорнуті дослідження з проблем фізіології росту і розвитку рослин, розкриття механізмів, які лежать в основі корелятивних зв'язків між їхніми органами, а також фітогормонології.

Встановлено, що у вищих рослин міститься кілька важливих класів гормонів: ауксини, гібереліни, цитокиніни, абсцизова кислота та етилен. Останнім часом до них відносять і брасини (брасиностероїди) та жасмонову кислоту. Умовно перші три групи (ауксини, гібереліни та цитокиніни) та частково брасини можна віднести до речовин стимулюючої дії, тоді як абсцизову кислоту, етилен і жасмонову кислоту – до інгібіторів.

Гібереліни та цитокиніни зустрічаються у вигляді споріднених, подібно діючих груп молекул, тоді як кожен з трьох, що залишились, в природі представлений лише однією сполукою. У цілому, ріст і розвиток тієї або іншої тканини зумовлений наявністю всіх цих сполук, які синтезуються в різних частинах рослини.

Гормони та їхні синтетичні аналоги широко використовують як регулятори цвітіння, плодоношення, дозрівання, спокою, а також як стимулятори коренеутворення та гербіциди вибіркової дії. Фітогормони надзвичайно чутливі і діють у взаємозв'язку з іншими речовинами.

### **Ауксини**

Перші із фітогормонів, які були досліджені – це речовини індольної природи **ауксини**. Для виявлення ауксинів служить відома

вівсяна проба Вента, який зрізав верхівки колеоптилей проростків вівса і розміщав їх протягом години на агарові блоки, щоб поверхні зрізів торкалися. Потім Вент розрізав агар на маленькі блоки і розміщав їх на одну сторону декапітованих колеоптилей, які витримувались у темряві протягом експерименту. Впродовж наступної години спостерігався вигин у бік, протилежний тому, де був агаровий кубик. Цим експериментом Вент показав, що вплив верхівки «вівсяної» проби пов'язаний з виділенням певної невідомої хімічної сполуки. Спочатку її виявлення ауксин поглинув агаровий кубик, а потім вона дифундувала в декапітовану частину колеоптиля, де і зумовила ростовий ефект, який проявився у вигинанні проростка. Цю сполуку Вент назвав ауксином. Ще її називають гетероауксином.

Ауксини зустрічаються серед вищих і нижчих рослин, вони містяться в слині та сечі людини і тварин. У вищих рослин синтез їх найінтенсивніше відбувається в молодих листках та бруньках, в активному камбії, пилку та насінні, що формується. Незначна кількість ауксину виявлена в меристемах верхівок кореня, але, ймовірно, він транспортується сюди по провідній тканині від основи кореня.

### **Цитокініни**

Подібно аденіну, природні цитокініни зустрічаються в формі рибонуклеозидів та рибонуклеотидів, які, можливо, є попередниками вільних цитокінінів. Зв'язані цитокініни у вигляді риботидів чи рибозидів являють собою транспортні та запасні форми. В наукових дослідженнях широко використовуються синтетичні цитокініни типу кінетину та бензиладеніну, бо чим активніший природний цитокінін, тим важче його одержати.

Відомо різноманітні фізіологічні ефекти цитокінінів, проте всі їх можна умовно розділити на дві групи:

- стимуляція поділу клітин та їх диференціювання;
- затримка процесів старіння.

Цитокініни індукують поділ клітин, однак обов'язково за умови наявності ауксинів.

Вони діють як специфічні стимулятори мітозу. Цитокініни відіграють істотну роль в процесах диференціювання клітин та органогенезу в культурі тканин. Так, в калусній тканині серцевини тютюну відповідні концентрації ауксинів та кінетину зумовлюють утворення коренів або бруньок. За високих концентрацій ауксину формуються корені, а кінетину – бруньки. Якщо обидва гормони в однаковій кількості, в калусі формуються недиференційовані клітини.

В основі ростових ефектів цитокінінів лежить насамперед процес прискорення клітинного поділу, пов'язаний з посиленням синтезом ДНК. Вони індукують утворення бруньок, можуть спричинити розпускання бруньок, загальмованих ауксином, а також проростання насіння.



Під впливом цитокинінів відбувається загальна стимуляція обміну речовин, насамперед, синтезу РНК та білків. Цитокиніни затримують старіння, тому що вони сприяють процесу підтримки певного рівня білків та нуклеїнових кислот, можливо, шляхом зниження швидкості розкладання їх, а також в результаті збереження цілісності клітинної мембрани.

Подібно аукинам, цитокиніни проявляють атрагуючу дію, тобто посилюють пересування речовин до збагачених ними тканин.

Цитокиніни відвертають розпад хлорофілу та деградацію структур в ізольованому листку. Вони впливають на ультраструктуру хлоропластів, утворення в них мембран і гран, тому їх присутність необхідна умова нормального розвитку листка. Оброблені кінетином листки залишаються зеленими впродовж тривалого часу. Інтенсивність фотосинтезу у оброблених цитокинінами листках зростає. Активується синтез ключового ферменту темнових реакцій фотосинтезу – рибублезобісфосфаткарбоксилази, посилюється інтенсивність фотофосфорилування.

### **Гібереліни**

Гібереліни – чисельна група сполук класу тетрациклічних дитерпеноїдів, складної групи рослинних вторинних метаболітів, близьких до ліпідів. Це слабкі карбонові кислоти, які мають «гіберелановий» скелет. Не всі гібереліни володіють фізіологічною активністю. Більшість біотестів на гібереліни засновані на:

- стимуляції росту проростків генетично карликових сортів гороху, кукурудзи та рису;
- стимуляції росту салату або огірків;
- підвищенню а-амілазної активності в ендоспермі насіння злакових (ячмінь, рис).

Гібереліни стимулюють цвітіння у багатьох видів рослин. Це єдина відома група речовин, яка володіє такою активністю. Доза екзогенного гібереліну коливається від 3 до 100 мкг з розрахунку на одну рослину в залежності від виду.

### **Трофічна регуляція**

Важливою складовою частиною забезпечення цілісності рослинного організму, регуляції його гомеостазу є трофічні взаємодії між різними частинами рослинного організму. Взаємодія за допомогою поживних речовин – найбільш простий спосіб зв'язку між клітинами, тканинами та органами. Як відомо, система живлення у рослин двохкомпонентна: повітряне живлення здійснюється в основному листками, а поглинання води і мінеральних речовин – коренями. Відповідно коренева система потребує постійного притоку асимілятів із надземної частини. У свою чергу, ріст пагонів залежить не лише від притоку мінеральних речовин, а і від надходження із кореневої системи специфічних метаболітів, які синтезуються в них. Обмін поживними речовинами постійно відбувається між кореневою системою та надземними органами. Досить часто трофічна регуляція має кількісний характер. Співвідношення фотоасимілятів, макро- і мікроелементів відповідно впливають на всі процеси росту та розвитку рослин. Конкретну роль

їх було розглянуто вище. Характерно, що навіть за умов обмеженого живлення розвиток продовжується відповідно з внутрішніми закономірностями. За умови нестачі мінеральних речовин або низької інтенсивності фотосинтезу закладається менше метамерних органів, сповільнюються ростові процеси. Різні співвідношення елементів мінерального живлення впливають і на процеси корелятивного росту.

### ***Електрофізіологічна регуляція***

Відомо, що подразливість – одна з найважливіших властивостей живих систем, яка лежить в основі різноманітних рухів та інших проявів життєдіяльності рослин. На відміну від тваринних організмів, у рослин відсутня нервова система, тому функція збудження властива для всіх її елементів. Інтегральним показником подразливості у рослин є біоелектричні потенціали. За останні роки встановлено, що всі рослини за певних умов здатні генерувати потенціал дії (ПД). Тому в координації функціональної активності та в процесах морфогенезу важливу роль відіграють також електрофізіологічні взаємодії клітин, тканин, органів. Як виявилось, між ними існують електротонічні поля та струми. Іншими словами, між різними частинами рослинного організму існують стаціонарні, повільнозмінні різниці потенціалів, а також потенціали дії. Такі види електричної активності і становлять електрофізіологічну регуляцію. Зміни в іонних потоках, що спричинюються різноманітними факторами, зумовлюють виникнення нових величин мембранних потенціалів. Існує думка, що під впливом електротонічних полів в клітинних мембранах відбувається латеральне переміщення заряджених ліпопротеїнових комплексів, які виконують різноманітні функції.

Отже, в результаті зміни мікроструктури електричних полів в тканинах може бути перерозподіл рухомих білкових компонентів в мембранах, що буде зумовлювати новий фізіологічний стан клітини

Таким чином, в рослин існує швидкий електричний зв'язок, хоча об'єм інформації, яку він передає, незначний.

---

## **ТЕМА №9. ФОТОМОРФОГЕНЕЗ. ФІТОХРОМ І ФОТОПЕРІОДИЗМ**

---

Вплив світла на розвиток рослин

Поняття про фотоперіодизм

Рослини довгого і короткого дня

Фітохромна система у рослин

### **Вплив світла на розвиток рослин**

Сонячне світло – один з найважливіших екологічних чинників для життєдіяльності рослинних організмів. Світло поглинається

хлорофілом і використовується для побудови первинної органічної речовини. Вдень у рослин відбуваються процеси світлової фази фотосинтезу і, частково, темної фази, а вночі – процеси темної фази фотосинтезу.

Основними характеристиками світла є його **спектральний склад, інтенсивність, добова і сезонна динаміка**.

За спектральним складом сонячне світло включає промені, що мають різну довжину хвилі. Для життя рослин важлива **фотосинтетично активна** (380-710 нм) і **фізіологічно активна** радіація (300-800 нм). Найбільше значення мають червоні (720-600 нм) і помаранчеві промені (620-595 нм). Саме вони є основними постачальниками енергії для фотосинтезу і впливають на процеси, пов'язані зі зміною швидкості розвитку рослини (надлишок червоної і помаранчевої складової спектру затримує перехід рослини до цвітіння). Сині і фіолетові (490-380 нм) промені, окрім безпосередньої участі у фотосинтезі, стимулюють утворення білків і регулюють швидкість розвитку рослини. У рослин, що живуть у природі в умовах короткого дня, ці промені прискорюють настання періоду цвітіння. Ультрафіолетові промені з довжиною хвилі 315-380 нм затримують «витягування» рослин і стимулюють синтез деяких вітамінів, а ультрафіолетові промені з довжиною хвилі 280-315 нм підвищують холодостійкість. Жовті (595-565 нм) і зелені (565-490 нм) промені сонячного спектра не відіграють особливої ролі в житті рослин.

Як і всі живі організми, рослини мають здатність адаптуватися до мінливих умов. Ця здатність різна у різних видів. Є рослини, що досить легко пристосовуються до достатнього або надмірного світла. Однак, серед рослин значна частка добре розвивається тільки за умов чітко визначених параметрів освітлення.

У результаті адаптації рослини до зниженої освітленості змінюється її зовнішній вигляд. Листки стають темно-зеленими і трохи збільшуються в розмірах (лінійні листя подовжуються і стають вужчими), починається витягування міжвузлів стебла, яке втрачає свою міцність. У подальшому зростання поступово зменшується, оскільки різко знижується кількість продуктів фотосинтезу, що йдуть на побудову тіла рослини. В умовах недостатньої кількості світла у багатьох видів рослин не настає фаза цвітіння, і рослина лише вегетує.

За умов надлишку світла частково руйнується хлорофіл, і колір листків стає жовто-зеленим. Надмірна кількість сонячного світла сприяє сповільненню ростових процесів. Формуються мілкі клітини. Рослини стають низькорослими, із короткими міжвузлями і широкими короткими листками.

Поява бронзово-жовтого забарвлення листків вказує на значний надлишок світла, який шкідливий для рослин. В умовах культивування слід терміново вжити відповідних заходів, інакше може виникнути опік.

Важливими характеристиками світлового режиму є *добова і сезонна динаміка*.

Довжина світлового дня змінюється протягом року. У помірних широтах найкоротший день дорівнює 8 год, а найдовший – більше 16 год.

### Поняття про фотоперіодизм

**Фотоперіодизм** – фізіологічна реакція рослинних і тваринних організмів на добовий ритм освітлення (співвідношення довжини дня та ночі). Фотоперіодична реакція виявляється в коливаннях інтенсивності фізіологічних процесів в організмі. Як явище фотоперіодизм було відкрито, досліджено і обґрунтовано в період 1920-1925 рр. американськими вченими В. Гарнером і Г. Аллардом на прикладі рослини тютюну (*Nicotiana L.*). Головним проявом фотоперіодичної реакції разом зі змінами процесів росту та розвитку є індукція процесу цвітіння.

Розрізняють *добовий* і *сезонний* фотоперіодизм, а також періодизм процесів, що протікають на Сонці. Найбільш вивчені добовий і сезонний фотоперіодизм.

Явища **добового фотоперіодизму** спостерігаються у вигляді **фотонастій** – рух окремих органів рослини до світла, наприклад, рух суцвіття соняшника протягом дня за ходом руху Сонця, розкриття суцвіть кульбаби вранці і закриття їх увечері, зростання кімнатних рослин в освітлену сторону і т. д.

**Сезонний фотоперіодизм** яскраво спостерігається в середніх і північних широтах. Навесні дні стають довгими, температура повітря підвищується, тому в рослинах починається сокорух, бруньки збільшуються в об'ємі і розкриваються. З настанням осені рослини сприймають не температурні зміни, а зміну довжини світлового дня, що ініціює закладання бруньок, підготовку до зими, до листопаду, відбувається формування міцного деревного покриву у деревних і чагарникових форм. Для ефемероїдів – рослин з коротким терміном життя – ранньою весною починається інтенсивний період життєдіяльності, який до настання несприятливого періоду високих температур і посухи завершується, і рослини у формі цибулин і інших пристосувань «очікують» час до настання сприятливого періоду.

Доведено, що фотоперіодична дія сприймається головним чином листками, а не апексами пагонів. Максимальну чутливість до фотоперіоду мають листки, які тільки що закінчили ріст. Здійснюється це головним чином завдяки пігменту **фітохрому**. Вважають, що його темнове перетворення може служити способом вимірювання часу за типом піскового годинника. Саме спалах червоного світла встановлює фазу ендогенного ритму в організмі рослин. Для переходу до цвітіння у багатьох рослин виникає потреба меристем у значній кількості асимілятів, що забезпечується

наявністю великої поверхні листків і достатньої інтенсивності світла. У рослин, що не залежать від фотоперіодичної реакції, ендогенну регуляцію, зокрема, і перехід до цвітіння, ініціюють вікові зміни. Встановлено, що температура і фотоперіод можуть діяти послідовно, як, наприклад, в озимих злаків. Температурна й фотоперіодична регуляція – пристосування рослин до умов існування, тому що обумовлюють сприятливі строки для переходу до цвітіння.

### **Рослини довгого і короткого дня**

Світло активно впливає на процеси розвитку рослинних організмів. Рослини нашої планети еволюційно формувалися в умовах різних широт з різною довжиною світлої і темної частини доби. Як відомо, в північних і середніх широтах довжина світлої частини доби довша, ніж у південних широтах.

За типами фотоперіодичної реакції розрізняють наступні групи рослин (Т. К. Горишина, 1980):

- рослини короткого дня, яким для переходу до цвітіння потрібно світла 12 і менше годин на добу (коноплі, тютюн);
- рослини довгого дня. Для переходу у фазу цвітіння потребують довжини дня понад 12 годин на добу (журавлина, картопля, пшениця, шпинат);
- рослини проміжного типу, цвітіння в яких настає за умов певного діапазону фотоперіодизму, наприклад гваюла;
- рослини фотоперіодично нейтральні, цвітіння в яких відбувається за умов будь-якої довжини дня (помідор, кульбаба тощо).

Приналежність рослин до тієї або іншої групи залежить від їх географічного походження і поширення: рослини короткого дня виростають в тропічних і субтропічних областях, рослини довгого дня – головним чином, в помірних і північних широтах. Це вказує на пристосувальний характер фотоперіодичної реакції не лише до довжини дня як екологічного чинника, але і до всього комплексу зовнішніх умов.

Фотоперіодизм – своєрідний годинник, що синхронізує ритм онтогенезу з сезонним ритмом. Наприклад, рослини короткого дня пристосувалися до життя в умовах жаркого і сухого літа субтропіків або, навпаки, до умов періодичних проливних дощів. Рослини довгого дня в ці сезони не квітнуть і не плодоносять. Рослини довгого дня не можуть нормально розвиватися на півдні (не цвітуть, не дають насіння). Рослини короткого дня, якщо їх вирощувати на півночі, створюючи всі сприятливі умови, але зберігаючи тривалість світлого часу доби також не будуть цвісти і плодоносити.

Для короткоденних рослин основним чинником впливу на перебіг життєвих процесів слугує тривалість темного періоду. Його переривання (навіть на 1 хв.) перешкоджає переходу до цвітіння. Переривання світлового періоду темнотою у таких

рослин не впливає на терміни цвітіння. Довгоденні рослини не потребують періоду темноти і зацвітають за умов безперервного освітлення.

### **Фітохромна система у рослин**

У здатності рослин розпізнавати чергування дня та ночі вирішальну роль відіграє фітохромна система. **Фітохром** – фоторецептор, синьо-зелений пігмент, який існує у двох спектральних формах і легко перетворюється із однієї форми в іншу. Одна форма (фітохром В) поглинає *червоне світло* ( $\lambda \sim 660\text{нм}$ ) (Ч), друга (фітохром А) – *довгохвильове червоне* ( $\lambda \sim 730\text{нм}$ ) (ДЧ). Поглинувши світло, фітохром переходить із однієї спектральної форми в іншу (явище *фотоконверсії*).

Як правило, фітохроми після активації переходять із цитоплазми у ядро, де «включають» у роботу гени, які регулюють процеси цвітіння і дозрівання плодів і насіння. У рослин, що виростили у темряві, фітохроми локалізуються виключно у цитоплазмі. Для переміщення фітохромів А і В у ядро потрібні різні світлові стимули. Так, у конформації  $\Phi_{660}$  фітохром В не може проникнути через ядерну мембрану, а після освітлення червоним світлом акумулюється у ядрі. Фітохром А переходить у ядро за умов освітлення як довгохвильовим червоним (ДЧ) світлом, так і червоним світлом (Ч).

Вважають, що фітохром А був у останнього предка квіткових рослин. Формування ефективної світлочутливої системи з фітохромом А сприяло експансії квіткових у крейдяному періоді.

Протягом доби умови освітлення змінюються через те, що сонце перебуває під різними кутами до горизонту, і, відповідно, змінюється спектральний склад світла, що сприймається різними фітохромами, які збуджуються світлом із різною довжиною хвилі. Так, увечері в спектрі більше довгохвильових червоних променів, які активізують лише фітохром ДЧ, даючи рослині сигнал про наближення ночі. Отримавши цей сигнал, рослина вживає відповідних заходів.

За біохімічним складом, фітохром – це білок, що містить біліновий хромофор. За структурою являє собою димер білка з ковалентно зв'язаною хромофорною групою з чотирьох пірольних кілець (А, В, С і D). Молекула хромофору синтезується спочатку як замкнений тетрапірол (гем), а потім розмикається і вбудовується у білок. Структура хромофору близька до фікобілінів.

Відкритий американськими вченими Г. Бортвіком та С. Гендріксом в 1952. Молекулярна маса 120 000, проте він здатний до утворення надмолекулярних структур. У складі білкового компонента фітохрому є амінокислоти: аспарагінова кислота, серин, аланін, лейцин, а також сульфгідрильні групи.

Фітохром присутній у маже всіх представників рослин. У бактерій знайдено молекули речовин, наближені за будовою до фітохрому. У рослин знайдені також пігменти *криттохроми* і

*фототропіни*, що є чутливими до синьої і ультрафіолетової частини сонячного спектра.

Фітохромна система дозволяє рослині реагувати на якість, інтенсивність і тривалість освітлення зміною ростових і формоутворювальних процесів. Такі зміни прийнято називати **фотоморфогенезом**.

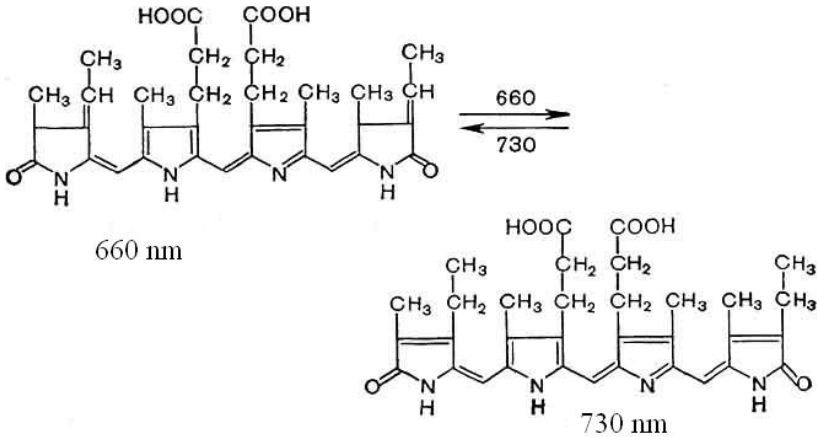


Рис. 133. Будова молекул і фотоконверсія фітохромів червоної (Ч) і довгохвильової червоної (ДЧ) спектральних форм

**Фотоморфогенез** – *ростові і формоутворювальні процеси в організмі рослин, які визначаються довжиною світлових хвиль і інтенсивністю потоку світла*. Сприйняття фотоперіодичних умов пігментними системами листків призводить до змін обміну речовин і синтезу фітогормонів, змін балансу між стимуляторами і інгібіторами росту, цвітіння тощо. Так, у ході фотоперіодичної індукції в листках утворюється стимулятор цвітіння, який транспортується у вегетативні бруньки пагонів, де включає другу фазу ініціації – **евокацію**.

Фотоморфогенез відіграє величезну пристосувальну роль, синхронізуючи ріст рослин, цвітіння, проростання насіння, бульбоутворення, перехід бруньок у стан спокою з добовими й сезонними змінами спектра сонячного світла. За його участі відбувається встановлення циркадних ритмів, пігмент регулює розмір, форму і кількість листків, синтез хлорофілу, розгортання епикотіля і гіпокотіля у дводольних рослин під час проростання. Фітохром важливий для оптимізації рослиною своєї структури, що забезпечує максимальне використання світла у фотосинтезі. Регуляція процесів зростання і розвитку за допомогою фотоморфогенезу використовується в практиці селекції і насінництва, овочівництва і квітникарства.

У квіткових рослин за відсутності умов для фотосинтезу хлорофіл не утворюється, не відбувається формування світлозбиральних комплексів, пластиди мають агранальну структуру (етіопласти). Рослини, що виростають у темряві, мають білувате або жовтувате забарвлення, видовжені міжвузля, лускоподібні листові пластинки. Процес знебарвлення рослини за умов відсутності світла називається – **етіоляцією**. У цьому випадку фотосинтетичну функцію зведено до мінімуму, наростання відбувається за рахунок розтягнення (форма росту, що потребує мінімум пластичних речовин)

Відсутність світла під час проростання є сигналом, що рослина, ймовірно, знаходиться під землею, і проросток формує **апикальну петлю**, яка захищає меристему від можливих механічних пошкоджень. Гіпокотиль за умов етіоляції інтенсивно наростає.

У результаті посиленого росту гіпокотилу рослина може рано чи пізно опинитися у зоні зі сприятливим освітленням. Як тільки рослина отримує сигнал, що світло є придатним для фотосинтезу, у листків починає формуватися листові пластинки (це контролює фітохром C), ріст міжвузлів припиняється, синтезується хлорофіл, пропластиди перетворюються на хлоропласти, апикальна петля розгинається, ріст гіпокотіля гальмується. Відбувається експресія генів білка світлозбирального комплексу (хлорофіл a/b сполучного білка). Завдяки гідрофобним властивостям хлорофіл a/b сполучного білка тилакоїди, що містять світлозбиральні комплекси, об'єднуються у грани. Послідовний ланцюг реакцій з відновлення здатності до фотосинтезу називається **деетіоляцією**.

У природних умовах лісу під наметом високих дерев світло розсіяне, збагачене на довгохвильову червону фракцію. Для нижніх ярусів, коли рослина потрапляє на світло з довгохвильових променів, відбувається перехід фітохрому A в форму фітохром A<sub>730</sub>, що означає, що рослина відчула світло. Однак, це світло не може бути використаним для фотосинтезу. Для рослини це сигнал про те, що поряд знаходяться інші високі сусіди, однак, поряд можна знайти вільне віконце світла для фотосинтезу, не зайняте сусідами. Рослини збільшують вміст фітохрому A, який відповідає за сприйняття світла будь-якої якості. Як доказ: у досліджах під час освітлення будь-якими променями (Ч чи ДЧ) концентрація фітохрому A знижувалась у 100 разів.

Повний розвиток фотосинтетичного апарату можливий лише у разі, коли на рослину потрапляє багато червоного світла (не збагаченого на довгохвильовий червоний). Фітохром A і фітохром B подають однакові сигнали про те, що світло є і світло придатне для фотосинтезу.

Фітохромна система рослин відіграє важливу роль і під час проростання насіння. Для сприйняття світлового сигналу необхідним є стан набубнявіння насіння, тобто метаболічно активний стан насіння, який забезпечує передачу інформації фітохромами із цитоплазми у ядро і запуску механізму проростання. Для



цього достатньо короткочасного освітлення як червоним (Ч), так і довгохвильовим червоним (ДЧ) світлом.

Так, насіння більшості рудеральних і сегетальних бур'янів проростають тільки після короткочасного освітлення. Якщо травостій зімкнений, світло не потрапляє до ґрунту, насіння не проростає. Насіння, що знаходиться глибоко в ґрунті, взагалі не отримує світлового сигналу і впадає у стан спокою, формуючи насінний фонд ґрунту, де насіння зберігається 30-40 років в очікуванні необхідних умов для проростання. З метою зменшення забур'яненості сільськогосподарських полів здійснюють оранку земель у нічний період, щоб світло не потрапляло на насіння бур'янів. Встановлено, що нічна оранка зменшує забур'яненість посівів на 30-60% у порівнянні з денною оранкою. Насіння більшості культурних рослин проростає у темряві і не потребує освітлення.

На чутливість насіння до світла впливають умови вирощування материнської рослини. Так, якщо арабідопсис виростити на яскравому світлі, його насіння проростає у повній темряві. Отже, у зародку під час розвитку на материнській рослині фітохромна система отримала достатньо червоних променів, і фітохроми переходять у форму  $\Phi_{730}$  (сигнал до проростання). Після періоду спокою насіння проростає без світла. Якщо материнська рослина виростала в умовах затінення за недостатнього освітлення, фітохроми у зародках залишаються у формі  $\Phi_{660}$  і змушені «очікувати» на потік червоного світла, необхідного для запуску механізму проростання.

---

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

---

1. Лебедев С. И. Физиология растений. – М.: Колос. – 1982. – 463 с.
2. Либберт Э. Физиология растений. – М.: Мир. – 1976. – 580 с.
3. Макрушин М. М., Макрушина Є. М., Петерсон Н. В., Мельников М. М. Физиология растений. – Вінниця: Нова Книга, 2006. – 416 с.
4. Мусієнко М. М. Физиология растений. К.: Фітосоціоцентр. – 2001. – 392 с.
5. Полевой В. В. Физиология растений. – М.: Высш. шк. – 1989. – 464 с.
6. Проценко Д. П. Физиология растений. – К.: Вища шк. – 1978. – 352 с.
7. Рубин В. А. Курс физиологии растений. – М.: Высш. шк. – 1976. – 435 с.
8. Шабельская Э. Ф. Физиология растений. – Минск: Высшая школа. – 1987. – 320 с.
9. Холл Д., Рао Р. Фотосинтез. – М.: Мир, 1983. – 134 с.
10. Якушкина Н. И. Физиология растений. – М.: Просвещение, 1980. – 303 с.





*Навчальне видання*

**ГОРШКОВА Л. М., КОВАЛЬ Л. В.,  
ПОЛЯКОВА А. С.**

# **ОСНОВИ БОТАНІКИ І ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН**

**Навчальний посібник для студентів  
педагогічних спеціальностей закладів  
вищої освіти**

За редакцією авторів

Підп. до друку 12.06.2019. Формат 60x84/16. Друк офсетний.  
Ум. друк. арк. 23,95. Обл.-вид. арк. 23,76.  
Тираж 100 пр. Вид. №.

Видавець:  
ВВП «Мрія», 40000, м. Суми, вул. Кузнечна, 2.  
Тел.: 22-13-23, 679-215.

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:  
серія ДК, № 2765 від 15.02.2007 р.

Віддруковано у  
ФОП Кірічок Д. О.  
40000, м. Суми, пров. Академічний, 6  
Тел./факс: (0542) 22-34-37