



Tempus

С.Т. Разумова

# **ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН З ОСНОВАМИ БОТАНІКИ ТА ФІЗІОЛОГІЇ**

Конспект лекцій

Одеса  
2013

Міністерство освіти і науки України  
Одеський державний екологічний університет

**С.Т. РАЗУМОВА**

# **ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН З ОСНОВАМИ БОТАНІКИ ТА ФІЗІОЛОГІЇ**

Конспект лекцій



511390-TEMPUS-1-2010-1-SK-TEMPUS-JPCR

Одеса  
2013

ББК 28.58  
Р 17  
УДК 504.73

Друкується за рішенням Вченої ради Одеського державного  
екологічного університету (протокол № 10 від 29.11.2012 року)

**Разумова С.Т.**

Екологія рослин з основами ботаніки та фізіології:  
Конспект лекцій. – Одеса, 2013. – 197 с.

Конспект лекцій з дисципліни „Екологія рослин з основами ботаніки та фізіології” призначено для студентів і аспірантів навчальних закладів гідрометеорологічного та екологічного напрямків навчання, для науковців та фахівців, які працюють в галузі сільськогосподарської метеорології, екології, сільського господарства.

В ньому викладена анатомо-морфологічна будова рослин, а також вплив різних абіотичних і біотичних факторів довкілля на інтенсивність фізіологічних процесів.

Видання підготовлено в рамках проекту 511390-TEMPUS-1-2010-1-SK-TEMPUS-JPCR «Система управління для навчальних програм, пов'язаних із вивченням навколишнього середовища».

Проект фінансується за підтримки Європейської Комісії. Зміст даної публікації є предметом відповідальності автора і не відображає точку зору Європейської Комісії.

The summary of lectures in the discipline of ‘Ecology of Plants with Fundamentals of Botany and Physiology’ is intended for the use of students and post-graduate students of hydrometeorological and environmental directions of studies, researchers and specialists working in the field of Agricultural Meteorology, Environmental Science and Agriculture.

The book covers anatomical and morphological structure of plant as well as the influence of various abiotic and biotic environmental factors on the intensity of physiological processes.

The publication is prepared within the framework of 511390-TEMPUS-1-2010-1-SK-TEMPUS-JPCR ‘Environmental Governance for Environmental Curricula’ EC TEMPUS IV project.

This project has been funded with support from the European Commission. This publication reflects the views only of the author, and the Commission cannot be held responsible for any use which may be made of the information contained therein.

## Зміст

<b>Вступ</b> .....	5
<b>1 Анатоμο-морфологічна характеристика рослин</b> .....	6
1.1 Клітинні і неклітинні форми життя.....	6
1.2 Будова і функції рослинної клітини.....	8
1.3 Хімічна організація клітини.....	18
1.4 Життєвий цикл клітини.....	26
1.5 Обмін речовин та перетворення енергії в клітині.....	29
1.6 Типи живлення і форми розмноження живих організмів.....	30
1.7 Рослинні тканини, будова їх, функції, класифікація.....	34
1.8 Вегетативні органи, їх будова і функції.....	46
1.9 Репродуктивні органи, головні функції їх.....	61
<b>2 Систематичний огляд рослинного світу</b> .....	67
2.1 Нижчі рослини. Водорості. Лишайники.....	69
2.2 Вищі рослини. Вищі спорові рослини.....	76
2.3 Вищі насінні рослини. Голонасінні. Покритонасінні.....	83
<b>3 Географія рослин</b> .....	87
3.1 Вчення про ареал.....	87
3.2 Вчення про флору.....	91
3.3 Флористичне районування земної кулі.....	94
<b>4 Основні екологічні поняття</b> .....	98
4.1 Середовище існування рослинних організмів.....	98
4.2 Екологічні фактори та їхня класифікація.....	99
<b>5 Світло як екологічний фактор</b> .....	102
5.1 Сонячна радіація та рослинність.....	103
5.2 Фотоперіодизм.....	103
5.3 Екологічні групи рослин за вимогами до світла.....	104
5.4 Фотосинтез як унікальна функція рослинного організму.....	106
5.5 Вплив екологічних факторів на інтенсивність фотосинтезу.....	112
5.6 Дихання та бродіння у рослин.....	119
<b>6 Тепло як екологічний фактор</b> .....	127
6.1 Рослинність і добовий та річний хід температури повітря.....	128
6.2 Тепловий режим рослин. Термоперіодизм.....	129
6.3 Екологічні групи рослин відносно температури.....	131
<b>7 Вода як екологічний фактор</b> .....	133
7.1 Вода в природному середовищі.....	133
7.2 Вода як середовище життя.....	135
7.3 Рослинна клітина як осмотична система.....	136
7.4 Водний баланс рослин.....	141
7.5 Транспірація та її залежність від зовнішніх та внутрішніх умов.....	147
7.6 Екологічні групи рослин за відношенням до води.....	151

<b>8 Ґрунт як екологічний фактор.....</b>	<b>156</b>
8.1 Ґрунт – середовище кореневого живлення рослин.....	156
8.2 Алелопатія.....	164
8.3 Екологічні групи рослин за субстратом місцезростань і вимогами до елементів мінерального живлення.....	166
<b>9 Адаптація рослин до несприятливих умов навколишнього середовища.....</b>	<b>169</b>
9.1 Типи адаптацій.....	169
9.2 Посухо- та жаростійкість.....	170
9.3 Холодо- та морозостійкість. Загартування рослин.....	174
9.4 Солестійкість.....	177
9.5 Газостійкість.....	178
9.6 Стійкість до хвороб.....	180
<b>10. Ріст та розвиток рослин.....</b>	<b>181</b>
10.1 Вплив абіотичних екологічних факторів на ріст рослин.....	183
10.2 Періодичність та ритмічність росту рослин.....	184
10.3 Поняття про фітогормони.....	187
10.4 Поняття про онтогенез.....	188
<b>11. Біосфера як середовище життя.....</b>	<b>189</b>
11.1 Поняття про живу речовину, її властивості, функції.....	189
<b>12 Природно-заповідний фонд як основа збереження рослинного світу України.....</b>	<b>192</b>
12.1 Міжнародна та національні Червоні книги.....	192
12.2 Природно-заповідний фонд та його структура.....	193
Список рекомендованої літератури.....	197

## Вступ

У біосфері пануюче положення займає рослинний світ – основа життя на нашій планеті. Рослини мають унікальну властивість накопичувати енергію світла в органічних речовинах в процесі фотосинтезу. Природа протягом багатовікової еволюції створила на Землі відрегульований кругообіг речовин та енергії, в якому провідна роль належить променевій енергії та зеленим рослинам.

Рослинні організми, як і інші живі системи, підпорядковані фізико-хімічним законам перетворення матерії та енергії, а особливості їх життя полягають у специфіці будови та способах взаємодії з довкіллям.

Вивченням впливу факторів навколишнього середовища на рослину, на основні процеси її життєдіяльності, а також пізнанням закономірностей життєдіяльності рослинного організму в онтогенезі в різних умовах середовища і займається „Екологія рослин з основами ботаніки та фізіології”. Підґрунтям для цієї дисципліни є такі науки як ботаніка, анатомія та морфологія рослин, фізіологія, екологія рослин, мікробіологія, хімія, фізика та ін.

В той же час „Екологія рослин з основами ботаніки та фізіології” є важливою фундаментальною наукою, основою для агрометеорології, агрокліматології та агрометеорологічних прогнозів.

Багаторічний досвід роботи автора на кафедрі агрометеорології дає змогу виявити необхідність вивчення цієї дисципліни при підготовці спеціалістів – агрометеорологів та агроекологів. Конспект лекцій, складений згідно з програмою дисципліни з використанням тих джерел наукової літератури, які наведені у списку літератури, допоможе студентам детальніше вивчити основні положення цієї дисципліни.

# 1 Анатоμο-морфологічна характеристика рослин

## 1.1 Клітинні і неклітинні форми життя

Основними формами життя на Землі є організми клітинної будови. Цей тип організації характерний для всіх видів живих істот, за винятком вірусів, які були відкриті у 1892 р. російським фізіологом рослин і мікробіологом Д.І.Івановським під час вивчення хвороби тютюну. Слово „вірус” (від латинського слова, що означає „отрута”) придумав голландець Бейєрнік у 1898 р.

Віруси – найдрібніші живі організми, розміри яких вар’юють в межах 10-275 нм, їх можна побачити тільки під електронним мікроскопом.

Часто задають питання „Чи є віруси живими?” Якщо мати на увазі таку структуру, яка володіє генетичним матеріалом (ДНК або РНК) і здатна відтворювати себе, то можна сказати, що віруси живі. Якщо ж визнавати структуру, яка має клітинну будову, то відповідь повинна бути негативна. Віруси нездатні відтворювати себе поза клітиною-хазяїном. Вони знаходяться на самій межі між живим і неживим.

Будова вірусів дуже проста. Вони складаються із фрагмента генетичного матеріалу або ДНК, або РНК, що є серединою вірусу, і оточуючої цю середину білкової оболонки, яка називається віріоном. У деяких вірусів, таких як віруси герпеса або грипу, є ще і додаткова ліпопротеїдна оболонка, яка виникає із плазматичної мембрани клітини-хазяїна. На відміну від решти організмів віруси не мають клітинної будови.

Віруси не здатні самостійно синтезувати нуклеїнові кислоти і білки, з яких вони складаються. Розмноження вірусів можливе лише в разі використання ферментних систем клітин. Потрапивши у клітину, віруси змінюють і перебудовують обмін речовин в ній, внаслідок чого клітина починає синтезувати молекули нових вірусних часточок. Поза клітинами віруси переходять у кристалічний стан, що сприяє їх збереженню.

У житті вірусів можна відзначити такі етапи: прикріплення вірусу до клітини, вторгнення вірусу у клітину, латентну стадію, утворення нового покоління вірусів, вихід віріонів. У латентну стадію вірус ніби зникає. Його не вдається виявити або виділити з клітини, але в цей період уся клітина синтезує необхідні для вірусу білки і нуклеїнові кислоти, в результаті чого утворюється нове покоління віріонів.

Проникнення вірусу в клітину організму хазяїна розпочинається із взаємодії вірусної часточки з поверхнею клітини, на якій є особливі рецепторні ділянки. Оболонка часточки вірусу має відповідні прикріпні білки, які „впізнають” ці ділянки. Саме цим зумовлена висока специфічність вірусів стосовно клітин-хазяїв: часто віруси вражають лише певний тип клітин якогось виду організмів. Так, вірус поліомієліту вражає лише нервові клітини людини, а вірус тютюнової мозаїки – клітини листків

тютюну. Якщо часточка вірусу прикріплюється не до рецепторних ділянок, а до інших місць на поверхні клітин-хазяїна, то зараження останньої може і не відбутися. Отже, наявність рецепторних ділянок на поверхні клітини визначає її чутливість до того чи іншого виду вірусів.

Усередину клітини-хазяїна вірус може проникнути різними шляхами: а) оболонки вірусних часточок зливаються з клітинною мембраною і ДНК попадає в цитоплазму; б) шляхом піноцитозу; в) крізь пошкоджені ділянки клітинної стінки.

У 1917 р. французький вчений Ф.д'Ерелл відкрив віруси бактерій – бактеріофаги. Вони мають вигляд коми або тенісної ракетки. Коли часточка фага прикріплюється своїм тонким відростком до бактеріальної клітини, його ДНК проникає в клітину і викликає синтез нових молекул ДНК і білка бактеріофага. Через 30-60 хв бактеріальна клітина руйнується і з неї виходять сотні нових часточок фага, здатних спричинити зараження інших бактеріальних клітин.

Віруси завжди є паразитами і викликають у своїх хазяїв визначні симптоми захворювань. До серйозних хвороб відносять ящура великої рогатої худоби, росисте запалення у свиней, чуму у птахів, міксоматоз у кролів. У рослин – це мозаїки, зморшкуватість та карликовість листя. Віруси рослин, певно, завжди відносяться до РНК – складаючих вірусів. Людину вражають такі відомі вірусні хвороби, як грип, застуда, віспа, свинка, кір, краснуха, поліомієліт, жовта лихоманка.

Передача вірусних хвороб у людей відбувається шляхом краплиної інфекції та при безпосередньому фізіологічному контакті.

Отже, увесь органічний світ має клітинну будову. Відкриття та вивчення клітини тісно пов'язане з розвитком мікроскопічної техніки. Численні відомості про будову, складну організацію клітини дали змогу зробити, незалежно один від одного німецьким вченим Т.Шванну і М.Шлейдену, узагальнення у вигляді сформульованої ними клітинної теорії.

Створення клітинної теорії стало найважливішою подією в біології, одним із вирішальних доказів єдності всієї живої природи.

Основні положення клітинної теорії і на теперішній час є актуальними. Сучасна клітинна теорія включає такі положення:

- клітина – елементарна одиниця будови і розвитку всіх живих організмів;
- клітини всіх одно- і багатоклітинних організмів подібні за походженням, будовою, хімічним складом, основними виявами життєдіяльності;
- кожна нова клітина утворюється тільки внаслідок розмноження материнської клітини шляхом поділу;
- у багатоклітинних організмів, які розвиваються з однієї клітини (зиготи, спори), різні типи клітин формуються внаслідок їхньої



- спеціалізації впродовж індивідуального розвитку особини й утворюють тканини;
- з тканин складаються органи, які тісно пов'язані між собою й підпорядковані нервово-гормональним та імунним системам регуляції.

## 1.2 Будова і функції рослинної клітини

Цитологія – наука, яка вивчає будову, хімічний склад, процеси життєдіяльності і розмноження клітин.

Клітина – це структурна і функціональна одиниця живих організмів. Вона являє собою спеціалізовану ділянку цитоплазми, обмежену клітинною мембраною. Клітини існують і як самостійні організми, і входять до складу багатоклітинних організмів; тобто вони або універсальні, або диференційовані. Універсальні клітини виконують всі життєві функції – живлення, руху, розмноження. Диференційовані – мають різну будову і виконують різні функції. І, не зважаючи на це, усі клітини мають багато спільних морфологічних особливостей і подібних функціональних властивостей.

Клітини рослинного організму за формою поділяють на : паренхимні (більш-менш округлі) і прозенхимні (видовжені). Розміри клітин різноманітні. Деякі клітини (м'якоті кавуна, лимона, томату) можна бачити неозброєним оком, а більшість рослинних клітин видимі тільки під мікроскопом, їх розмір вимірюється мікронами та мілімікронами. Клітини багатоклітинного організму з'єднані між собою за допомогою органічної речовини – пектину, а розділити їх можна у процесі пектинового бродіння – мацерації.

**Компоненти клітини:** рослинна клітина обмежена жорсткою целюлозною клітинною оболонкою, має слизьку цитоплазму, ядро і вакуолю, заповнену рідинним клітинним соком. Цитоплазма та ядро складають живий вміст клітини – протопласт, а клітинна оболонка та клітинний сік є похідними протопласту, продуктами його життєдіяльності. Цитоплазма і ядро представляють собою складні структурні сполуки з багатьма органелами, які виконують специфічні функції.

**Протопласт – це:**

а) цитоплазма з її органелами (ендоплазматична мережа, рибосоми, апарат Гольджи, сферосоми, лізосоми, мітохондрії, хлоропласти, хромопласти, лейкопласти);

б) ядро (ядерна оболонка, ядерний сік або каріолімфа та хромосомно-ядерцевий апарат).

Органели цитоплазми розташовані між двома важливішими структурними комплексами: цитоплазмою і ядром. Більшість їх вкрита

мембраною, володіє виборчою здібністю, регулює вступ та вихід речовин із цієї органели.

**Похідні протопласту:**

а) клітинна оболонка;

б) вакуоля з клітинним соком (запасні поживні речовини, продукти другорядного обміну речовин).

в) фізіологічно-активні речовини (ферменти, вітаміни, фітогормони,).

Характеристика основних компонентів клітини:

**Цитоплазма** – це обов'язкова складова частина будь-якої клітини. В ній здійснюються найскладніші біохімічні реакції та фізіологічні процеси, які лежать в основі життєдіяльності організмів. Називають її основною плазмою, або матрикс, гіалоплазма, протоплазма. Цитоплазма – напіврідка, прозора, безкольорова речовина, яка добре заломлює світло. Вона має колоїдну структуру, в якій містяться органели мембранної і немембранної будови. Агрегатний стан її може бути різним: рідким – золь і в'язким – гель. За хімічним складом цитоплазма досить складна. Цитоплазма існує у процесі безперервного обміну речовин, у якому здійснюється її ріст і розвиток, збільшення маси та її диференціація. Вона реагує на дію зовнішніх факторів: світла, температури, сили ваги, вологості, тобто володіє роздратуванням. Вона здібна відтворювати себе, тобто розмножуватися. Невід'ємна властивість цитоплазми – рух, який регулює обмін речовин у клітині. Він стає більш енергійним при підсиленні її діяльності. Розрізняють два типи руху цитоплазми: обертовий та струмчатий. Перший характерний для зрілих клітин, другий – для молодих. Швидкість руху незначна – 1-2 мм за секунду. Вона залежить від зовнішніх умов та стану самої клітини. Рух стимулюється підвищенням температури (опт - 40°C), освітленням, наявністю кисню, спирту чи ефіру. Отруйні речовини зупиняють рух цитоплазми.

У молодій клітині цитоплазма заповнює усю порожнину клітини, а потім внаслідок більш швидкого росту клітинної оболонки у цитоплазмі з'являються невеличкі порожнини – вакуолі, які поступово збільшуються і в зрілих клітинах звичайно зливаються в одну велику центральну вакуолю. В таких клітинах цитоплазма утворює тільки вузький понадстінний шар. У вакуолях накопичуються рідинні продукти обміну речовин у вигляді клітинного соку. Цитоплазма відділена від клітинної оболонки та від вакуолі поверхневими мембранами. Мембрана, яка межує з оболонкою, називається плазмалемою або ектопласт. В ній є найдрібніші пори, крізь які проходять іони та молекули визначного розміру. На ній є ферменти, які розщеплюють різні речовини. Плазмалема бере участь у захисній функції, управляє проникністю – поглинанням та виділенням речовин. Вона тісно пов'язана з оболонкою та внутрішнім вмістом клітини. Мембрана, яка оточує вакуолю, називається тонопласт, йому також властива виборча проникність та здібність до активного проведення різних речовин. Середню

частину цитоплазми, що замкнена між поверхневими мембранами, називають мезоплазмою. У ній відрізняють основну безструктурну речовину (матрикс) та структурні елементи у вигляді внутрішніх мембран та гранул, які там знаходяться. Матрикс володіє ферментативною активністю. Він пронизаний безперервно мінливою системою ультрамікроскопічних каналців, бульбочок, цистерн, які утворюють **ендоплазматичну мережу** (або ретикулум). Функції її дуже суттєві: по-перше, вона у багато разів збільшує робочу поверхню цитоплазми; по-друге, зв'язує цитоплазму з ядром; потім за допомогою плазмодесм з'єднує сусідні клітини у багатоклітинному організмі; поглинає речовини із навколишнього середовища і транспортує їх усередині клітини та поза її межами. На зовнішньому боці деяких ендоплазматичних мембран містяться рибосоми, які утворюються в ядерцях, а потім переміщуються у цитоплазму при участі ретикулуму.

**Рибосоми** є у всіх без винятку клітинах. Кожна з них складається із 2-3 молекул РНК, білків та ліпідів. Основною функцією рибосом є матричний синтез білків, під час якого рибосоми зв'язують і утримують компоненти білоксинтезуючої системи, виконують каталічні функції і трансляцію; тобто вони контролюють в клітині синтез білків із готових амінокислот. Особливо багато рибосом в клітинах тканин, які швидко ростуть.

**Мітохондрії** – органели, найдрібніші із видимих у світловий мікроскоп. Форма їх надзвичайно різноманітна (палички, зерна, нитки). Вони є в усіх рослинних клітинах. Мітохондрії пересуваються у клітині, при цьому вони концентруються переважно навколо ядра, хлоропластів та ін. органел, де життєві процеси йдуть найбільш енергійно. Складаються вони із білків, ліпідів, РНК, ДНК. Зовнішньо вони несуть подвійну мембрану. Від внутрішньої мембрани відходять численні гребні, які називають мітохондріальними кристами. Проміжки між кристами заповнені матриксом, у якому виявляються мітохондріальні трубочки, багато разів переплетені між собою. Функція мітохондрій полягає в тому, що в них відбуваються окисно-відновні процеси, внаслідок яких розщеплюються вуглеводи, жири, органічні кислоти, амінокислоти та інші органічні сполуки. При цьому виділяється енергія, яка акумулюється шляхом утворення фосфатних зв'язків в аденозинтрифосфорній кислоті – АТФ. Завдяки здатності до нагромадження АТФ мітохондрії є своєрідними акумуляторами енергії клітини. Синтезована в мітохондрії АТФ вільно виходить у цитоплазму і далі прямує до ядра та органел клітини, де в міру потреби розщеплюється і забезпечує їх енергією. Крім АТФ у мітохондріях синтезуються власні білки, РНК, ДНК.

**Пластиди** – органели, специфічні для рослинних клітин, а в клітинах інших живих організмів їх немає. Вони мають форму двоопуклої лінзи, паличок, пластинок, луски, зерен.

Залежно від характеру пігменту розрізняють: хлоропласти – зеленого кольору; хромопласти – жовтого, оранжевого, червоного кольорів і лейкопласти – безколіорові. У процесі розвитку рослин пластиди одного типу можуть перетворюватися на пластиди іншого типу.

Внутрішня будова пластид досить складна. У хлоропластах є власні рибосоми, ДНК, РНК, включення жиру, зерна крохмалю. Зовні хлоропласти вкриті двома мембранами, всередині заповнені напіврідкою речовиною (строма), в якій містяться особливі, властиві тільки хлоропластам структури – грани. Грани – це пакети круглих плоских мішечків – тілакоїдів. В них розміщений пігмент – хлорофіл. Все це єдина взаємозв'язана система, в якій відбувається унікальний процес фотосинтезу. Хлорофіл має здатність досить ефективно поглинати променисту енергію і передавати її іншим молекулам. Завдяки цій здатності хлорофіл є єдиною структурою на Землі, яка забезпечує процес фотосинтезу.

Хромопласти знаходяться в усіх клітинах, але найбільш значна їх кількість в клітинах пелюстків квітів, в тканинах плодів. Основний пігмент цих пластид – каротин і ксантофіл (окислений каротин). Яскраве забарвлення пелюстків квітів приваблює комах-запилювачів, а забарвлення плодів – усіх різних тварин, за допомогою яких розповсюджуються плоди і насіння рослин. Хромопласти захищають хлоропласти від світлового перевтомлення, тобто від руйнування хромопластів і хлорофілу від вражаючого сонячного освітлення.

Лейкопласти теж є в усіх клітинах, але найбільш багаті ними клітини запасуючих тканин і органів. В них відкладаються основні поживні речовини клітин – крохмаль, білки, жири, тобто потенціальний енергетичний резерв клітини. Накопичуються ці речовини у вигляді крохмальних та алейронових зерен та крапель жиру.

**Апарат Гольджі.** Цей компонент цитоплазми у структурному і функціональному відношенні найбільш близький до ендоплазматичної мережі. В рослинній клітині вони виявлені не так давно. Мають вони складну будову, представлені мембранами, гранулами, вакуолями. Нерідко мембрани розташовуються по декілька пар і створюють пакет плоских цистерн. Припускають, що вони мають важливе значення у новобудові ендоплазматичної мережі, у регулюванні водного балансу клітини, у накопиченні екстракторних (покидьки), часто отруйних речовин, а також здійснюють секреторну функцію. Можливо вони беруть участь у будівлі плазмалеми та тонопластів, вакуолей. Однак, необхідно відмітити, що у відношенні функціонального значення апарата Гольджі прямих незаперечливих доказів немає.

**Лізосоми** – дрібні, видимі тільки під електронним мікроскопом органели, вкриті щільною мембраною і містять до 40 різних ферментів, здатних розщеплювати білки, жири, вуглеводи. Кількість їх у клітині різна. Функція їх полягає у перетравленні речовин, які потрапили в клітину в

процесі піноцитозу, а також у руйнуванні окремих органел або клітин у разі їх відмирання. Це відбувається внаслідок руйнування оболонки лізосом і вивільнення з неї ферментів. Утворення нових лізосом пов'язане з міхурцями комплексу Гольджі.

У гіалоплазмі виділяють також зернисті кулясті тільця ліпоїдно-протеїнової природи – **сферосоми**. Вони багаті ферментами, необхідними для синтезу жирів. Розвиток сферосом та виникнення у клітинах краплин олії є єдиний процес.

**Клітинний цент** (центросома) – органела, видима під оптичним мікроскопом у клітинах деяких рослин, а більше в тваринних клітинах. Розміщена вона біля ядра. Складається з 1-2, а іноді більше центріолей, оточених щільним шаром цитоплазми – центросферою. Центріоль має форму циліндра, стінка якого складається із 9 пар мікротрубочок, утворених фібрилами.

Центросома визначає орієнтацію веретена поділу клітини між центріолями, які розходяться до полюсів клітини і бере участь у розходженні хромосом до полюсів. У вищих рослин центросом немає. Веретено поділу формується із речовин ядра і цитоплазми клітини.

**Включення** найчастіше трапляються в рослинних клітинах і від органел відрізняються тим, що вони тимчасові – то з'являються, то зникають у процесі життєдіяльності клітини і зазвичай не оточені мембраною. Кількість їх залежить від інтенсивності обміну речовин і стану організму. Під оптичним мікроскопом вони мають форму зерен або крапель різних величини і форми. За хімічним складом розрізняють: вуглеводні, білкові (зерна) та жирові (краплі) включення. У рослинних клітинах вуглеводи найчастіше відкладаються у вигляді зерен крохмалю. Білкові зерна у великій кількості містяться у зерновці злакових у вигляді алейронових зерен. Жирові краплі також розташовуються в насінні рослин (соняшник, рицина, рапс, арахіс).

У рослинних клітинах трапляються кристалічні включення (солі органічних кислот). За певних умов усі види включень клітина в процесі життєдіяльності може використати, а потім нагромаджувати їх знову.

**Ядро** – найважливіша складова частина клітини. Воно вміщує молекули ДНК, тобто гени, і відповідно цьому виконує 2 головні функції: а) зберігання та відновлення генетичної інформації і б) регуляції процесів обміну речовин, які протікають у клітині. Клітина, яка втратила ядро, не може далі існувати. Ядро також нездібне до самостійного існування, тому можна сказати, що ядро і цитоплазма утворюють взаємозалежну систему.

Більшість клітин мають одне ядро, але є клітини з 2-3 ядрами та багатоядерні (декілька десятків). Форма ядра залежить частіше від форми клітини.

Ядро оточене оболонкою, яка складається з двох мембран. Зовнішня мембрана покрита рибосомами, внутрішня – гладка. Вирости зовнішньої

мембрани ядра з'єднуються з каналами ендоплазматичної мережі, утворюючи єдину систему спільних каналів. Головну роль у життєдіяльності ядра грає обмін речовин між ядром та цитоплазмою, який здійснюється двома основними шляхами. Перше – крізь пори ядерної оболонки проходить обмін молекулами між ядром та цитоплазмою. По-друге, речовини із ядра у цитоплазму і навпаки попадають шляхом відшнурування виростів ядерної оболонки. Не дивлячись на активний обмін речовин між ядром і цитоплазмою, ядерна оболонка відмежовує ядерний вміст цитоплазми, роблячи можливим існування особливого ядерного середовища, яке відрізняється від навколишньої цитоплазми.

Ядро складається із ядерного соку або каріоплазми, хроматину та ядерце. До складу ядерного соку входять різні білки та більшість ферментів ядра; в ньому знаходяться самостійні нуклеотиди, амінокислоти, а також продукти діяльності ядерце і хроматину, які переміщуються із ядра у цитоплазму.

Хроматином називають гранули та сітководні структури інтерфазного ядра, які інтенсивно забарвлюються деякими фарбами та відрізняються по формі від ядерця. Хроматин містить у собі ДНК та білки і зображає собою спіралізовані та ущільнені ділянки хромосом.

Спіралізовані ділянки хромосом у генетичному відношенні інертні. Передачу генетичної інформації здійснюють деспіралізовані ділянки хромосом, які в силу своєї малої товщини невидимі у світловий мікроскоп. У клітинах, які діляться, усі хромосоми дуже спіралізуються, скорочуються та набувають компактні розміри і форму. Будова хромосом добре видна на стадії метафази мітозу. Вивчення хромосом дозволяє встановити такі факти:

- 1) у всіх соматичних клітинах будь-якого рослинного організму кількість хромосом однакова (2n);
- 2) у статевих клітинах завжди міститься удвоє менше хромосом, ніж у соматичних клітинах даного виду організмів;
- 3) у всіх організмів, які відносяться до одного виду кількість хромосом в клітинах однакова.

Сукупність кількісних (кількість та розміри) та якісних (форма) ознак хромосомного набору соматичної клітини називають **каріотипом**.

Кількість хромосом в каріотипі завжди парна. Це пояснюється тим, що в соматичних клітинах знаходяться дві однакові за формою і розміром хромосоми; одна – від батьківського, друга – від материнського організмів. Хромосоми, однакові за формою і розміром і несуть однакові гени, називаються **гомологічними**.

Хромосомний набір соматичної клітини, в якому кожна хромосома має собі пару, носить назву подвійного, або диплоїдного і визначається – 2n. У статеві клітини із кожної пари гомологічних хромосом під час мейозу попадає тільки одна, тому хромосомний набір гамет називають одинарним або гаплоїдним.

У визначенні форми хромосом велике значення має положення так званої первинної перетяжки, або центромери – області, до якої під час мітоза прикріплюються нитки ахроматинового веретена. Центромера ділить хромосому на два плеча. Розташування центромери відзначає три основних типи хромосом: 1) рівноплечі – з плечима рівної або майже рівної довжини; 2) нерівноплечі, які мають плечі нерівної довжини; 3) паличковидні – з одним довгим та другим дуже коротким плечем.

Після завершення поділу клітин хромосоми деспіралізуються і в ядрах дочірніх клітин знову стає видимою тільки тонка сітка та брилки хроматину. До складу хромосоми крім ДНК входять лужні та кислі білки, функція яких – блокування тої частини генетичної інформації, яка постійно або тимчасово не використовується клітиною.

Третя характерна структура для ядра клітини – ядрце. Це щільно округле тільце розташоване у ядерному соку. В ядрах різних клітин та у ядрі одної і тої ж клітини в залежності від її функціонального стану кількість ядрець коливається від 1 до 5-7 і більше. Ядрця є у клітинах, які не діляться, а під час мітозу вони зникають; після завершення поділу утворюються знову. Ядрця – не самостійні органоїди клітини, у них немає мембрани і утворюються вони навколо ділянки хромосом, в якій закодована структура рибосомної РНК (рРНК). Ця ділянка носить назву ядрцевого організатора, на ньому синтезуються рРНК. Крім рРНК у ядрці формуються рибосоми, які потім переміщуються у цитоплазму. Таким чином, ядрце – це скупчення рРНК та рибосом на різних етапах формування.

За наявністю в клітині ядра всі клітини діляться на: прокаріотичні і еукаріотичні. Перші – це клітини, у цитоплазмі яких відсутнє дискретне ядро, тобто воно немає ядерної мембрани, відокремлючої його від цитоплазми. Ядерна речовина у вигляді одної молекули ДНК, закрученої у спіраль, є в цитоплазмі. Живі організми, в клітинах яких прокаріотичне ядро, називають прокаріотами. Це – представники царства Дроб'янки – бактерії та синьо-зелені водорості.

Всі інші живі організми (гриби, рослини, тварини) мають в клітинах еукаріотичне ядро, називаються еукаріотами.

**Похідні протопласту.** Клітинна оболонка, вакуоля з клітинним соком та біологічно активні речовини є **похідними** живої цитоплазми, тобто утворюються вони в процесі життєдіяльності живої біологічної системи. Клітинна оболонка або зовнішня клітинна мембрана – це щільна тришарова плівка, яка складається із білкових молекул, між ними знаходиться два шари ліпідів.

Зовнішня клітинна мембрана утворює рухливу поверхню клітини, вона може мати вирости та вп'ячування, в ній постійно пересуваються макромолекули. Клітинна поверхня неоднорідна, структура її в різних ділянках неоднакова, неоднакові і фізіологічні властивості цих ділянок. В

зовнішній клітинній мембрані локалізовані деякі ферменти, тому дія факторів довкілля на клітину визначається її цитоплазматичною мембраною. Поверхня клітини володіє високою міцністю та еластичністю, легко і швидко відтворюється після невеликих пошкоджень.

Протоплазматична мембрана має багаточисленні найдрібніші пори, через які у клітину можуть проникати вода і молекули. Дрібні молекули і йони можуть поступати у клітину безпосередньо через мембрану. Надходження молекул і йонів до клітини – це активний транспорт речовин, який супроводжується затратою енергії і має вибіркового характеру. Клітинна мембрана прониклива для одних речовин і непрониклива для других, тобто володіє напівпроникністю. Крім вказаних двох способів хімічні сполуки та тверді часточки можуть поглинатися шляхом піноцитозу та фагоцитозу. Завдяки тому, що мембрана може вип'ячуватися, кінці вип'ячувань з'єднуються, охоплюючи краплину рідини (піноцитоз), або тверду часточку (фагоцитоз) і втягують у клітину. Ферменти лізосом, які тут скупчуються, розщеплюють ці органічні речовини і продукти розщеплення переносяться у цитоплазму, вбираються нею і засвоюються. Рештки виводяться ззовні, це – екзоцитоз.

За допомогою зовнішніх мембран здійснюються різні типи міжклітинних контактів, тобто зв'язок між окремими клітинами. У багатьох типів клітин на їхній поверхні містяться виступи, складки, мікрворсинки у великій кількості, що значно збільшує площу поверхні, прискорює обмін речовин та зміцнює зв'язок між окремими клітинами.

В зовнішній клітинній мембрані рослинних клітин містяться товсті оболонки. Вони добре видимі в оптичний мікроскоп. Складаються ці оболонки із целюлози і являються вторинними клітинними стінками, утвореними як продукт життєдіяльності органел цитоплазми. Це міцна опора рослинним тканинам (деревина). Целюлозна оболонка рослинних клітин пронизана численними каналцями, крізь які проходять плазмодесми – вирости цитоплазми і з'єднують сусідні клітини між собою. Така структура забезпечує надходження продуктів життєдіяльності з однієї клітини в іншу.

Клітинна оболонка починає розвиватися з утворення клітинної пластинки в анафазі мітозу. Целюлоза у вигляді мікрофібрил формує каркас. Мікрофібрили – еластичний будівельний матеріал клітинної оболонки. Окрема мікрофібрила складається із декілька сотень молекул целюлози. Мікрофібрили, розташовуючись паралельно своїй осі, утримуються разом водневими зв'язками у вищих рослин, цементуються геміцелюлозою. Важливіша функція клітинної оболонки укладається у фізичній протидії осмотичному тиску із сторони внутрішнього вмісту клітини. Цей тиск є рушійною силою збільшення розмірів та зміни форми клітин.



Між міцелами целюлози залишаються міжміцелярні простори, крізь які легко проходить вода як всередину клітини, так і в оточуюче середовище.

**Метаморфози** клітинної оболонки рослин слідуючи:

а) кутинізація; зверху епідерма більшості рослин вкрита особливим шаром, який запобігає випаруванню води через її поверхню, - кутикулою. Вона є продуктом секреції епідермальних клітин та складається із жироподібних речовин. Кутином просякнута клітинна оболонка. У молодих клітин вона тоненька, а у зрілих – товща. Особливо товста вона у клітинних оболонках жаростійких та посухостійких рослин;

б) восковий наліт мають частіше всього клітинні оболонки епідерми листя. Воскоподібні речовини синтезуються, як і кутин, епідермальними клітинами і оболонки їх просякнуті воском. Гладка поверхня з восковим нальотом листя (магнолії, фікуса і ін.) захищена від збиткової транспірації;

в) опробковіння та здерев'яніння клітинної оболонки спостерігається при утворенні вторинної покривної тканини – корка (пробки), що входить до складу перидерми, яка на відміну від епідерми утворюється лише на стеблах та коренях. Оболонки клітин корка потовщені і просочені речовиною, за складом близькою до жирів, майже непроникною для води й повітря. Клітини корка мертві, наповнені повітрям або смолистими чи дубильними речовинами. На зміну корку утворюється третинна покривна тканина – кірка – блок різнорідних відмерлих тканин. Клітинні оболонки дерев'яніють, а живий вміст клітин відмирає.

В оболонках клітин механічних тканин також є потовщення, вони дерев'яніють, як в клітинах склеренхіми та склереїдах. Це мертві клітини. Судини та трахеїди (провідні тканини), утворені із подовжених клітин, оболонки яких також задерев'янілі і клітини мертві;

г) ослизнення клітинної оболонки відбувається в результаті руйнування пектинових речовин, які склеюють клітину між собою, і тоді на поверхні стебел та пагонів з'являється застигаючий слиз. Його називають камеді. Ослизнення буває як нормальним явищем, так і патологічним.

**Вакуоля.** Основна функція вакуолей – підтримка гомеостазу клітини. В рослинних клітинах вакуолі утворюється в процесі їх росту. Клітинна оболонка випереджує у рості цитоплазму. Так виникають порожнечі в клітині, які заповнюються розчинними продуктами життєдіяльності. Дрібні і численні вакуолі поступово збільшуються, зливаються одна з одною й утворюють одну велику центральну вакуолю. Вона займає більшу частину клітини. В клітинному соку вакуолі в розчиненому стані містяться солі, сахаристі речовини, білки, амінокислоти, органічні кислоти, ліпіди, а також пігменти, головним чином, групи флавоноїдів. Речовини клітинного соку сприяють живленню рослин, створюють пружний стан (тургор) у клітинах і тканинах і являються осмотично діяльним розчином, підтримуючи в клітинах нормальний осмотичний тиск. Пігменти клітинного соку сприяють забарвленню пелюстків квітів, плодів, листя і т.д. Так, пігменти антоциани

придають рослинам червоне, фіолетове, синє забарвлення. Червоне забарвлення коренеплодів буряка столового обумовлене наявністю у клітинному соку бетаніна – пігмента, аналога антоціану. Відомі також дані про протеолітичну функцію вакуолей. Вакуолі розглядають як органели, які володіють аутофаговою активністю та приймають участь в обміні речовин клітини.

**Біологічно активні речовини.** Для живої системи характерні не окремі хімічні процеси, а той закономірний порядок, в якому вони здійснюються в клітині організму, а також співвідношення окремих груп процесів, їх взаємна координація.

Біологічна саморегуляція притаманна усьому живому і визначає саме явище життя. Саморегуляцію можна розглядати як гомеостаз фізіологічної діяльності рослин, підтриманий за допомогою внутрішньоклітинних регуляторних систем. Гомеостаз – „рівновага в природі” – результат всіх складних взаємовідносин. Хімічна та електронна взаємодія між клітинами, тканинами і органами у процесі розвитку рослинного організму може здійснюватися за участю різних речовин – регуляторів: ферментів, вітамінів, гормонів, інгібіторів, мінеральних сполук. Специфічні речовини – регулятори об’єднують у дві великі групи: фітогормони (ауксини, гібереліни, цитокініти) та інгібітори.

Фітогормони – це сполуки, які володіють слідуючими загальними властивостями:

а) синтезуються в одному із органів рослин (молоді листя, бруньки, верхівки коренів і пагонів) і транспортується до тих місць, де вони активізують процеси органогенезу і росту;

б) синтезуються і функціонують в рослинах у мікрокількостях;

в) визивають в рослинах формативний ефект; їм властиві регуляторні функції.

**Ауксини** синтезуються ростучими верхівками (апексами) стебел та коренів і пересуваються в зону розтягу клітин, посилюючи ріст стебел, пагонів, листя, коренів.

**Гібереліни** синтезуються в листях і пересуваються в усіх напрямках в рослині; введення їх навіть в незначних дозах у різні сільськогосподарські рослини викликає в них інтенсивний ріст, а також значне збільшення розмірів і маси.

**Цитокініни** – фітогормони, які активізують ділення клітин. Утворюються в коренях, звідки з пасокою пересуваються в листя, пагони, бруньки.

**Інгібітори** росту – це сполуки, які пригнічують активність фітогормонів і ріст рослин, сповільнюючи обмін речовин. Синтез фітогормонів пов’язаний з синтезом природних інгібіторів. Встановлено, що при зниженні рівня вмісту інгібіторів ріст рослин відновлюється. Інгібітори регулюють гармонійний розвиток рослин. Ростучі органи,

клітини, тканини рослин характеризуються присутністю як фітогормонів, так і інгібіторів; тоді як у стані спокою тканини мають тільки інгібітори.

### 1.3 Хімічна організація клітини

До складу клітин входять майже всі хімічні елементи періодичної системи Д.І.Менделєєва. Усі ці елементи містяться і в тілах неживої природи, що служить одним із доказів спільності походження живої та неживої природи. Однак, співвідношення хімічних елементів у живих тілах інше, ніж в об'єктах неживої природи. В клітинах живих організмів 95-98% загальної маси становить вміст чотирьох елементів – О, Н, С, N. Їх називають органогенними елементами. В земній кулі найбільш поширені Si, Al, O, Na, на них приходить 90%. Вміст у живому організмі таких елементів: Mg, Fe, Ca, Cl, P, K, S, Na становить десяті частки відсотка. Їх називають мікроелементами. Хімічні елементи: Co, Zn, Cu, Mn, Cr, Br, V, Zr, Ra називають ультрамікроелементами так як містяться в клітинах в дуже малих кількостях (менш 0,01%).

Важливість того чи іншого хімічного елемента для живих істот визначається не його кількістю. Багато мікро- та ультрамікроелементів входять до складу ферментів, гормонів, вітамінів, фітогормонів, тобто життєвоважливих сполук, які впливають на важливіші процеси життєдіяльності організмів. Вони також входять до складу клітинних структур. Так, в рибосомах містяться такі метали: Mg, Ca, Mn; у ядрі – Ca, Mg, Na, K, Fe, Zn, Cu, Mo; у хлоропластах – Mg, Ca, K, Mo, Mn, Na, Fe, Cu; у мітохондріях – Ca, Mg, K, Na, Fe, Cu, Zn. Водень, кисень, вуглець, азот виявилися найбільш придатними для формування молекул, виконуючих біологічні функції.

Водень, кисень і вуглець здатні утворювати міцні ковалентні зв'язки. Кисень, вуглець, азот утворюють і одинарні і подвійні зв'язки, завдяки чому виходять різноманітні хімічні сполуки. Особливо важлива здатність атомів вуглецю взаємодіяти один з одним шляхом виникнення ковалентних вуглець-вуглецевих зв'язків. Кожен вуглецевий атом може встановити ковалентні зв'язки з чотирма іншими атомами вуглецю. Ковалентно зв'язані атоми вуглецю можуть формувати каркаси численних різних органічних молекул. Оскільки атоми вуглецю можуть вступати в ковалентні зв'язки з киснем, азотом, сіркою, то органічні сполуки досягають виключної складності і різноманіття будови.

Кожний із елементів виконує важливу функцію у клітині. Так, йони Na, K, Cl забезпечують проникність клітинних мембран для різних речовин; Mg у клітинах зелених рослин – компонент хлорофілу – пігменту, який забезпечує процес фотосинтезу. Йони таких елементів як Zn, Cu, I, F та ін. зустрічаються, головним чином, в спеціалізованих клітинах, де беруть участь в утворенні біологічноактивних речовин.

Всі хімічні елементи знаходяться в організмі або у вигляді йонів, або входять до складу тих чи інших молекул органічної чи неорганічної речовини.

**Неорганічні речовини**, які входять до складу клітин.

**Вода** – найбільш поширена сполука в живих організмах. Її вміст в клітинах різного типу коливається у широких межах, але в середньому у багатоклітинному організмі вона складає біля 80% маси тіла. Вода – добрий розчинник для великої кількості органічних та неорганічних речовин. Більшість хімічних реакцій у клітині здійснюється між розчинними у воді речовинами. Проникнення речовин у клітину та виведення з неї продуктів життєдіяльності також можливе тільки у розчиненому вигляді. Вода приймає участь у явищах осмосу, який грає дуже важливу роль у підтриманні постійності хімічного складу клітини. Не менш важлива для клітини і чисто хімічна роль води. Під дією спеціальних ферментів вода вступає до реакцій гідролізу, тобто до реакцій, за якими до вільних валентностей різних молекул приєднуються іони  $\text{OH}^-$  та  $\text{H}^+$  води. В результаті утворюються нові речовини з новими властивостями. Вода володіє доброю теплопровідністю та великою теплоємністю, тому температура всередині клітини та організму більш стійка, ніж у навколишньому середовищі.

Вода в клітині знаходиться у двох формах: вільна і зв'язана. Вільна вода складає 95% всієї води в клітині, вона використовується як розчинник, так і дисперсійне середовище колоїдної системи протопласту. Зв'язана вода складає 4-5% - це молекули води, які з'єднані водневими зв'язками, другими типами зв'язків з білками. До зв'язаної відноситься також іммобілізаційна вода, яка входить до складу фібрилярних структур макромолекул. Фізіологічна різниця між формами води проявляється в тому, що при негативних температурах вода, зв'язана з білками, замерзає повільніше.

**Мінеральні солі.** Клітини і тканини складаються із елементарних частинок (протонів, електронів, нейтронів, фотонів), біоелементів (води, органогенів – Н, С, Р, О, S), іонів ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ ), мікроелементів (Mn, Fe, Co, Cu, B, Al, V, Mo, I) і молекулярних структурних одиниць (вуглеводів, жирів, фосфатів, 20 амінокислот і 5 нуклеїнових лугів). Мінеральні речовини в клітинах знаходяться у вигляді солей або в сполуках з білками, вуглеводами, ліпідами. Солі, які дисоціюють на аніони та катіони ( $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ), грають дуже важливу роль у підтримці осмотичного тиску та кислотно-лужної рівноваги клітини.

Мінеральні речовини обумовлюють зміни фізико-хімічного стану колоїдів і тим самим безпосередньо впливають на внутрішню архітекtonіку клітини. Metали та неметали чинять токсичну та антитоксичну дію на живі тканини і органи, виконують функцію каталізаторів біохімічних реакцій,

грають роль у підтримці тургору та проникненості цитоплазми. Вони являються центрами електричних та радіоактивних явищ в клітині.

**Органічні речовини**, які входять до складу клітин, становлять у середньому 20-30% маси клітин живого організму. До них відносяться біологічні полімери – білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи, жири та ряд невеликих молекул – гормонів, пігментів, амінокислот, нуклеотидів, АТФ та ін. До різних типів клітин входить неоднакова кількість тих чи інших органічних сполук. Проте кожна група органічних речовин виконує схожі функції.

**Білки** складають 10-18% від загальної маси клітини, це високомолекулярні поліпептиди з молекулярною масою від 6000 до 10 мл. Не дивлячись на таке різноманіття та складність будови, всі молекули білків утворені із 20 різних амінокислот.

Амінокислоти – це амфотерні сполуки, цим обумовлений їх зв'язок один з одним – пептидний зв'язок (HN-CO). Білки, які входять до складу живих організмів, включають сотні та тисячі амінокислот. Порядок їх сполучення в молекулах білків самий різноманітний, чим і визначаються різниці властивостей білків. Послідовність амінокислот у поліпептидному ланцюгу і структуру, підтриману ковалентними зв'язками, називають первинною структурою білка. Усі існуючі у природі білки відрізняються за первинною структурою, яка у кожного індивідуального білка зберігається у поколіннях, тобто закріплена генетично завдяки передачі спадкоємної інформації. Число можливих первинних структур білка практично необмежене. Каталітичні властивості того чи іншого білка залежать від його первинної структури.

Однак, молекула білка у вигляді ланцюга амінокислот ще нездідна виконувати специфічні функції. Для цього необхідний більш високий рівень організації. Він виражається в ускладненні просторового розташування мономерів білкової молекули. В клітинах білки мають вигляд спірально закручених волосків або куль (глобул). Ланцюжок амінокислот, закручений у вигляді спіралі утворює вторинну структуру білка. Але часто для придбання біологічної активності необхідна третинна глобулярна структура білкової молекули. Третинна структура формується завдяки впливу радикалів амінокислоти цистеїна, яка містить сірку (S). Атоми сірки утворюють дисульфідні зв'язки (S-S), завдяки чому білкова спіраль згортається та здобуває форму кулі, або глобули. Для деяких функцій організму необхідна участь білків з ще більш високим рівнем організації, тобто четвертинної структури. Під четвертинною структурою білків розуміють структурний зв'язок двох або декількох просторово організованих поліпептидних ланцюгів, які об'єднуючись, утворюють біологічно активну молекулу. Наприклад, гемоглобін – комплекс із 4-х зв'язаних між собою глобул і тільки у такій формі може приєднувати і транспортувати кисень.

Просторова структура білка при зміні умов середовища (підвищення температури або різкому підкислюванні) може змінюватися: порушується вторинна, третинна або четвертинна структура і утворюється безпорядний клубок. Цей процес називають денатурацією. Процес відновлення денатурованого білка називається ренатурацією.

За своїм складом білки діляться на прості (протеїни) та складні (протеїди). Прості складаються тільки із амінокислот. Складні, крім амінокислот, мають ще інші органічні сполуки (нуклеїнові кислоти, ліпіди, вуглеводи) або метали і неметали (Р). Вони носять відповідну назву: нуклеопротеїди, глікопротеїди, липопротеїди, фосфопротеїди, металопротеїди.

Функції білків різноманітні: 1) будівельна, так як білки входять до складу усіх клітинних мембран та органоїдів клітини, а також позаклітинних структур; 2) ферментативна або каталітична, так як ферменти – біологічні каталізатори – речовини білкової природи; вони чітко специфічні, активність їх обмежена вузькими температурними рамками (35-45°C) і рН – 6,0-6,5; 3) спрямувальна функція живих організмів забезпечується спеціальними скорочувальними білками. Ці білки беруть участь в усіх видах руху, до яких здатні клітини і організми; 4) транспортна функція білків – у приєднанні хімічних елементів або біологічно активних речовин (гормонів) та перенесення їх до різних тканин та органів тіла; 5) захисна функція білків – у знешкодженні невластивих організму речовин; 6) енергетична функція білків у тому, що вони можуть служити джерелом при диханні; при повному розщепленні 1 г білка виділяється 17,6 кДж енергії. При неповному розщепленні білків, на рівні амінокислот, відбувається ресинтез. Амінокислоти вступають в повторний синтез і утворюють нові білки.

**Вуглеводи** або сахарози – органічні речовини з загальною формулою  $C_n(H_2O)_m$ . В тваринних клітинах вуглеводів небагато – 1-2%, іноді до 5%. Багаті вуглеводами рослинні клітини, де їх вміст досягає 90% сухої маси (бульба картоплі).

Вуглеводи – основні поживні та скелетні компоненти клітин і тканин рослин. Їх ділять на прості та складні, або моно- та полісахариди. До простих сахарів відносяться пентози і гексози. Пентози (рибоза та дезоксирибоза) входять до складу нуклеїнових кислот – ДНК, РНК та АТФ. Із шестивуглецевих моносахаридів (гексоз) найбільш важливі глюкоза, фруктоза, галактоза. Так, глюкоза (виноградний сахар) слугує основним джерелом енергії для клітин і тканин організму, так як являється основним матеріальним субстратом процесу дихання. Фруктоза або плодовий сахар зустрічається у нектарі квітів. Сахароза (очеретяний сахар) – дисахарид розповсюджений у природі. Він зустрічається в листях, стеблах, коренях, бульбах, плодах рослин. Так, в коренях сахарного буряка його до 27%, а в стеблах сахарного очерету – до 25% від маси сухих речовин.

До групи полісахаридів відносяться крохмаль, клітчатка, інулін, глікоген, пектинові речовини, гемицелюлоза. Це високомолекулярні речовини, які складаються із великої кількості (сотен і тисяч) залишків моносахаридів. Полісахариди містяться в рослинах як основні запасні речовини. Клітчатка та пектинові речовини є опорним матеріалом для клітин і тканин рослин.

Крохмаль – типовий резервний полісахарид рослин. Складається із залишків глюкози, відкладається у вигляді зерен в бульбах, коренях і зернах злаків. Вміст крохмалю в зернах пшениці досягає 75%, кукурудзи – 72%, риса – 80%, в бульбах картоплі – 12-24%. Під впливом ферментів відбувається поступове гідролітичне розщеплення крохмалю з утворенням кінцевого продукту – глюкози.

Інулін складається із залишків фруктози, міститься у великій кількості в бульбах зеленої груші, георгіни, у коренях кок-сагізу. При гідролітичному розщепленні інуліну утворюється фруктоза.

Пектинові речовини знаходяться у плодах (яблуні, груші, цитрусових, винограду), коренеплодах (буряка, моркви) і в соку рослин.

Гемицелюлоза в значних кількостях зустрічається в здеревенілих частинах рослин: стрижнях качанів кукурудзи, соломі злаків, а також в других частинах рослин разом з целюлозою.

**Ліпіди.** Жири та жироподібні речовини, або, як їх ще називають ліпіди – один з головних компонентів клітин тварин, рослин і мікроорганізмів. Ліпіди грають важливу роль у протопласті: вони беруть участь у адсорбційних процесах і регулюванні проникності цитоплазми для речовин, поступаючих у клітину. Тільки в присутності ліпідів і деяких інших речовин можлива підтримка структури протопласта, необхідної для життя клітин. Вміст ліпідів в різних органах неоднаковий. Їх особливо багато в насінні і плодах деяких рослин, а в тваринних організмах - в нервовій тканині, серці, нирках, печінці.

Ліпіди різноманітні за хімічною будовою і молекули їх складно утворені. Їх поділяють на нейтральні (жири) і фотоліпіди. Молекули ліпідів містять в собі жирні кислоти, альдегіди, амінокислоти, азотисті луги, вуглеводи та фосфорну кислоту.

Нейтральні ліпіди або тригліцериди - похідні вищих жирних кислот. Якщо в молекулі гліцерину усі три гідроксильні групи тарифіковані жирними кислотами, то такі сполуки називають тригліцерідами.

Тригліцериди, які в основному складаються із насичених жирних кислот (стеаринової, пальмітинової) і тверді при кімнатній температурі, називають жирами. Якщо ж до складу тригліцеридів входять ненасичені жирні кислоти (олеїнова, лінолева, ліноленова), при кімнатній температурі рідкі, їх називають маслами.

Ліпіди розчиняються в різних органічних розчинах: ефірі, бензині, хлороформі та не розчиняються у воді. Самі ж ліпіди являються розчинниками для деяких вітамінів.

Функції ліпідів різноманітні: а) будівельна, так як разом з білками вони утворюють зовнішні клітинні мембрани; б) енергетична, бо жири використовуються як джерело енергії; один грам жиру при розщепленні виділяє 38,9 кДж енергії; в) теплоізоляційну; г) накопичуються у клітинах насіння, плодів, в листях, пагонах, вони служать запасним джерелом енергії.

Фосфоліпіди – жироподібні речовини, у яких одна або декілька спиртових груп гліцерину утворюють складний ефір не з жирною, а с фосфорною кислотою і будь-якими органічними сполуками. Вони разом з білками утворюють біологічні мембрани і споруджують основу органел клітини – ядра, пластид, мітохондрій, рибосом та ін. Фосфоліпіди або ліпоїди являються попередниками деяких гормонів. Отож, цим речовинам властива і функція регуляції обмінних процесів.

**Нуклеїнові кислоти** – полімерні сполуки біологічного походження, які складаються із нуклеотидів і грають велику роль в біосинтезі білків. Вперше вони були виявлені та виділені із ядер клітин. До складу нуклеотидів входять фосфорна кислота, сахара-пентози та азотисті основи (пуринові та піримідинові). До пуринових відносять аденін та гуанін; а до піримідинових – цитозин, урацил, тимін. Нуклеїнові кислоти ділять на два типи: рибонуклеїнова (РНК) і дезоксирибонуклеїнова (ДНК). Значення їх в живій клітині дуже велике. Особливості їх хімічної структури забезпечують можливість зберігання, переносу у цитоплазму та передачі у спадок дочірнім клітинам інформації про структуру білкових молекул, які синтезуються в кожній клітині. Білки зумовлюють більшість властивостей і ознак клітини, тому стабільність структури нуклеїнових кислот – найважливіша умова нормальної життєдіяльності клітин і організму в цілому. Будь-які зміни будови нуклеїнових кислот тягнуть за собою зміни структури клітин або активності фізіологічних процесів в них, впливаючи таким чином на життєздатність.

РНК - біополімер, мономером якого слугують нуклеотиди. Вони містять сахар-рибозу і азотисті основи – аденін (А), гуанін (Г), цитозін (Ц), урацил (У) і фосфорну кислоту.

У ланцюгу РНК нуклеотиди з'єднуються ковалентними зв'язками між рибозою одного нуклеотида і залишком фосфорної кислоти другого. Молекулярна маса РНК досягає 1-2 млн.у.о. Знаходиться РНК у ядрах, а також в цитоплазмі кожної клітини. Молекула РНК має простішу будову ніж ДНК, так як вона складається із одного полінуклеотидного ланцюга. Відомі і двохланцюгові РНК, які служать для зберігання та відтворення спадкової інформації у деяких вірусів, тобто виконують у них функції хромосом.



Одноланцюгові РНК здійснюють перенос інформації про послідовність амінокислот в білках від хромосом до місця їх синтезу і приймають участь у процесах синтезу. Існують декілька одноланцюгових РНК. Їх назви обумовлені функцією, яку вони виконують, або місцем знаходження у клітині. Основну частину РНК цитоплазми складає рибосомна РНК (рРНК). Вона міститься у рибосомах, органідах клітини, які здійснюють синтез білків. Наступний вид РНК – інформаційна (іРНК), вона переносить від хромосоми до рибосоми інформацію про послідовність амінокислот в білках, які повинні синтезуватися. Третій вид РНК – транспортна (тРНК), вона виконує декілька функцій: транспортує амінокислоти до місця синтезу білка; „впізнає” триплет іРНК, відповідний перенесеній амінокислоті та здійснює орієнтацію амінокислоти на рибосомі.

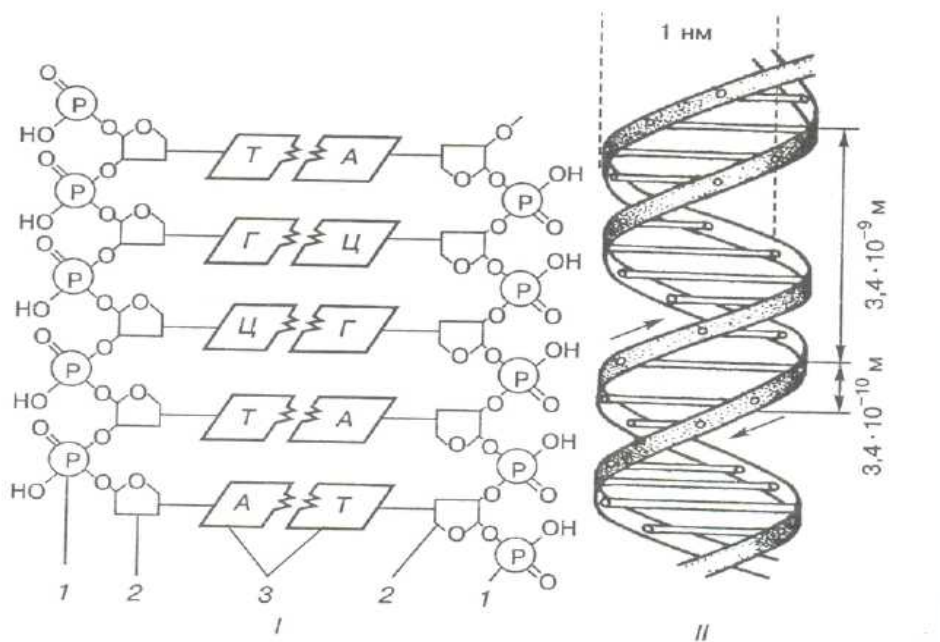


Рис.1.1 – Схема будови ДНК (I) та її спіральної структури (II)  
1 – залишок фосфорної кислоти; 2 – дезоксирибоза; 3 – азотисті основи.

Молекула ДНК – біополімер, довгий полінуклеотидний ланцюг з дуже великою молекулярною масою (декілька мільйонів умовних одиниць). Кожна молекула ДНК складається з двох сполучених між собою ланцюгів нуклеотидів. Мономери, які складають кожний із двох ланцюгів ДНК, представляють собою складні органічні речовини, куди входять одна із чотирьох азотистих основ: аденін (А), тимін (Т), цитозин (Ц), гуанін (Г); п'ятиатомний сахар дезоксирибоза, за назвою якої одержала назву і сама ДНК; а також залишок фосфорної кислоти.

В кожному ланцюзі нуклеотиди з'єднуються шляхом утворення ковалентних зв'язків між дезоксирибозою одного і залишком фосфорної кислоти другого нуклеотиду. Об'єднуються два ланцюги в одну молекулу за допомогою водневих зв'язків, виникаючих між азотистими основами, які входять до складу нуклеотидів, що утворюють різні ланцюги. Кількість таких зв'язків між різними азотистими основами неоднакова і внаслідок цього вони можуть з'єднуватися тільки попарно: аденін одного ланцюга сполучений з тиміном другого ланцюга завжди двома водневими зв'язками; а гуанін сполучений з цитозіном так само, тільки трьома водневими зв'язками. Сполучення інших типів у нормі ніколи не виникають. Пояснюється це тим, що між вказаними парами нуклеотидів існує особистий тип зв'язку, названий комплементарним (принцип компліментарності або доповнення). Знаючи послідовність сполучення нуклеотидів одного ланцюга молекули ДНК, можна встановити порядок розміщення нуклеотидів другого. У молекулі ДНК заховані (зашифровані) спадкові ознаки. Порушення послідовності нуклеотидів і заміна навіть одного нуклеотида приводить до спадкової зміни ознаки.

ДНК володіє здібністю самоподвоюватися при участі спеціальних клітинних ферментів. Це подвоєння називається реплікацією. В процесі реплікації подвійна спіраль ДНК розплітається на два ланцюги нуклеотидів. Кожний із цих ланцюгів із вільних нуклеотидів, які є в ядрі клітини, синтезує комплементарний ланцюг нуклеотидів. Таким чином, із однієї початкової молекули ДНК, утворюється дві нові подвійні нитки молекули ДНК. Один ланцюг у кожній новоутвореній молекулі ДНК походить від початкової молекули (материневної), а другий синтезується заново (дочірній).

ДНК міститься головним чином у хроматині клітинного ядра і складає значну частину його сухої маси. Однак зустрічається ДНК і в цитоплазмі – в мітохондріях, пластидах.

**Аденозинфосфорні кислоти.** Нуклеотиди в клітині трапляються не лише як структурні елементи нуклеїнових кислот, а й як речовини, що функціонують самостійно. Найважливішими в життєдіяльності клітини є АТФ і АДФ. Ці сполуки є в усіх живих організмах і відіграють величезну роль в енергетичному і пластичному обміні.

АТФ - це унікальна макроергічна сполука, в якій два із трьох залишків фосфорної кислоти – високоенергетичні (макроергічні). При розщепленні її під впливом ферментів вивільнюється енергія, яка використовується для забезпечення перебігу різноманітних процесів у клітині.

АДФ (аденозиндифосфорна), АМФ (аденозинмонофосфорна) кислоти утворюються внаслідок дефосфорування АТФ (аденозинтрифосфорної) у процесі фотосинтезу, дихання або гліколізу.

## 1.4 Життєвий цикл клітини

На будь-якому рівні організації жива матерія представлена елементарними одиницями, тобто вона дискретна; а дискретність – одна із властивостей живого. Для клітини структурними одиницями є органоїди і її цілісність обумовлена постійним відтворенням нових органоїдів замість зношених. Кожний організм складається із клітин. А розвиток та існування організму забезпечується розмноженням клітин. Невід’ємною властивістю всіх живих організмів є розмноження або відтворення собі подібних. Основою розмноження є поділ клітин. Ділення ядра завжди випереджує ділення клітини. У процесі історичного розвитку ядро, як і інші органели клітини, виникло мабуть у результаті спеціалізації та диференціації окремих ділянок цитоплазми. Однак у процесі індивідуального розвитку клітин ядро виникає тільки від ядра в результаті ділення. Розрізняють три способи поділу клітин: амітоз (пряме ділення), мітоз (акваційний каріокінез) або непряме ділення та мейоз (редукційне ділення).

Суть **амітозу** полягає в тому, що ядро, а потім і клітина поділяються на дві частини, дочірні клітини, без якихось попередніх змін структури органел, у тому числі і ядра. При цьому ядро дробиться на дві або більше частин навіть без попереднього розчинення ядерної оболонки. Слідом за утворенням нових ядер відбувається поділ цитоплазми. При амітозі відбувається нерівномірний розподіл ядерної речовини між дочірніми клітинами, тобто не забезпечується ядерно-плазмова рівновага або біологічна рівноцінність. Однак утворені клітини не втрачають ні своєї структурної організації, ні життєздатності. Амітоз спостерігається у молодих, зовсім нормально розвинутих клітин (у донці цибулини, тканинах кореня). Але частіше він властивий високодиференційованим та більш старим клітинам.

**Мітоз** – найбільш поширена форма поділу клітин на всіх рівнях розвитку органічної природи. Ділення клітин відкрито в 1874 р. російським фізіологом І.Чистяковим та німецьким вченим Страсбургером у 1875 р.

Комплекс процесів, внаслідок яких з однієї клітини утворюються дві нові, називають мітотичним циклом. Він включає інтерфазу, власне мітоз та цитокінез (поділ цитоплазми між двома дочірніми клітинами). Інтерфаза передуює поділу клітин і є досить важливим підготовчим періодом: 1) клітина виконує свою функцію; 2) синтезує необхідні речовини для наступного поділу.

Під час інтерфази в клітині здійснюються всі основні процеси обміну речовин та енергії. Хромосоми в цей період хоч і невидимі, але продовжують зберігати свою індивідуальність. Складові частини їх – молекули ДНК – перебувають у деспіралізованому (розкрученому) стані і спрямовують синтетичні реакції в клітині. Перед поділом здійснюється процес самоподвоєння молекул ДНК у хромосомах ядра (реплікація) або

саморедуплікація. Вона забезпечує подвоєння числа хромосом, тобто кожна із гомологічних хромосом складається з двох хроматид. Із двох ідентичних молекул ДНК (хроматид) одна відходить до одного полюса клітини, що ділиться, друга – до іншого. Тому дві дочірні клітини, які виникають внаслідок поділу, отримують весь обсяг біохімічної і генетичної інформації, який містила ядра ДНК материнської клітини.

В безперервному процесі поділу умовно виділяють чотири фази, або стадії: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.

Профаза характерна тим, що відбувається ціла серія важливих перетворень. На самому початку дві центріолі клітинного центру прямують до протилежних полюсів клітини, відділяючись одна від одної. Хромосоми при цьому спіралізуються, скорочуються, товстішають і становляться видимі у мікроскоп. Вони спочатку розташовуються хаотичними клубочками, але ж помітно, що кожна з них – це дві спіралеподібні хроматиди, сполучені між собою центріолею. Центромера ділить хромосому на два плеча. Залежно від місця розташування центромери, а воно для кожної пари хромосом постійне, розрізняють рівноплечі, різноплечі та одноплечі хромосоми. Потім в клітині зникає ядрце, розчиняється ядерна оболонка і цитоплазма змішується з каріоплазмою. Таким чином, клубок хромосом виявляється у центрі клітини. Тим часом починають формуватися ахроматинові нитки із речовин цитоплазми і ядра. Вони відходять від центріолей (дев'яти мікротрубочок), розташованих на полюсах і утворюють „веретено поділу”, тобто фігуру, загострену на полюсах і розширену в центральній частині. Тут, в центральній частині (екваторі) до ахроматинових ниток центромерою прикріплюються хромосоми.

Метафаза закінчується утворенням веретена поділу. Хромосоми здобувають характерну форму, властиву кожному виду організмів. Частіше вони бувають двохплечими. У метафазі виразно видно, що кожна хромосома має дві хроматиди. У кінці цієї фази хроматиди роз'єднуються.

Анафаза помітна тим, що хроматиди відділяються одна від одної і розходяться до протилежних полюсів клітини. Кожна хроматида при цьому стає самостійною дочірньою хромосомою. Тепер вільні кінці хроматид спрямовані до екватору, а перетини до полюсів. Кількість хромосом і їхня структура на кожному полюсі клітини однакові, оскільки одна хроматида кожної хромосоми виявляється на протилежному полюсі. Хромосоми внаслідок розкручування та подовження стають менш помітними. Але ж на полюсах помітні скупчення із хромосом. В кінці фази по центру клітини іноді з'являються ділянки клітинної оболонки.

Телофаза: продовжується процес розкручування (деспіралізація) хромосом і ближче до полюсів клітини з'являються клубки із довгих ниток, які переплітаються між собою. Це характерно для ядра у період між поділами. В клубках з'являються ядрця, а навколо клубків – ядерна

оболонка, тобто формуються ядра. Ахроматинове веретено і всі ахроматинові нитки зникають у цитоплазмі. В екваторіальній частині з'являється суцільна клітинна оболонка і відбувається цитокінез, тобто утворюються дві клітини. При цьому поділяються всі органели між дочірніми клітинами, які по закінченню мітозу переходять у довгий період інтерфази.

Характерною ознакою певного виду є його каріотип, тобто число, розмір, форма хромосом в клітинах особин даного виду. При нормальних оптимальних умовах існування певного виду число хромосом і їхні морфологічні особливості в клітині є постійними. У різних видів каріотип різний. Сталість каріотипу даного виду підтримується механізмами мітозу та мейозу. Він не залежить від рівня розвитку і філогенетичної спорідненості. Зміни каріотипу можуть відбуватися внаслідок хромосомних та геномних мутацій.

Всі клітини кожного організму за числом хромосом у ядрі поділяють на соматичні, безстатеві клітини тіла і гамети – статеві клітини. Число хромосом в соматичних клітинах будь-яких живих організмів завжди парне. Ці хромосоми ідентичні за розміром і будовою і називаються гомологічними.

Такий набір хромосом у ядрі соматичної клітини називають диплоїдним і позначається він  $2n$ .

В статевих клітинах, тобто в гаметах, із двох гомологічних хромосом соматичних клітин міститься тільки одна. Такий набір хромосом називають гаплоїдним і позначають  $n$ , в ньому немає гомологічних хромосом і кожна хромосома відрізняється від інших. Гаплоїдний набір виникає в процесі мейозу при формуванні статевих клітин із соматичних.

**Мейоз**, або редуційний поділ зустрічається у переважній більшості видів, однак властивий невеликим групам клітин, зв'язаних із статевим розмноженням. На відміну від мітозу при мейозі відбувається зменшення хромосом і кількості ДНК вдвічі. Мейоз – це комплекс двох послідовних поділів з одноразовим подвоєнням числа хромосом. Ці два поділи незмінно прямують одне за одним та мають принципову різницю. Перший поділ складний і специфічний, супроводжується скороченням кількості хромосом. Його називають власно редуційним. Другий поділ – екваційний, здійснюється по типу мітозу. Внаслідок із одної диплоїдної клітини утворюється тетрада дочірніх клітин з одинарною (гаплоїдною) кількістю хромосом.

Загально біологічний зміст цього процесу розкрито уже давно: гаплоїдні статеві клітини – гамети при статевому процесі зливаються у зиготу, при цьому кількість ядерної речовини та кількість хромосом збільшується вдвічі, зигота ( $2n$ ) одержує спадкову інформацію від обох гамет. Отже, редуційне ділення регулює постійність кількості хромосом при заплідненні.

У всіх живих організмах мейоз відбувається за єдиною схемою.

### **1.5 Обмін речовин та перетворення енергії у клітині**

Одна з найважливіших властивостей живих систем – це постійний обмін речовин з навколишнім середовищем. Усі живі організми із навколишнього середовища вилучають і поглинають різні органічні і неорганічні сполуки та хімічні елементи і в навколишнє середовище виділяють кінцеві продукти обміну – неорганічні та прості органічні речовини. У цьому заключається загальнобіологічна суть обміну речовин як важливішої специфічної властивості живого. Обмін речовин – це комплекс біохімічних та фізіологічних процесів, він забезпечує життєдіяльність організмів, тісно зв'язаних з довкіллям.

Деякі клітини та одноклітинні організми володіють високою інтенсивністю обміну, другі, навпаки, мають настільки низький рівень обміну, що його часом важко виявити. Характер обміну речовин у різних видів живої матерії володіє специфічними властивостями.

Сезонним змінам інтенсивності обміну речовин особливо підвладні рослини, а також деякі тварини. У визначні періоди року при надмірному підвищенні або зниженні температури повітря або ґрунту, а також при відсутності або збитковості вологи життя завмирає. До такого стану рослини і тварини повинні бути підготовлені. Так, наприклад, навіть один із самих морозостійких організмів – береза, гине, якщо її заморозити влітку. Зниження інтенсивності обміну буває пов'язане із стадією розвитку. Так, у насіння рослин в період тривалого спокою життя практично замирає. Такий стан не буває нескінченним, тому насіння поступово втрачають свою прорість.

У процесі обміну речовин відрізняють дві сторони: асиміляцію і дисиміляцію. Асиміляція – це сукупність реакцій біологічного синтезу, використання, засвоєння клітиною різних речовин, вилучених із навколишнього середовища з вміщеною в них енергією, а також побудова та заміщення розщеплених складових частин клітинного тіла. Асиміляція означає уподібнення, її називають ще пластичним обміном, або метаболізмом. Усі реакції асиміляції здійснюються з поглинанням енергії (ендотермічні). За участю великої кількості ферментів в клітині із простих низькомолекулярних речовин утворюються складні високомолекулярні сполуки (нуклеїнові кислоти, полісахариди, білки, жири). Це відбувається в результаті перебігу кількох сотень послідовних хімічних реакцій, які відрізняються видовою та індивідуальною специфічністю, при чому кожний етап послідовних реакцій здійснюється за специфічним ферментом. Синтезовані речовини використовуються клітиною у процесах росту та побудови усіх структур.

Поряд з цим у клітинах відбувається розщеплення складних молекул із синтезованих у клітинах і тих, які надійшли ззовні з їжею. Розщеплення та окислення органічних сполук у клітині називають дисиміляцією або енергетичним обміном. Всі реакції енергетичного обміну відбуваються з виділенням енергії (екзотермічні).

При цьому утворюються сполуки, багаті енергією: АТФ, АДФ. Ці та подібні їм сполуки (мактоергічні) забезпечують різноманітні процеси життєдіяльності – біосинтез, переніс речовин крізь мембрану, виділення різних секретів та ін.

Хімічна енергія поживних речовин, які поступають в організм, міститься в ковалентних зв'язках між атомами у молекулах органічних сполук. Енергетичний обмін, його ще називають катаболізмом, взагалі підрозділяється на три етапи. Перший етап – підготовчий, його називають травленням. Здійснюється він, головним чином, поза клітиною на внутрішньоклітинних мембранах, де є відповідні ферменти. На цьому етапі великі молекули полімерів розщеплюються на мономери. При цьому виділяється невелика кількість енергії, яка розсіюється у вигляді теплоти. На другому етапі невеликі молекули підлягають подальшому розщепленню. Найбільш важливим є процес, який називають гліколіз. Це розщеплення молекул глюкози, супроводжується утворенням молекул АТФ. Гліколіз - процес анаеробний і називають його бродінням, тобто виділення енергії при відсутності кисню. Цей етап енергетичного обміну неповний. Третій етап катаболізму – повне або кисневе розщеплення. Він потребує наявності молекулярного кисню і називається диханням. Реакції кисневого розщеплення або окисного катаболізму здійснюються у спеціальних органоїдах клітини – мітохондріях. Основну роль у забезпеченні клітини енергією грає саме це аеробне дихання.

## **1.6 Типи живлення і форми розмноження живих організмів**

Типи живлення живих організмів формувалися у процесі історичного розвитку і кожний вид виробив власний, особливий, притаманний йому тип обміну речовин. Організми відрізняються по тому, яке джерело енергії (світлове або хімічне) та яке джерело вуглецю (органічне чи неорганічне) вони використовують. Існують два типи організмів за характером живлення і використання енергії – автотрофи і гетеротрофи.

Автотрофи – організми, які живляться неорганічними речовинами ґрунту, повітря, води і утворюють з них органічні речовини, з яких будують своє тіло. До автотрофів відносяться деякі бактерії та усі зелені рослини. Залежно від джерел енергії, які вони використовують для синтезу органічних сполук із неорганічного вуглецю, автотрофи поділяють на фототрофи і хемотрофи. Для фототрофів необхідна сонячна радіація і світло як джерело енергії для утворення органічних речовин із диоксиду вуглецю,

води і розчинених в ній мінеральних сполук. Хемотрофи утворюють органічні речовини із аміаку, сірководню, оксиду заліза та води за рахунок енергії екзотермічних реакцій окислення неорганічних речовин.

Основна група фототрофів – це всі зелені рослини, які містять хлорофіл. До хемотрофів відносяться нітрифікуючі бактерії, азотфіксатори, залізобактерії, сіркобактерії, водневі бактерії.

Гетеротрофи – організми, які нездатні синтезувати органічні сполуки із неорганічних навколишнього середовища. Вони використовують для синтезу власних органічних сполук вуглець у формі інших органічних речовин, заздалегідь синтезованих автотрофами. Це і є для них джерело енергії і будівельний матеріал. Серед гетеротрофів виділяють паразитів і сапрофітів. Паразити отримують готові органічні речовини від живих організмів, а сапрофіти використовують органічні речовини від мертвих організмів. Серед паразитів рослинного світу найбільш типові – повіліка, омела, заразиха та ін.

Особливу групу гетеротрофів складають симбіонти. Симбіозом називають будь-яку форму тісного взаємозв'язку між двома видами живих організмів, або взаємовигідне співіснування двох видів живих організмів. Найпоширенішими формами симбіозу є мікориза (гриби та корені вищих рослин) і лишайники (гриби і водорості). Оскільки тіло цих живих організмів складається із двох компонентів – автотрофного і гетеротрофного, то вони і мають два типи живлення.

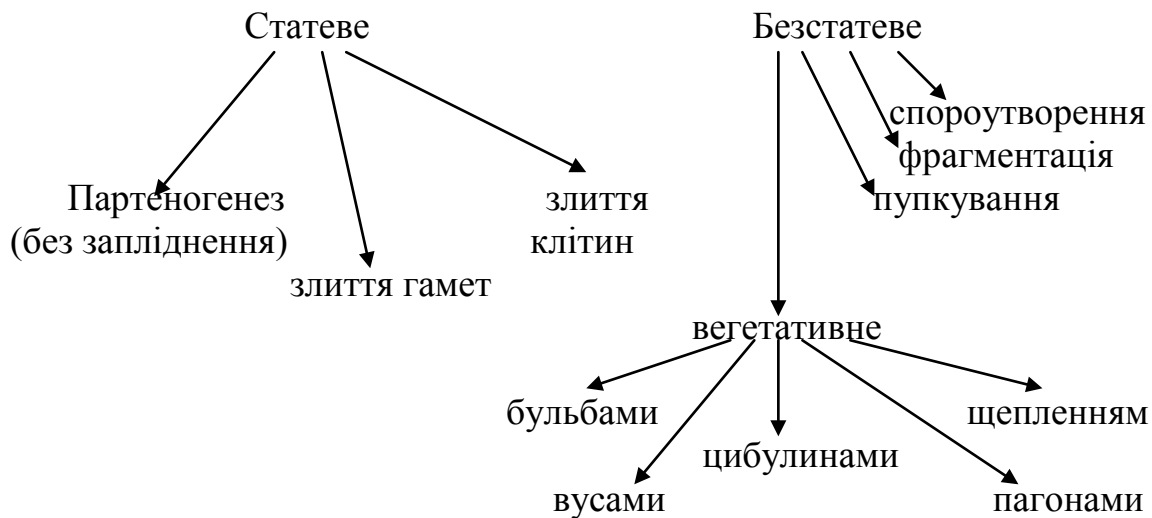
### **Форми розмноження живих організмів**

Розмноження – одна з основних властивостей живих організмів, що забезпечує безперервність і спадкоємність життя. Розмноження полягає у здатності живих істот у певний період життя відтворювати собі подібних для підтримання існування виду. В природі існує дві основні форми розмноження: статеве і безстатеве. Принципова відмінність між ними полягає у тому, що в разі безстатевого розмноження нащадки беруть початок лише від одної батьківської особини і утворюються вони із соматичних клітин.

При статевому розмноженні в утворенні нового організму беруть участь обидві батьківські особини (чоловіча та жіноча), бо з їх соматичних клітин формуються спеціалізовані клітини – гамети з гаплоїдним набором хромосом. При заплідненні або сингамії гамети зливаються, утворюючи диплоїдну зиготу, із якої у процесі розвитку і з'являється зрілий організм.

Форми розмноження багатоклітинних організмів можна подати такою схемою:





Безстатеве розмноження у формі спороутворення здійснюється завдяки утворенню спеціальних клітин – спор, з них і виникають нові організми. Спороутворення дуже поширене серед рослин і деяких тварин. Спори у водоростей, вищих спорових рослин, водяних рослин, грибів мають рухливі джгутики і називаються зооспорами. За сприятливих умов кожна спора дає одну особину. У вищих рослин є спеціальні органи – спорангії, в яких утворюють спори. Одноклітинний організм при несприятливих умовах перетворюється в спору або цисту, вкривається зверху слизовим чохлам, всі життєві функції його завмирають, він впадає в стан анабіозу. Так у квіткових рослин стан анабіозу входить в нормальний цикл життя. Насіння у висушеному стані зберігає схожість багато років. Спори мохів і папоротей та насіння злаків після висушування були піддані дії температури - 272°C і зберегли схожість.

Усі інші форми безстатевого розмноження – пупкування, фрагментація, вегетативне – не потребують утворення спеціалізованих клітин, з яких бере початок новий організм. У цих випадках розвиток починається із звичайних соматичних клітин. У вищих рослин вегетативне розмноження може здійснюватися частинами вегетативного тіла: коренем, стеблом, листям та різними їх метаморфозами (бульбами, цибулинами, вусами, бруньками, коренеплодами, коренебульбами та ін.).

При будь-яких формах безстатевого розмноження усі нащадки мають генотип, ідентичний материнському. Безстатеве розмноження приводить до збільшення чисельності особин даного виду, але ж не супроводжується підвищенням генетичного різноманіття всередині виду. Нові ознаки, які можуть виявитися корисними при зміні умов середовища, з'являються тільки внаслідок мутацій.

Поява статевого процесу в еволюції органічного світу дала колосальну генетичну перевагу порівняно з безстатевим розмноженням. При статевому відбувається комбінація генів, які раніше належала обом батькам. Оскільки в нормі рекомбінація кожної пари генів здійснюється у кожному поколінні,

то пристосувальні комбінації генів виникають частіше, ніж за рахунок відносно рідких мутацій. Різноманіття генотипів особин, складаючих вид забезпечує можливість більш успішного і швидкого пристосування виду до умов мешкання, які постійно змінюються, та до освоєння нових екологічних ниш.

Таблиця 1.1 Порівняння безстатевого і статевого розмноження

Безстатеве розмноження		Статеве розмноження	
1	Одна батьківська особина	1	Зазвичай дві батьківські Особини
2	Гамети не утворюються	2	Утворюються гаплоїдні гамети, ядра яких зливаються (запліднення), утворюється диплоїдна зигота
3	Мейоз відсутній	3	На визначній стадії життєвого циклу відбувається мейоз, що перешкоджає подвоєнню хромосом у кожному поколінні
4	Нащадки ідентичні батьківським особинам	4	Нащадки не ідентичні батькам. У них спостерігається генетична мінливість в результаті генетичної рекомбінації
5	Характерна для рослин, деяких нижчих тварин і мікроорганізмів. У тварин не зустрічається	5	Характерно для більшості рослин і тварин
6	Часто призводить до швидкого утворення великої кількості нащадків	6	Менш швидке збільшення чисельності нащадків

Статеве розмноження на відміну від безстатевого відбувається шляхом злиття двох спеціалізованих статевих клітин – яйцеклітини та сперматоозонів, які утворюються в статевих залозах. Невід’ємний процес статевого розмноження – сингамія, тобто запліднення, обов’язкове злиття двох статевих клітин, які походять від різних особин. Саме цей процес розмноження найкращим чином забезпечує генетичну різноманітність нащадків.

Отож, між статевими і безстатевим розмноженням існує принципова відмінність, яку можна подати таблицею 1.1

Знання про безстатеве та статеве розмноження використовується в практиці рослинництва і тваринництва.

### **1.7 Рослинні тканини, будова їх, функції, класифікація**

Рослинні організми можуть бути одно – і багатоклітинними. Тіло одноклітинної рослини складається лише з однієї клітини, яка і здійснює всі необхідні життєві функції та процеси (живлення, дихання, виділення, розмноження). Тіло багатоклітинної рослини складається із сукупності клітин, групи яких спеціалізуються на виконанні певних функцій. Такі спеціалізовані групи клітин у рослині утворюють тканини. Тканина – це сукупність клітин, що мають спільне походження, однакову форму і виконують одну і ту ж саму функцію.

У вищих рослин тканини утворюються внаслідок росту і поділу клітин. Окремі ділянки живих тканин здібні самостійно жити дуже довгий час у відтворених штучних умовах, а іноді відроджують і цілий організм. Окремі листи, мінімальні відрізки стебла за брунькою, шматочки кореню здібні відтворити цілі рослини. Більш того, одна єдина клітина (спора) може також відтворити цілу рослину. Не зважаючи на таку широку автономність клітин, рослину треба розглядати як ціле, у якому частина його, клітини або групи клітин, мають специфічні фізіологічні та біохімічні функції, підпорядковані цілісному, єдиному організму.

За утворенням тканин клітини первісно розташовується одна біля одної без яких-небудь видимих розривів. За деяким закругленням клітин у кутах утворюються порожнини, або міжклітинники, які мають на зрізах трикутну форму. Згодом можуть утворюватися міжклітинні порожнини та ходи, які порушують суцільне розташування клітин. Ці пропуски у суцільному розташуванні клітин тканини в одних випадках забезпечують газообмін та випаровування, в інших – ємність продуктів обміну речовин у рослині (смола, дубильних речовин та ін).

Всі тканини поділяють на дві групи: твірні (меристеми) та постійні (диференційовані). Усі постійні тканини виникають із твірних. Кожну з цих груп тканин поділяють на різні види.

**Твірні тканин**, меристеми, (від грец. меридзо – ділити, стема - тканина) є вихідними, початковими або ембріональними тканинами, із яких утворюються усі інші. За походженням відрізняють меристеми первинні та вторинні. Первинні меристеми виникають після запліднення у зародку насіння. Клітини їх невеликого розміру з тонкою целюлозною оболонкою і великим ядром і без вакуолі, які щільно прилягають одна до одної без міжклітинних просторів. Вони інтенсивно діляться шляхом мітозу. У дорослих рослин первинні меристеми зберігаються лише на самій верхівці стебла та поблизу від кінчика ростучого кореня. Останні клітини втрачають специфіку ембріональної тканини, перестають ділитися, видозмінюються і

перетворюються у інші, вже постійні тканини. Лише у однодольних рослин ембріональні клітини зберігаються у засаді між вузол стебла. Ці тендітні меристеми особливо добре помітні у злаків. У випадку вилягання хлібів такі клітини забезпечують підняття стебел. У дводольних та голонасінних рослин первинна меристема згодом замінюється вторинною меристемою. Вторинні меристеми виникли із інших тканин, вже постійних, які колись виникли із первинної меристеми. Такі вторинні меристеми носять назву – міжпучковий камбій, пробковий камбій, фелоген, перицикл.

За положення у рослині відрізняються меристеми верхівкові, бокові та уставні. Верхівкові (апикальні, арех - верхівка) меристеми у свою чергу поділяються на верхівкову меристему вегетативного пагону, верхівкову меристему квіткового пагону та верхівкову меристему кінчика ростучого кореня. Бокові меристеми (латеральні) виникають в окремих ділянках органу, обумовлюють розростання його завширшки і називаються камбієм. Уставні (інтеркалярні) меристеми бувають в окремих ділянках стебла або листа. Так у стеблах злакових рослин в нижній частині міжвузля знаходиться ця тканина, завдяки їй і росте стебло – соломину.

Травматичні меристеми можуть виникати у будь-якій ділянці тіла рослин, де була нанесена травма, із живих клітин різних паренхіматичних тканин.

Отож, клітини меристем володіють двома основними властивостями: інтенсивним діленням та диференціацією, тобто перетворенням у різноманітні гістологічні елементи інших тканин.

Постійні тканини або диференційовані діляться на п'ять груп: покривні, основні, механічні, провідні, видільні.

**Система покривних тканин.** Головне призначення покривних тканин – захист нижче розташованих тканин від дії на них отруйних газів, агресивних рідин, збудників хвороб, паразитів та від висихання. Залежно від часу і місця виникнення покривні тканини бувають трьох груп: епідерма, перидерма та кірка.

Епідерма за походженням первинна тканина, оскільки вона розвивається безпосередньо із первинної меристеми. Вона вкриває фотосинтезуючі органи рослин і молоді корені. Найчастіше має один шар живих, без хлоропластів, тісно притиснених одна до одної клітин. Характерною особливістю клітин епідерми є неоднакова товщина стінок. Звернені до зовнішнього середовища стінки товщі і часто вкриті товстим шаром кутикули. Клітини епідерми мають паренхимну форму. Клітинні оболонки целюлозні, здібні виділяти кутин, восковий наліт. Ці виділення і утворюють кутикулу. Вона розташовується безперервним шаром. Товщина кутикули і воскового нальоту у різних рослин неоднакова. Кутикула захищає органи від збиткового випарювання. Захисні властивості епідерми можуть підсилюватися виростами клітинної оболонки – волосками

(трихоми). Вони різноманітні за своєю будовою – прості, розгалужені, зірчасті. Окрім захисної функції вони виконують ще видільну.

Як правило, епідерма функціонує на рослині впродовж одного року, тобто одного вегетаційного періоду.

Особливістю будови епідерми є також наявність в ній продихів, через які відбуваються процеси обміну речовин із зовнішнім середовищем. Продихи – це наскрізна щілина, обмежена двома замикаючими клітинами частіше всього напівмісячної форми. Оболонки цих клітин потовщені нерівномірно. Частина стінки, що примикає до продихової щілини, значно товща. Клітини ці мають хлоропласти, які відсутні в інших клітинах епідерми. Як тільки сонячний промінь падає на поверхню зеленої рослини, в замикаючих клітинах відбувається фотосинтез. В результаті цього утворюється глюкоза. Концентрація клітинного соку замикаючих клітин різко зростає у порівнянні з концентрацією клітинного соку сусідніх клітин епідерми. В силу осмосу вода із них переходить у замикаючі клітини. При цьому тонка частина їх оболонки розтягується, а потовщена розтягнутися не може. Це приводить до збільшення кривини клітин та утворення щілини між ними. Так продихи відкриваються. З припиненням фотосинтезу вночі або в жаркий полудень концентрація соку в замикаючих клітинах та сусідніх клітинах епідерми зрівноважується за рахунок відтоку води із замикаючих клітин, і продихи закриваються. Продихи розташовані на обох боках листової пластинки, але переважно на нижній. У плаваючих листах водних рослин продихи розташовані тільки на верхньому боці.

Як правило, епідерма функціонує на рослині впродовж одного року. З часом, найчастіше під осінь, замість епідерми на стеблі утворюється вторинна покривна тканина – перидерма. Вона розвивається із вторинної меристеми – фелогену, який виникає з одного ряду клітин паренхіми, розташованої безпосередньо під епідермою, а іноді у більш глибоких шарах, або з клітин самої епідерми. Ці клітини починають ділитися паралельно поверхні стебла і відділяють дочірні клітини переважно у відцентрованому напрямку (фелеми) і значно менш у доцентрованому (фелодерма). Фелема (пробка) складається із правильних радіальних рядів щільно розташованих клітин, оболонки яких опробковіли тобто просякнуті суберином, внаслідок чого вміст клітин відмирає. Таким чином виникає комплекс, який складається із трьох шарів: фелеми (пробки), фелогену (пробкового камбію) і фелодерми (пробкової паренхіми). Цей комплекс називають перидермою.

Для газообміну та транспірації у перидермі є спеціальні утворення – сочевички. Це сукупність великих паренхимних більш-менш округлих клітин із значними міжклітинниками, по яким проходять водяна пара та газ. Сочевички частіше всього утворюються в тих місцях, де були розташовані ділянки епідерми з продихами. У пробкового дуба пробковий

камбій працює безперервно до 35 років. У цьому випадку відкладається величезний шар пробки, іноді до 25 см товщиною.

Кірка утворюється на зміну перидермі, тому її іноді називають третинною покривною тканиною. Типова кірка спостерігається у деревних рослин. Перидерма під натиском розростання стебла в товщину через 2-3 роки розривається, а в більш глибоких шарах кори закладаються нові ділянки фелогену, який дає початок новим шарам пробки. Ці шари пробки та шари мертвих клітин, замкнені між ними, ущільнюються, деформуються і утворюють кірку (блок різнорідних відмерлих тканин). Кірка володіє більш надійними захисними властивостями, ніж перидерма. Вона має ребристу форму, гладка – у платана.

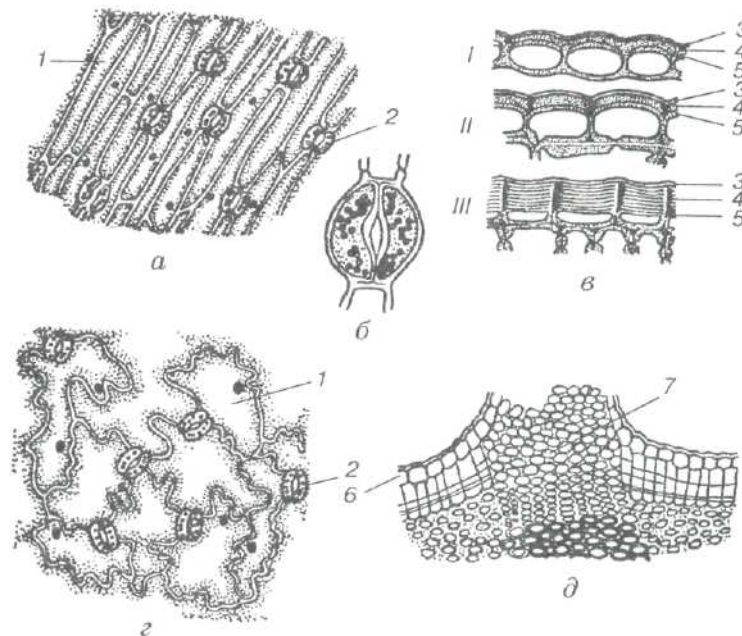


Рис.1.2 – Покривна тканина. а, г – епідерміс відповідно однодольної і дводольної рослини; б – продих у збільшеному вигляді; в – поперечний переріз шкірки листка гвоздики (I), стебла кактуса (II) і стебла клейнії (III); д – поперечний переріз через сочевичну; 1 – клітини епідермісу; 2 – продих; 3 – кутикула; 4 – шар кутинізованої оболонки; 5 – целюлозний шар оболонки; 6 – епідерміс; 7 – корок; 8 – вивпню вальна тканина

**Система механічних або арматурних тканин.** Механічні тканини у своїй сукупності складають каркас, який підтримує всі органи рослини, протидіє їх зламу або розриву. Ці тканини складаються із видовжених, прозенхимних клітин, мертвих з потовщеними оболонками. Але в листах,

плодах ці клітини паренхимної форми. Залежно від форми клітин, хімічного складу клітинних оболонок та способу їх потовщення, систему арматурних тканин поділяють на такі групи: коленхіма, склеренхіма, склереїди.

Коленхіма – це жива тканина, оболонки клітин її потовщуються нерівномірно і не дерев'яніють. За формою потовщення клітинних оболонок відрізняють пластинчасту та заутковану коленхіму.

Крім обов'язкових органел, старіші клітини містять також хлоропласти. Коленхіма, як ні одна інша арматурна тканина здібна розтягуватися і є опорою ростучих рослин. Але, головним чином, вона знаходиться в периферичних частинах первинної кори стебла, в черешках листя (у гарбузових рослин), в стеблових вузлах злаків і дуже рідко зустрічається в коренях. Клітини з коленхиматичними потовщеннями оболонок є у коренях буряка, капусти та ін. З луб'яних рослин коленхіма є в стеблах конопель, рамі, але ж у льону її немає. Оскільки вона частіше розташовується під шкіркою, то дуже заважає проникненню води всередину під час квашення (мацерції) стебел конопель; льон, який не має коленхіми, розмокає легше.

Пластинчата коленхіма характерна для листових черешків соняшника. Значний розвиток коленхіми часто призводить до утворення поздовжніх твердих виступів на стеблах, як у гарбуза та деяких представників родини маренових.

Склеренхіма – це найбільш широко розповсюджена механічна тканина вегетативних органів наземних рослин. Вона складається з прозенхимних клітин з рівномірно потовщеними оболонками, причому довжина клітин перевищує ширину іноді більш ніж у сто разів. Склеренхіма дуже міцна, її поділяють на луб'яні волокна (камбіформ) та деревинні волокна (лібриформ). Камбіформ міститься у корі або коровій частині стебла. Це зовнішня тканина, іноді її називають луб. Луб'яні волокна подані у масі основної тканини вегетативних органів у вигляді потягів або циліндрів, які являють собою луб'яні пучки. Пучки складаються з окремих луб'яних клітин, які називаються елементарним волокном. Ці клітини мають специфічну прозенхимну форму у кожного виду рослин. Іноді кінці такої клітини звужуються, але залишаються тупими, як у кропиви, або лопатою, як у рамі. У льону кінець луб'яної клітини має загострену форму, у конопель – він булавоподібний або гілчастий; у кенафу – зубчастий, а при незначному поперечнику луб'яні клітини мають різну довжину. В процесі росту в луб'яній клітині відмирає протопласт і дуже потовщується клітинна оболонка. Порожнина клітини зводиться до вузького каналу, який у загострених кінцях волоконцець може зовсім зникнути. Чим менший просвіт каналу, тим важче волокно і менша його злипаємість. Об'єднуючись один з одним, за довжиною, луб'яні клітини утворюють луб'яний пучок, який називається технічним

волокон. Клітини тут щільно з'єднуються в луб'яні пучки завдяки великій площі зчеплення. У луб'яних волокон клітинні оболонки частіше здерев'янілі, але ж у деяких рослин можуть залишатися нездерев'янілими і тоді створюють міцність стебла на вигин.

Деревинні волокна (лібриформ) мають завжди здерев'янілі клітинні оболонки. Ці тканини зустрічаються в деревині, тобто в центральній частині стебла рослини. Лібриформ забезпечує міцність стовбура на розрив. Деревина, у якій дуже розвинутий лібриформ, володіє виключною твердістю, міцністю та величезною щільністю, як у граба, кизила, каштана. Крім звичного у деревині мертвого лібриформу, протопласт якого відмирає в ранньому віці, існують і живі клітини лібриформу з тонкими, але ж нездерев'янілими оболонками та живим протопластом. В цих клітинах відкладаються запасні поживні речовини у вигляді крохмалю та олії.

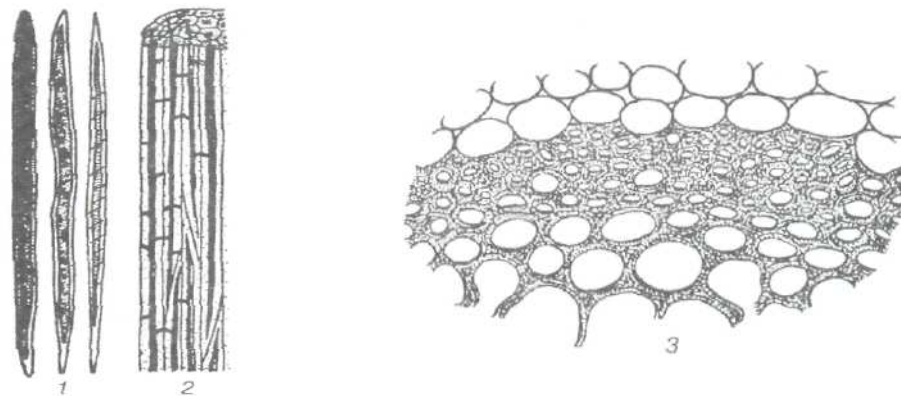


Рис.1.3 – Механічна тканина: 1 – деревні волокна; 2 – група луб'яних волокон; 3 – склеренхіма

Склереїди – це звичайні паренхимні клітини з дуже товстими, але ж рівномірно потовщеними стінками, з незначним просвітом у центрі. Це мертві здерев'янілі клітини. Вони широко розповсюджені в стеблах, твердих оболонках плодів, у насінні багатьох рослин. Твердість кісточок у плодах абрикоса, сливи, вишні, персика, або шкарлупа у горіха, жорстка м'якість деяких сортів груш, айви зумовлена присутністю склереїд. Звісно, що плоди та насіння можуть пролежати у ґрунті з непорушеним покривом десятки та сотні років. Плоди тропічних дерев роками переносяться морськими течіями і морська вода дуже повільно руйнує склеренхіму та склереїди. Відомі ще „опорні” клітини як різновидність кам'янистих клітин. Це поодинокі, розгалужені клітини з потовщеними



здерев'янілими стінками та великою порожниною без живого вмісту. Вони закріплюють пластинки листя чаю, камелії та інших рослин.

**Основні або паренхимні тканини.** Клітини основних тканин за формулою наближаються до багатокутника. У типових випадках в цих тканинах добре розвинуті міжклітинники. Класифікація основних тканин базується на місцезположенні та виконуваних функціях. На цій основі серед них виділяють чотири групи:

1) Асиміляційна або хлорофілоносна паренхима, найбільш типово подана у листях або зелених асиміляційних стеблах. Її ще називають хлоренхима. Клітини її вміщують хлоропласти і виконують функцію фотосинтезу.

2) Запасаюча паренхіма, розвинута переважно в осьових органах рослин – стеблах та у корінні, а також в органах репродуктивного та вегетативного розмноження – насінні, плодах, бульбах, цибулинах і т.д. До запасуючих тканин можна віднести водозапасаючу тканину рослин посушливих місць мешкання, наприклад, кактусів, алое.

3) Поглинаюча паренхима найбільш типово подана у всмоктувальній зоні кореня шаром клітин з корневими волосками (епіблемою).

4) Аеренхима відрізняється від усіх попередніх тканин величезними міжклітинниками, з'єднаними між собою в одну вентиляційну мережу. Ця тканина найкраще розвинута у підводних органах рослин та у повітряному та дихальному корінні.

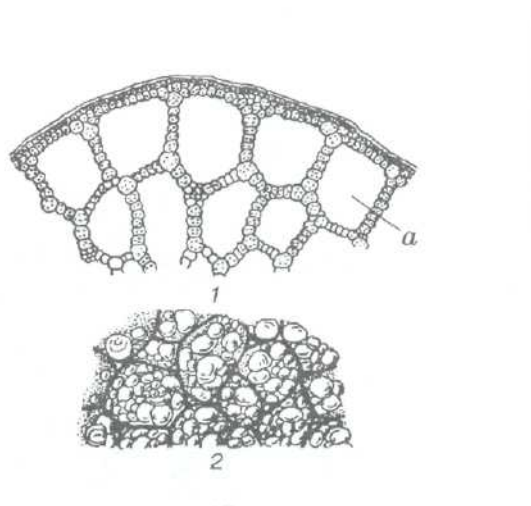


Рис.1.4 – Основна тканина: 1 – аеренхіма стебла водяної рослини з великими міжклітинниками (а); 2 – запаслива паренхіма бульби з крохмалем

**Система провідних та видільних тканин.** Провідна система у процесі розвитку рослинного світу з'явилася не зразу у тому вигляді, в якому вона спостерігається зараз у судинних рослин. Простіше організовані нижчі рослини, вони зовсім не мають провідних елементів. Тільки у деяких водоростей (бурих) з'являються найпростіші провідні пучки. У насінних рослин виняток становлять деякі водні рослини, де ця система редукована.

Судинна зелена рослина здійснює асиміляцію на обох своїх полюсах: на верхньому полюсі (крона) відбувається повітряне живлення – фотосинтез; на нижньому полюсі (коріння) – ґрунтове живлення, тобто поглинання кореневою системою із ґрунту води та розчинених в ній мінеральних солей. Відповідно до цього розрізняють два основних шляхи, за якими йде транзит речовин: перший – це шлях, за яким вода і мінеральні солі, асимільовані коренем підіймаються по стеблу до листя – східний потік; другий – це шлях, за яким органічні речовини з листя направляються до усіх органів рослини, де вони йдуть на живлення або відкладаються у запас. Це низхідний потік. Східний потік проходить по особливих гістологічних елементах: трахеях (судинах) та трахеїдах. Трахеї утворюються із вертикального ряду клітин, у яких руйнуються поперечні перетинки. В одних випадках вони руйнуються повністю, тоді утворюється один значний наскрізний отвір, який назвали простою перфорацією. В інших випадках оболонка клітини повністю не руйнується, а несе декілька перфорацій. Такі трахеї характеризують примітивну організацію.

Трахеїди – це одноклітинні утворення, у типових випадках веретеноподібної форми з загостреними кінцями. Довжина трахеїд у середньому біля 1 мм, нерідко вони більші. За своєю структурою трахеїди мають багато спільного з трахеями. Також, як трахеї вони є мертвими елементами з здерев'янілими і часто нерівномірно потовщеними оболонками у вигляді кілець, спіралей, мереж. Трахеї і трахеїди виконують і механічну функцію, або надають міцність рослині. Вони функціонують декілька років підряд, поки не відбувається закупорка їх навколишніми живими клітинами основної паренхіми.

Ситовидні трубки – видовжені, живі клітини, що сполучаються між собою за допомогою перетинок з великою кількістю пор і нагадують сито. Повздовжні стінки ситовидних трубок потовщуються, але залишаються целюлозними і не дерев'яніють. Цитоплазма клітин зберігається, а ядро руйнується на самому початку формування трубок. Крізь поперечні отвори між клітинами тягнуться плазмодесми. Поряд із ситовидними трубками розміщені супровідні клітини – клітини супутники. Вони заповнені цитоплазмою. Ядро велике. Функціональне значення їх полягає в тому, що в них утворюються ферменти, значна кількість АТФ та інші активні речовини, які мають велике значення в процесі обміну речовин і транспорту органічних сполук по ситовидним трубкам. Клітини-супутники властиві не всім рослинам. Їх немає у флоемі голонасінних та вищих спорових рослин.

Ситовидні трубки функціонують один вегетаційний період. Восени пори ситовидних пластинок закупорюються і на них утворюється мозолисте тіло, яке складається з особливої речовини – каллези. У деяких рослин, як у липи, мозолисте тіло розсмоктується і ситовидні трубки відновлюють свою діяльність. Однак у більшості випадків вони відмирають і замінюються новими ситовидними трубками. Живі трубки протистоять тиску сусідніх тканин завдяки тургору своїх клітин, а після відмирання сплющуються, розсмоктуються. Пересування органічних речовин йде дуже повільно.

За інтенсивним фотосинтезом органічні речовини із ситовидних трубок поступають у клітини-супутниці і накопичуються. Після припинення фотосинтезу органічні речовини транспортуються із клітин-супутниць.

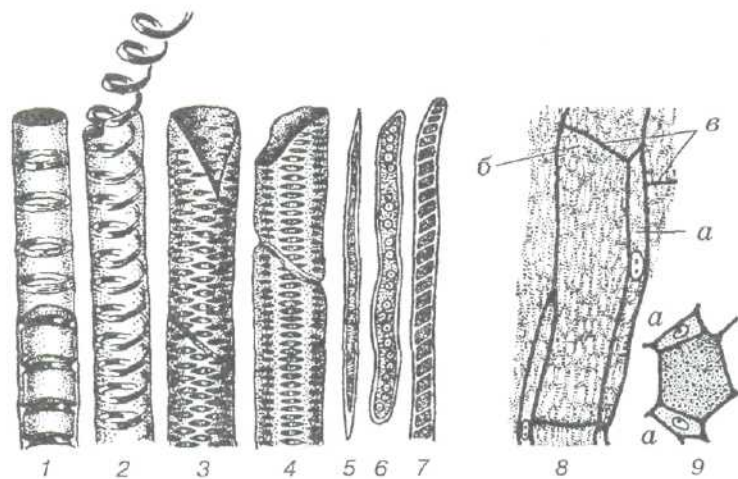


Рис.1.5 – Провідна тканина: 1-4 – судини; 5-7 – трахеїди. Ситоподібні трубки в повздовжньому (8) і поперечному (9) розрізі; а – клітини-супутники; б – поперечна перетинка ситоподібної трубки; в – пори

**Провідні пучки.** Ситовидні трубки, трахеї, трахеїди розташовані у тілі рослин не безладно, а зібрані в особливі комплексні групи – провідні пучки. Провідні пучки являють собою комплекс трьох тканин: провідної, механічної та основної, кожна з яких виконує присутню їй функцію. Провідні пучки пронизують у вигляді тонких тяжів усі органи рослин і закінчуються у листі, де їх називають жилками.

Провідний пучок, як правило, складається з двох частин – флоєми або луба та ксилеми або деревини. Перша звернена до поверхні органу, а ксилема – до центру. До складу флоєми входять ситовидні трубки з клітинами супутницями (провідна тканина), луб'яні волокна (механічна тканина) та луб'яна паренхіма (основна тканина). Ксилема складається із трахеїд (провідна тканина), деревинних волокон або лібриформу (механічна

тканина) і деревинної паренхіми (основна тканина). Внаслідок цього провідні пучки називають судинно-волокнистими. Залежно від наявності або відсутності камбію між флоемою і ксилемою відрізняють пучки відкриті та закриті. У відкритих пучках між флоемою і ксилемою є меристематична тканина – камбій. Завдяки його діяльності утворюються нові елементи ксилеми та флоеми, внаслідок чого пучок розростається. При цьому потовщується і орган рослини. Відкриті пучки властиві дводольним рослинам та голонасінним. У закритих пучках між флоемою та ксилемою камбію немає і розростання пучків не відбувається. Закриті пучки у однодольних рослин і, як виключення, у деяких дводольних, у яких камбій дуже рано перестає функціонувати. Залежно від взаємного розташування флоеми та ксилеми відрізняють чотири групи судинно-волокнистих пучків:

1) колатеральні, де флоема та ксилема розташовані бік о бік і зовнішня частина пучка (до периферії органу) подана флоемою, а внутрішня – ксилемою;

2) біколateralні, де флоема прилягає до ксилеми з обох боків, одна ділянка флоеми (зовнішня) більш потужна, а друга – слабозвинута; характерно для Гарбузових та Пасльонових;

3) концентричні пучки зустрічаються відносно рідко і бувають двох видів: у них флоема оточує ксилему, або навпаки; такі пучки, як правило, зустрічаються у кореневищах;

4) радіальні пучки – це такі, у яких ксилема і флоема чергуються, розташовуючись на різних радіусах органу; частіше всього бувають у коренях і завжди закриті.

В останні роки до провідних тканин відносяться молочні судини, які містять клітинний сік особливого складу. Його називають молочним соком або латексом. Особливо широко розповсюджені молочні судини у видів родини Айстрових, Макових, Молочайних. Молочники утворені однією або декількома живими клітинами, у яких є целюозна оболонка, „постінний” шар цитоплазми, ядро, лейкопласти і велика центральна вакуоля з молочним соком. Вона займає майже всю порожнину клітини. Молочники бувають членисті та нечленисті. Система молочників може виконувати різноманітні функції: провідну, запасуючу, видільну. Провідна функція здійснюється тоді, коли молочники з’єднують центри вироблення органічних речовин, наприклад, листя з центрами їх споживання. Про видільну та запасуючу функції можна судити на основі складу молочного соку – латексу. В багатьох рослинах він вміщує не тільки кінцеві продукти обміну речовин, але й типові запасні поживні речовини, іноді навіть ферменти. У різних природних груп рослин цей сік має різний склад. У одних він містить гіркі та отруйні речовини, у інших за складом нагадує коров’яче молоко (коров’яче дерево південної Америки). Запасні речовини у вигляді крохмалю містить молочай, білкові запасні речовини знаходяться

в латексі фікусу, вуглеводи – у цикорію, жири та ферменти – у динному дереві та ін.

Із екстракторних речовин цей сік може мати каучук, таніди, алкалоїди, солі калію та кальцію. За фізичним станом латекс уявляє з себе емульсію різного забарвлення: білу або рожеву, червону.

**Видільні тканини** слугують для накопичення та виділення кінцевих продуктів обміну речовин (катаболітів), які не приймають участь у подальшому метаболізмі. Іноді ці речовини шкідливі для рослин. Накопичення їх може відбуватися як у порожнині самої клітини, так і в міжклітинниках. Елементи видільних тканин дуже різноманітні: спеціалізовані клітини, канали, залози, волоски. Сукупність цих елементів і є видільна система рослин. Відрізняють видільні тканини внутрішньої секреції та видільні тканини зовнішньої секреції. До перших відносяться умістище продуктів виділення таких, як ефірні масла, смоли, дубільні речовини, каучук, але ж у деяких рослин смоли можуть виділятися й назовні. В місткостях частіше накопичуються ефірні масла і розташовуються вони серед клітин основної паренхіми, недалеко від поверхні органу. За своїм походженням вони поділяються на схизогенні та лізогенні місткості.

**Схизогенні** виникають внаслідок скупчення речовин у міжклітинниках та подальшого роз'єднання та відмирання сусідніх клітин. Утворюються каналоподібні видільні ходи, які містять ефірні масла. Це характерно для плодів таких рослин, як кріп, коріандр, аніс та ін. Прикладом місткостей схизогенного походження можуть служити і смоляні ходи в листі та стеблах хвойних рослин.

**Лізогенні** місткості виникають внаслідок накопичення продукту виділення всередині клітини, після чого відбувається розчинення клітинних оболонок (лізис). Широко відомі лізогенні місткості ефірних масел в плодах та в листах цитрусових.

Видільні тканини зовнішньої секреції менш різноманітні. Із них найбільш розповсюджені залозові волоски та залози. Залозові волоски - це утворення клітин епідерми, в яких накопичуються та виділяються із тіла у зовнішнє середовище різноманітні екстракторні речовини у газоподібному, рідинному та твердому стані, тому їх можна назвати видільними волосками. За своєю будовою вони дуже різноманітні, але зберігають морфологічну постійність для кожної групи рослин. Особливу, більш складну структуру і призначення мають залозові волоски комахоїдних рослин.

До видільної системи можна віднести нектарники. Це ті ж самі залози, тільки вони виділяють вуглеводи на поверхню органу. Такі сахаристі виділення нектарників квітки привертають комах – запилювачів.

Залози, які виділяють воду, мають назву гідатод. Це водяні продиhi. Місце їх скупчення – край листа, переважно верхівка зубчику. Гідатоди – найактивніший орган виділення. В деяких випадках один лист виділяє за

хвилину до 180 крапель. Такою енергією виділення характеризується, наприклад, Колозія кувшинолиста (вологі тропіки). Однак, гідатоци відносять до видільної системи лише формально, оскільки продуктами виділення служить вода, а не кінцеві продукти обміну. Процес виділення води у краплинному стані називається гутацією.

До групи рослинних продуктів виділення, які широко використовуються у промисловості, відносяться бальзами, смоли, ефірні масла. Ефірні масла – це група ароматичних летючих рідин (іноді у кристалічному вигляді). Вони містять різноманітні терпени, спирти, альдегіди, феноли та ін. Їх значення для самих рослин дуже велике, так як вони привертають комах-запилювачів, чим сприяють перехресному запилюванню, а також захищають рослини від з'їдання їх тваринами; до того ж більшість їх володіє властивостями фітонцидів. Ароматичні масла специфічні для кожного виду рослин. Запах троянди, фіалки, резеди, лаванди неможливо сплутати. Разом з тим одне і те ж саме ефірне масло може бути властивим різним рослинам із різних родин. Так, наприклад, евгенол (компонент гвоздичного масла) утворюється у тропічного гвоздичного дерева, у алтайської трави – канюри, у африканського трав'янистого базилика, у субтропічної камелії.

Ефірні масла накопичуються в різних частинах рослин: у коренях колгорії; у кореневищах ірису; в стеблах та листях м'яти, базилику, лаванда, евкалипту; у волосках герані; у приоцвітині мускатного шалфею; в пелюстках троянди; у плодах цитрусових, жасмину; у весняних бруньках тополі; у насінні анісу, коріандру, тміну і ін.

Ефірні масла широко застосовуються у техніці, медицині, парфумерній, косметичній, кондитерській, фармацевтичній та інших галузях промисловості. У великій кількості вони використовуються для виготовлення горілчаних виробів, лікерів; у керамічному ділі застосовується лавандове масло для розчинення „золота” і нанесення його на фарфор, після чого за обпаленням масло звітрюється, а „золото” залишається. Ще їх використовують як розчинники смол для виготовлення лаків; у медицині для виготовлення ліків та закріплюючих засобів. Ефірні масла відрізняються властивістю при зіткненні з повітрям затверджуватися, перетворюючись у смоли. Суміші смол з ефірним маслом, які мають вигляд сиропоподібної рідини з характерним запахом, називають бальзамами. Один з видів є живиця, яка міститься в стеблах хвойних дерев. Бальзами при пораненні дерев витікають назовні і тверднуть, перетворюючись у смоли. В цьому біологічна роль їх, вони закривають рану. Головнішим продуктом бальзамів хвойних дерев є терпенове масло або скипидар. Народна медицина багато віків застосовувала бальзами для лікування ран людини, бо вони володіють антисептичними властивостями, пригнічують гноєрідні мікроби. Знаменитий перувіанський бальзам добувають із живиці тропічного дерева *Myroxylon balsamum* (Сальвадор). До копальних смол

відносять янтар, який виник із напливів на стволах вимерлої сосни (*Picea succinifera*).

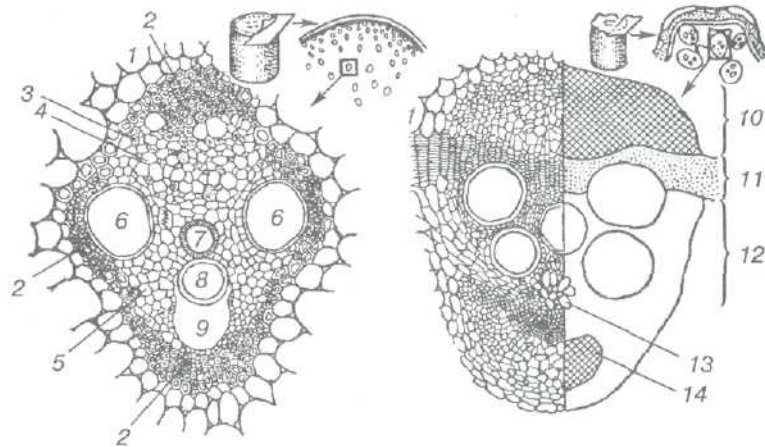


Рис.1.6 – Судинно-волокнисті пучки (поперечний переріз): а – закритий стебла кукурудзи; б – відкритий стебла гарбуза (ліворуч – детальний малюнок, праворуч - схематичний); 1 – тонкостінна основна паренхіма стебла; 2 – склеренхіма; 3 – клітини-супутники; 4 – ситоподібні трубки; 5 – деревна паренхіма; 6-8 – судини; 9 – порожнина; 10 – зовнішня флоема; 11 – камбій; 12 – вторинна, 13 – первинна ксилема; 14 – внутрішня флоема

## 1.8 Вегетативні органи, їх будова та функції

Вегетативний орган – це складний організм, жива істота, життєдіяльність якої нерозривно пов’язана з довкіллям. У більшості рослин організм розділений на окремі частини, які називаються органами. Кожен орган виконує певні, властиві тільки йому, функції. В той же час усі органи у своїй діяльності взаємозв’язані і тим самим забезпечують єдність рослинного організму. В залежності від функцій рослинні органи об’єднують у дві великі групи: вегетативні та репродуктивні. Вегетативні органи – це корінь, стебло, листя та їх видозміни. За їх допомогою здійснюються процеси живлення (грунтове та повітряне), ріст та вегетативне розмноження. Репродуктивні або генеративні органи – це квітка, суцвіття, плоди, насіння. У репродуктивних органів основна функція – це функція статевого розмноження.

Тіло всілякої вищої рослини складається, як правило, із головної осі, яка несе на собі бічні придатки. У головної осі рослини відзначають дві частини, які різняться за структурою та функціями: наземна – стебло і

підземна – корінь. Корінь та стебло – це осьові органи. До бічних придатків відносяться листя, шпичаки, волоски та ін.

Історично органи рослини з'явилися не всі зразу. Спочатку виникло стебло, потім листя і в останню чергу корінь. За мірою ускладнення рослинних організмів та виходу їх із води на сушу виникла необхідність закріплення у ґрунті. У деяких водоростей та мохів роль органів, які прикріплюють їх тіло до субстрату, виконують одноклітинні або багатоклітинні волоски – ризоїди. А вже у плаунів, хвощів, папоротей виникло додаткове коріння, яке відходить від стебла. Воно все було однакове. Головний корінь, який утворюється із зародкового кореня насіння, з'явився у природі багато мільйонів років тому від початку існування рослинних організмів. Вперше він виник у голонасінних рослин, але є характерним і для багатьох покритонасінних. Якщо головний корінь відрізняється від інших за своїм розміром, то його називають стрижневим. Находячись у ґрунті, коріння менш підлягає впливу довкілля, ніж стебло, тому воно більш стійке у збереженні специфічних рис, які склалися за тривалий проміжок часу.

### **Корінь, його будова і функції**

Отож, корінь – вегетативний орган, головні функції якого – закріплювати рослину у ґрунті і поглинати із нього воду з мінеральними солями. Він також може бути місцем запасу поживних речовин і служити для вегетативного розмноження.

Коріння різних рослин проникають на різну глибину. Так, коріння пшениці, вівсу досягають глибини ґрунту до 100-150 см; кукурудзи – 250 см, люцерни – до 10 м, дикого кавуна колоцинта – до 15 м. Корінь, як орган, що „риє землю”, має важливе значення в утворенні структури ґрунту, у забезпеченні ґрунту повітрям (аерація).

Коріння дуже різноманітне, як за способом розгалуження, так і за формою, походженням та екологічним типом. Залежно від походження відрізняють головний корінь, додаткове та бокове коріння. Головний корінь завжди виникає із зародкового корінця насіння. Додаткове або адекватне коріння бере початок від будь-яких інших органів рослини – стебла, листа, бульби, цибулини, пагона. Від головного та додаткового коріння виникають або відходять бічні корені першого порядку, від них корені другого порядку і т.д. Форми коренів виключно різноманітні: шнуркоподібні, веретеноподібні, бульбовидні, ріповидні, батігоподібні і ін.

У відношенні до субстрату, в якому коріння розміщується, відрізняють чотири екологічних типи коренів: підземні, водяні (плавучі), повітряні та гаусторії (присмоктувальники рослин - паразитів). Однією із загальних біологічних властивостей коренів, як і стебел, є розгалуження, внаслідок чого дуже збільшується загальна поверхня коренів і утворюється коренева



система. Існують три типи кореневих систем. Перший – система головного кореня або стрижнева. Вона розвивається із корінця зародка і складається із головного (ось I-го порядку) та бічних коренів різних порядків. Такий тип кореневої системи характерний для більшості дводольних рослин (родина Бобові). Другий - система додаткових коренів або мичкувата, може розвиватися із будь-якої частини стебла або листа. Вони також розгалужуються, утворюючи бічні корені. Система додаткових коренів розвивається частіше у однодольних рослин, наприклад, у родин Злаки, Осоки, Лілейні та ін.

Третій – змішана коренева система, коли розвинуті і водночас функціонують обидві попередні(сіянці суниці, полуниці).

Розміри кореневої системи залежать як від життєвої форми рослини, та і від зовнішніх умов. У водних та болотних рослин коренева система розвинута слабо. Рослини посушливих місць мешкання, наприклад, степових або пустельних, розвивають дуже потужну кореневу систему.

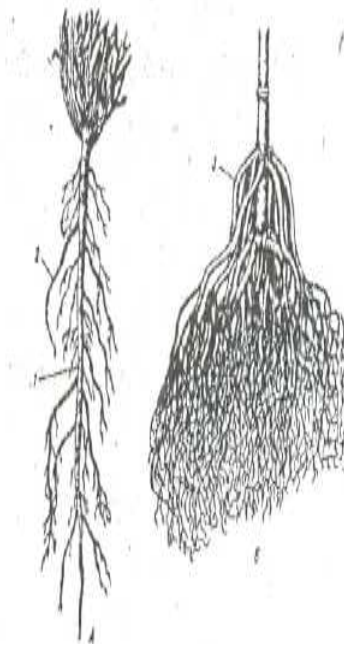


Рис.1.7 – Типи кореневої системи: А – стрижнева, Б – мочкова та: 1 – головний корінь, 2 – бокові коріння, 3 – додаткові коріння

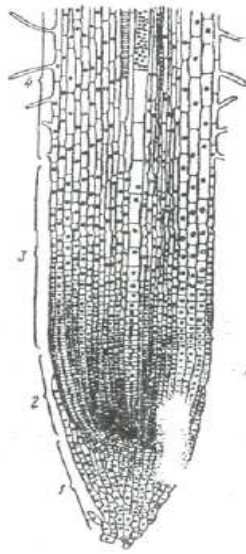


Рис.1.8 – Схема будови кінчика кореня: 1 – кореневий чохлак, 2 – зона ділення, 3 – зона розтягування, 4 – зона корневих волосків

**Мікроскопічна будова кореня.** Корінь на всьому протязі має неоднакову будову. Він складається з чотирьох ділянок або зон, які відрізняються анатомічною будовою та виконують різні фізіологічні функції. Це: 1) зона клітин, що злущуються, або кореневий чохлак; 2) зона росту та розтягнення; 3) зона корневих волосків або всмоктування; 4) зона розгалуження.

Кореневий чохлак покриває наймолодші і діяльні клітини первинної меристеми, розташовані на кінчику кореня. На різницю від конусу наростання стебла верхівкова меристема кореню утворює нові клітини у двох напрямках – донизу від кінчика кореня і всередину від нього. Із зовнішніх клітин формується кореневий чохлак, який захищає ніжну утворювальну тканину від пошкоджень при упродовженні у ґрунт.

Клітини чохлака часто містять крохмальні зерна і володіють високим тургором, а також здібні ослизнятися, завдяки чому вони розсовують частинки ґрунту і цим сприяють просуненню кореня. Клітини кореневого чохлака легко відстають одна від одної внаслідок руйнування міжклітинної речовини та злущуються під впливом механічних факторів. Чохлик постійно наростає за рахунок верхівкової меристеми кореня.

Зона росту і розмноження поділяється на підзону ділення клітин та підзону розтягнення їх. Конус наростання заповнений більш, менш однорідними меристематичними клітинами. Вони з тонкими оболонками, великими ядрами, позбавлені міжклітинників, але ж в них з часом з'являються вакуолі. Добовий приріст коренів навіть у різних сортів хлібних злаків неоднаковий. У одних сортів він складає 2 см, у інших – 6,5 см. Загальна довжина зони росту та розтягнення не перевищує 1-1,5 см.

Основна функція клітин цієї зони – це безперервний поділ клітин за мітозом і подальший ріст їх .

Зона кореневих волосків або поглинання невелика за своєю довжиною, всього 1,5-2 см. Поверхневі клітини цієї зони утворюють особливі вирости – кореневі волоски, які поглинають із ґрунту розчини мінеральних солей, а також своїми виділеннями розчиняють у ґрунті деякі хімічні сполуки, наприклад, фосфорнокислі. У випадку відсутності кореневих волосків поглинання ґрунтового розчину йде безпосередньо клітинами поглинаючої або всмоктувальної зони (у цитрусових), а частіше це відбувається за допомогою міцелію грибів (мікоризи). Відсутні кореневі волоски у водних та водно-болотних рослин (калюжниця, лотос, латаття).

Довжина одного кореневого волоска у середньому біля 1 мм. На одному квадратному метрі ділянки поглинаючої зони кореня кукурудзи знаходиться біля 1900 кореневих волосків. Загальна поверхня всмоктування коренів озимої пшениці складає біля 4,2 м<sup>2</sup>, що у 130 разів перевищує поверхню надземних органів.

Загальна довжина кореневих волосків однієї рослини нерідко досягає 3-4 км, а у гарбуза – 25 км. Кореневі волоски функціонують недовго, всього 10-20 днів і відмирають. Замість них формуються нові волоски із первинної меристеми конусу наростання. Таким чином, ця зона увесь час займає однакові за довжиною ділянки, майже на одній і тій же відстані від кінчика кореня. У деяких Айстрових, а також Цезальпінієвих кореневі волоски здерев'яніють і функціонують до двох років.

Зона розгалуження розташована слідом за поглинаючою зоною. Вона вкрита зверху перидермою. Побурілі ділянки коренів складають більшу частину їх протяжності і кореневі волоски тут відсутні.

**Основні видозміни кореня.** Більшість рослин, пристосовуючись до різних умов існування, помітно змінили свій вигляд. Видозміна, пов'язана з розростанням вторинних елементів (деревини та луб'яної паренхіми) у зв'язку з відкладанням в них запасних поживних речовин, призвела до утворення запасуючого коріння. За походженням та за зовнішньою будовою відрізняють два типи накопичуваного коріння: м'ясисте коріння або коренеплоди та кореневі бульби. Різниця між ними в тому, де відбувається накопичення великої кількості поживних речовин. В одних вона накопичується у ксилемній паренхимі, а в інших – у флоемній.

Потовщені в результаті відкладання поживних речовин головні корені називають **коренеплодами** (буряк, морква, турнепс, петрушка, брюква). Потовщення додаткових коренів (ятришник, жоржина) називаються **кореневими бульбами**. На різницю від коренеплодів кореневі бульби виникають не на головній осі, а на бічному та додатковому корінні. Кореневі бульби або кореневі шишки за формою нагадують бульби картоплі, але відрізняються від них відсутністю вічків – бруньок на потовщеній частині.

У тропічних мангрових рослин розвивається дихальне і ходульне коріння. Ходульні формуються на наземних пагонах, закріплюються у ґрунті і міцно утримують рослину. Часто вони напівзанурені у мул приморських низинних місць, добре видні при відливах. **Дихальне** коріння виникає у рослин тропічних болотних місць, в умовах збиткового зволоження при нестачі кисню. Тому і утворюється бічне дихальне коріння, яке росте із ґрунту вверх і одержує повітря через сочевички.

**Повітряне коріння** є у багатьох тропічних рослин. Це спеціальне додаткове коріння, яке за допомогою особливої поверхневої тканини поглинає воду із водяного пару та атмосферних опадів. Воно утворюється на гілках тропічних рослин і росте зверху вниз, досягаючи земні. При цьому воно дуже потовщується у деяких місцях і служить опорою та органом живлення. Утворюється воно також у епіфітів, які ростуть на стовбурах інших рослин, але ж епіфіти не паразити, оскільки живляться самостійно із зовнішнього середовища. Прикладом можуть бути орхідеї (родина Зозуленцевих).

**Коріння-присмоктувачі** або причепки – видозмінене повітряне коріння у рослин-паразитів (повитиця), напівпаразитів (омела). У витких і лазячих рослин формуються чіпки повітряні корені, а також вони утворюються у тропічних рослин з тонкими довгими стеблами. У рослин-паразитів присмоктувачі проникають всередину рослини-хазяїна та висмоктують із неї поживні речовини, від чого хазяїн гине.

**Кореневі паростки.** У багатьох рослин на корінні утворюються додаткові бруньки, із яких розвиваються наземні пагони. Їх називають кореневими паростками (бузок, жовта акація, вишня, слива, осот, молочай та ін.).

**Мікориза.** Ґрунтове живлення багатьох рослин здійснюється за допомогою гіф грибів (явище симбіозу). За їх численного розвитку на коренях виникає комплексний корінь – грибокорінь або мікориза. Розділяють мікоризу ендотрофну та ектотрофну. За ектотрофною – гіфи грибів охоплюють корінь зовні, частково проходять у міжклітинники, і замінюють йому кореневі волоски (дуб, береза, бук, сосна, тверда пшениця, просо, льон-кудряш). За ендотрофною гіфи грибів проникають всередину клітини. Припускають, що гриби-симбіонти виробляють ферменти, які розчиняють запасні речовини клітини та органічні речовини ґрунту. Це підвищує здібність клітин коренів поглинати мінеральні речовини із ґрунту та робити доступними елементи живлення, замкнені в його органічних сполуках.

**Бактеріориза.** Корені близько 90% квіткових рослин вступають у симбіоз з бактеріями, утворюючи бактеріоризу. Мікроорганізми входять до складу ризосфери – ґрунтового шару завтовшки 2-3 мм, що прилягає до коренів рослин. Скупчення великої кількості бактерій у ризосфері пов'язане з виділенням коренями речовин, якими живляться ці мікроорганізми. Дуже

широко поширений симбіоз бульбочкових бактерій з коренями бобових рослин. У корковій паренхімі кореня бобових рослин оселяються ґрунтові бактерії – *Rhizobium leguminoza*. Вони живляться органічними речовинами бобової рослини. Впровадження їх у корінь викликає непомірне (гіпертрофічне) розростання коркової паренхіми у вигляді пухлин – бульбочок. Бульбочкові бактерії мають здатність в цих умовах фіксувати атмосферний азот і перетворювати його в азотисті органічні сполуки, які при мінералізації використовуються рослинами. Тут явний симбіоз, бо бактерії беруть у рослини вуглеводи, а дають їм азотисті мінеральні сполуки.

**Стебло і пагін.** Стебло – це надземний осьовий вегетативний орган вищих рослин, що володіє, як правило, верхівковим ростом. У зародковому стані стебло, як і корінь, є у зародку насіння і при проростанні його виходить на поверхню ґрунту. Стебло є вихідним стрижнем рослин. У дерев головне стебло називають стовбуром. На відміну від кореня стебло характеризується негативним геотропізмом, тобто росте в протилежний бік від дії земного тяжіння; позитивним геліотропізмом, росте до джерела світла. Тому, як правило, росте стебло догори, але іноді стебла у верхній частині ростуть донизу, утворюючи плакучі форми рослин (верба, береза і ін.).

Стебло - сполучна ланка між листям (повітряне живлення - фотосинтез) та корінням (ґрунтове живлення). У стеблі відбувається постійне переміщення пластичних речовин та води з розчиненими в ній мінеральними солями.

Галуження стебла зумовлює розвиток потужної асиміляційної поверхні листя та орієнтування рослин відносно світла. В багатьох випадках стебло служить місткістю речовин, що накопичуються. Стебло, як і корінь може бути органом вегетативного розмноження.

У порівнянні з коренем стебло відрізняється великим різноманіттям морфологічної будови. Стебла за формою бувають: циліндричні (злакові та бобові), тригранні (осоки), чотиригранні (м'ята, глуха кропива), ребристі (борщівник, лісова буги́ла), крилаті (будяк, чина лісова), рідше зустрічаються сплюснуті стебла. Стебла одних рослин всередині заповнені паренхімою, у других серцевина їх порожня. Перші називають виповненими, другі – порожніми. У злакових рослин стебло називають соломиною.

За характером росту відрізняють стебла прямостоячі, повзучі, виткі, чіпкі.

Пагоном у рослин називають стебло з розвинутим на ньому листям та бруньками. Стебло наростає у довжину верхівкою, яка несе на собі верхівкову бруньку. В ній розрізняють конус наростання (апикальна меристема), екзогенні листові бугорки та молоде листя, яке розвивається. У пазухах більш розвинутого листя знаходяться зародкові пазушні бруньки.

Стебла злакових рослин, а також деяких дводольних різняться тривалим вставним або інтеркалярним ростом. У цьому випадку діючими є кілька ділянок меристеми, яка ніби-то вставлена в основу міжвузля. В даному разі стебла бамбука є рекордсменами по швидкості росту. Молоді пагони бамбука дають добовий приріст до 70-90 см. У деяких трав'янистих рослин стеблові міжвузля є і під землею, де вони частіше бувають дуже короткими, зближеними (конюшина лугова). У багатьох трав стебло взагалі дуже коротке, має дуже зближені міжвузля (кульбаба, маргаритка). Рослини із скороченими стеблами розвивають велику кількість густо розташованого листя, яке утворює на поверхні ґрунту прикореневу листову розетку (кульбаба, подорожник). Деякі рослини мають безлисті стебла, які називаються квітковими стрілками. Такі стрілки без вузлів та міжвузел несуть на кінці суцвіття (цибуля, кульбаба, примула і ін.). Стрілка – це дуже видовжений міжвузол скороченого пагону.

Брунька – це зародковий, більш менш видозмінений пагін з дуже скороченим міжвузлям. Тут подане зародкове стебло з конусом наростання і зародковим листям (примордії). Бруньки вкриті лускою (видозмінене листя), яка оберігає їх від низьких зимових температур. Луска бруньок часто буває вкрита волосками та смолистими виділеннями, які щільно склеюють брунькову луску і тим самим оберігають бруньки від вимерзання та висихання. Бруньки дуже різноманітні як за походженням, будовою, призначенням, так і за місцеположенням та взаєморозташуванням. За структурою розрізняють бруньки голі та захищені. У більшості рослин бруньки захищені, а голими називають такі, у яких є тільки волосяний покрив.

За призначенням розрізняють квіткові, вегетативні, змішані та вивідкові або бульбочки, що служать цілям вегетативного розмноження.

За розташуванням розрізняють горішні та бічні бруньки. Бічні за своїм походженням можуть бути пазушними та додатковими. Пазушні виникають ще на конусі наростання (екзогенно). Бічні бруньки, які довгий час не дають пагонів, називають снулими (сплячими). Бічні бруньки розташовуються поодиноці або групами. Розташування бруньок визначає систему галуження стебел (пагонів). Розрізняють слідуєчі способи галуження: дихотомічне (вильчасте), моноподіальне, симподіальне та хибнодихотомічне (несправжньовильчасте). При дихотомічному розгалуженні точка росту роздвоюється, внаслідок чого від самої верхівки осі першого порядку відходять дві осі другого порядку, які у свою чергу роздвоюються (плауни, деякі папороті). В еволюційному плані це найстародавній примітивний спосіб галуження. При моноподіальному розгалуженні головне стебло, яке розвивається із зародку насіння, зберігає увесь час точку росту, за рахунок якої і наростає ось рослини. Отож, при моноподіальному розгалуженні головна ось – моноподій має ніби-то необмежений верхівковий ріст, а бічні гілки першого порядку формуються за рахунок бічних бруньок, причому

бічні гілки не переростають головний пагін. Кращою моделлю такого галуження є смерека.

Симподіальним галуженням називають таке, за яким верхівкова брунька відмирає. Замість неї розвивається бічна брунька, яка відсуває головну ось трохи у бік, а сформований із цієї бруньки пагін дає продовження основному стеблу. Симподіальне галуження у багатьох квіткових рослин: із дерев – яблуня, груша, персик, слива, береза, в'яз, липа, клен; із трав'янистих – картопля, бавовна і ін.

Моноподіальне та симподіальне галуження – основні форми розгалуження сучасних насінних рослин.

Хибнодихотомічне галуження не складає особливий тип, а є варіантом симподіального. За цим типом галуження ріст верхівки на головній осі припиняється і під нею формуються дві бруньки, між якими помітна мертва горішна брунька. Це розгалуження добре виявляється у бузку, кінського каштану, гвоздики та ін.

Особливої уваги заслуговує спосіб галуження у злаків.

Галуження тут відбувається тільки біля поверхні ґрунту, у так званому вузлі кушіння. Залежно від форми вузла кушіння та довжини розташованої горизонтально частини пагону розрізняють злаки щільнокущеві, пухкокущеві та кореневищні. У щільнокущових злаків гілля росте вертикально, у пухкокущових – спочатку ростуть горизонтально, або під кутом, а потім вигинаються вгору. У кореневищних гілля росте горизонтально.

Відомі рослини з негіллястим стеблом (кукурудза, пальми і ін.).

Тривалість життя стебел у різних рослин неоднакова. У таких дерев, як мамонтове, драконове, тис стебло живе від 3-4 до 6 тисяч років. З іншого боку відомі рослини – ефемери, які мешкають у посушливих районах і здійснюють увесь цикл розвитку за 30-45 днів, а іноді і швидше. Істотно, що розміри стебел і тривалість життя у них незначні. Так у ефемерів глинистих пустель Середньої Азії в особливо посушливі роки розмір стебла 1-3 см. Всього 1,5 см довжина стебла водної рослини вольфії із родини ряскових. Найбільші розміри у стебел, які лазять, у ліан. Стебла ротангових пальм досягають 280-300 м довжини. Деякі екземпляри мамонтового дерева бувають заввишки до 140 м і більше при діаметрі стовбура 10 м.

Видозміни пагону пов'язані з виконанням функції місткості запасних речовин, перенесенням несприятливого періоду року, вегетативного розмноження. Найбільш поширені такі видозміни: кореневище, стеблові бульби, цибулина, шпичаки, вуса, кладодії, соковиті стебла.

**Кореневище** – багатолітня частина пагону, розташована під землею і трохи схожа на корінь. Однак у кореневища відсутній кореневий чохлик і воно несе на собі редуковане листя у вигляді луски. Часто на кореневищі утворюється додаткове коріння. Кореневища бувають тонкими і довгими, або короткими і товстими. Ростуть вони верхівкою, де знаходиться брунька.

Розгалужуються кореневища також верхівкою, як стебло. Щорічно кореневища утворюють із горішних та пазушних бруньок надземні однолітні пагони. Старі частини кореневищ постійно відмирають. Кореневища властиві багаторічним трав'янистим рослинам. Рослини з горизонтально розгалуженими кореневищами, які формують багато надземних пагонів, швидко займають велику площу. Якщо це бур'яни (пирій), то боротьба з ним дуже важка. Рослини з довгими кореневищами використовуються для закріплення пісків.

**Стеблові бульби** – це потовщені частини стебла, місткість запасних речовин. Вони бувають надземними та підземними. Надземні являють собою потовщення головного стебла (кольрабі), або бокових пагонів (тропічні орхідеї). Вони несуть на собі нормальне листя. Підземні бульби – це потовщення підсімяного коліна (цикламен), або підземних пагонів (картопля). Листя на них редуковане, в пазухах їх знаходяться бруньки, які називають вічками.

**Цибулина** – це видозмінений м'ясистий скорочений пагін (донце цибулини), несучий чисельні, щільно зближені листя. На верхівці донця знаходиться брунька. У багатьох рослин (цибуля, тюльпан, гіацинт) із цієї бруньки розвивається наземне стебло, а із бічної пазушної бруньки формується нова цибулина. Зовнішня луска цибулини у більшості випадків суха, плівчаста і виконує захисну функцію, а внутрішня луска – це м'ясисті видозмінені листочки. За формою цибулина буває кулястою, яйцевидною, сплющеною. Цибулини бувають не тільки підземні, але і наземні, які розвиваються у суцвіттях (дика цибуля, часник), або на стеблах у пазухах листків (деякі Лілейні). Вони дуже дрібні і являють собою видозмінені вегетативні або квіткові бруньки, які служать для розмноження.

Бульбоцибулина зовні схожа на цибулину, але морфологічно ближче до бульби: уся листові луска в неї суха, а запасні поживні речовини відкладаються у стебловій частині – донці (шафран, гладіолус).

**Шпичаки** утворюються із скорочених пагонів (яблуня, груша, терен, глід та ін.), іноді галузяться (цитрусові, гледичія). Шпичаки особливо характерні для рослин жарких сухих місць мешкання. Вони слугують для захисту рослин від поїдання їх тваринами.

**Вуса** утворюються із пазушних бруньок у деяких ліан (виноград, гарбузові) і слугують для прикріплення до опори.

**Кладодії** – це плоскі, листові подібні стебла, розташовані у пазухах редукованого листя. На них утворюються квітки. Зустрічаються кладодії у представників багатьох родин, мешкаючих переважно в посушливих районах.

**Соковиті стебла** пристосовані для накопичення в них і зберігання великої кількості вологи. Вони мають спеціальну водоносну тканиною. При цьому листя у рослин з такими стеблами (кактуси, молочайні) часто перетворюються на гострі дрібні шпичаки або голки. Функцію листа



виконують ці стебла. У посушливих районах, де мешкають такі рослини з соковитими стеблами і листами, велика економія вологи.

### **Лист, будова, основні функції та видозміни його.**

Лист – це боковий надземний, а іноді і підземний виріст стебла, разом з яким утворюється пагін. Через лист у рослині здійснюється найбільш складні процеси взаємодії з довкіллям. Наявність листа характерна для вищих рослин, у яких внаслідок переходу до наземного образу життя сформувалась під впливом різних умов зовнішнього середовища велика різноманітність форм листа та своєрідність його функцій.

Лист має стебельне походження. Історично він виник внаслідок диференціації і зростання бічних гілок стебла в одній площині та пристосування до виконання специфічних функцій – фотосинтезу, дихання та транспірації. Тому лист, як правило, має плоску форму, у якій добре розрізняється спинний – верхній, та черевний – нижній боки. Так широка і плоска форма листа краще забезпечує уловлення сонячного проміння, а також газообмін та випаровування. Крім трьох основних вище названих функцій видозміни листа виконують ще функцію запасуючого органу (листя капусти, цибулі), органу захисту (шпичаки), органу вегетативного розмноження. В природі спостерігається велике різноманіття листа за морфологією.

Типовий повний лист складається з листової пластинки, черешка, прилистників, але не в усіх рослин лист має ці основні частини. У листі перш за все звертає на себе увагу пластинка – найбільша частина листа. Лист, який має одну пластинку, називається простим. Складне листя має два і більше листочків, які самостійно прикріплені черешочками до загального черешка – рахису. Пластинка простого листа, яка не має черешка, прикріплюється безпосередньо до стебла, такий лист називають сидячим. Деяке сидяче листя своєю основою охоплює стебло, тоді його називають стеблоохоплюючим. Інше листя зростається основою з стеблом на деякому протязі, це низбігаюче листя.

Листова пластинка, як правило, плоска, але ж буває трубчатою або голчатою. Форма листової пластинки найрізноманітніша: закруглена, серцевидна, голчаста, яйцеподібна, овальна, ланцетна, ниркоподібна, мечоподібна, стрілоподібна, ромбічна. Залежно від характеру краю листової пластинки листя буває цілокраїм та різного ступеня зазубреним (зубчасті, пилчасті, виїмчасті, городчасті).

Простий лист під час листопаду опадає цілком, тобто пластина разом з черешком. На відміну від простого листа складний під час листопаду опадає не увесь зразу, а частинами: спочатку опадають окремі листочки, а потім черешок листа.

Просте листя за ступенем розчленування пластинки підрозділяється на суцільне, лопатеве, роздільне і розсічене. Сегменти розсіченого листа у різних рослин розташовуються по-різному і утворюються в неоднаковій кількості. У зв'язку з цим розрізняють листя трійнорозсічене, пальчаторозсічене та перисторозсічене.

Складне листя залежно від кількості і розташування листочків буває триперистим, перистим, пальчастим. Серед перистих розрізняють парноперисті та непарноперисті. У непарноперистого листа листова пластинка закінчується на верхівці одним листочком, а не двома, як у парноперистого. У складного листа листовою пластинкою є сукупність усіх пластинок окремих листочків.

Для листа характерним є наявність жилкування. Жилки – це провідні пучки, які пронизують пластинку листа. Через середину листа проходить найбільш товста головна жилка, яка переходить через черешок у стебло.

Головна жилка галузиться на велику кількість бічних жилок. Розрізняють такі форми жилкування: просте, сітчасте, дихотомічне, дугове або паралельне. Просте - це коли листову пластинку перетинає від основи до верхівки тільки одна жилка. Таке жилкування зустрічається у вищих спорових рослин (мохів, плаунів), у голонасінних (хвойних) та у деяких покритонасінних (елодея). Сітчасте – це найбільш широко розповсюджена форма жилкування; із черешка в листову пластинку входить одна жилка (першого порядку), яка розгалужується на бічні жилки, утворюючи у своїй сукупності дуже густу мережу – перисте жилкування. Другий варіант сітчастого жилкування – пальчасте. У цьому випадку із черешка у листову пластинку входять декілька жилок першого порядку, які дають мережу дрібних розгалужень. Дихотомічне – характерне тим, що листову пластинку перетинають декілька вилчато (дихотомічно) розгалужених жилок. Таке жилкування із сім'яних рослин тільки у гінкго дволопастого. Це один із небагатьох представників широколистяних голонасінних. Стародавня форма жилкування. Дугове та паралельне – таке, коли листову пластинку від основи до верхівки перетинають декілька нерозгалужених однакових жилок. В одному випадку вони паралельні (злаки, осоки), в другому – дугоподібні (конвалія). Найбільш примітивними формами жилкування є просте і дихотомічне.

Поверхня листової пластинки може бути гладкою або вкритою волосками та восковим нальотом, які слугують пластинці листа захисним засобом від надмірного випарування та несприятливих зовнішніх умов, частково від низьких та високих температур.

Черешок листа у більшості рослин прикріплюється до стебла. Таке листя називають черешковим. Черешок може бути коротким або довгим і сприяє кращому розташуванню листа на стеблі відносно світла. Крім того, по провідних пучках черешка надходить вода і розчинені в ній речовини із стебла у пластинку листа. У зворотному напрямку пересуваються органічні

речовини, синтезовані в ній. У деяких рослин іноді черешок виконує функцію листа. Він сприяє більшій рухливості і міцності пластинки при впливі на неї вітру та опадів. Черешок утворюється із особливої утворювальної тканини, яка знаходиться в основі пластинки.

Черешки принаймні виконують важливу роль в утворенні листової мозаїки, тобто розташування листя на пагоні так, щоб вони не затіняли одне одного. Це досягається або різною довжиною черешків та їх зігнутістю, або різними розмірами листових пластинок, або різною світлочутливістю листя.

Розміри листа дуже варіюють, нерідко навіть у одного індивідуума. В нашій флорі багато видів мають дуже дрібне листя, до 1-1,5 см. У плодкових: яблуні – 1-10 см уздовж, у груші – 2-5 см і т.д. Величезне листя у видів рослин переважно субтропічної та тропічної зони. Наприклад, у Вікторії (Південна Америка) плаваючий у воді лист має діаметр до 2 м, витримує вагу до 60 кг; а у африканської винної пальми рафії лист досягає у довжину 15м.

Розрізняють три формації листя: низову, серединну та верхівкову. Формацію низову складає недорозвинуте листя або видозмінене у зв'язку з виконанням спеціалізованої функції (захисної або запасуючої). Сюди ж відносять і сім'ядольне листя, покривну луску різновидних бруньок, луску кореневищ та надземних пагонів.

Серединне листя – це листя типове для даного виду. Воно складає основну масу, іноді різноманітну за формою та розміром. На відміну від низового це листя завжди хлорофілоносне. Серединне листя деяких рослин, що розвиваються в різних умовах, буває неоднаковим за формою. Особливо контрастна різниця спостерігається у водних рослин. У них розрізняють різне за формою підводне, плавуче та надводне листя. У таких рослин, як інжир, шовковиця, можна побачити листя різної розсіченості, що пов'язано з неоднаковим освітленням та живленням. Це явище гетерофілії.

До формації верхівкового відносять листя, розташоване на суцвіттях (оцвіттина, листові обгортки). Як правило, це недорозвинуте листя без черешків, іноді забарвлене в яскраві червоні кольори. Воно майже зовсім загубило функцію фотосинтезу.

У рослин розрізняють такі типи листорозташування: чергове, супротивне, кільчасте.

При черговому або спіральному розміщенні поодинокі листки прикріплені до стеблових вузлів по спіралі (яблуня, фікус, береза). При супротивному – два листки у вузлі розміщені один напроти одного (бузок, клен). Кільчасте листкорозміщення – три і більше листків у вузлі обхоплюють стебло кільцем (елодея, вороняче око, хвощі).

Будь-яке листкорозміщення дає змогу рослинам уловлювати максимальну кількість світла, оскільки листки утворюють листову мозаїку і не затіняють один одного.

У різних рослин тривалість життя листків чи їх довговічність різна. У більшості рослин вони живуть декілька місяців і на зиму опадають. Але ж листки можуть опадати через 1,5-5 років, а у деяких рослин через 12-15 років. У рослин, що мають назву „вічнозелені” немає „вічних” листків, у них вони опадають не всі зразу, а щорічно опадає тільки частина їх і тому здається, ці рослини листя не змінюють. Примірна тривалість життя окремого листка складає: у сосни – 2 роки, у смереки – 5-7 років, у тиса – 6-10 років, у араукарії – до 15 років і т.д. Найбільш довговічне листя африканської рослини пустель – Вельвічії – більше 100 років.

Явище опадання листя з рослин і отримало назву листопад. Воно пов'язане з життєвими функціями рослин і відбувається у визначний період року, коли рослина відчує фізичну (влітку) або фізіологічну (взимку) сухість. Це захисне явище до періодично виникаючих несприятливих умов середовища. При цьому зменшується транспірація, що оберігає рослину від посухи.

Серед великого різноманіття рослин існує невелика група комахоподібних (біля 450 видів), яка має своєрідно збудоване листя, за допомогою якого рослина уловлює комах. Сюди відносяться росянка, жирянка, пухирчатка та ін. Їх особливо багато в тропіках. Ці рослини частково живляться за рахунок фотосинтезу і частково за рахунок готових органічних сполук тіла комах, які під впливом ферментів листа розчиняються та поглинаються рослиною.

Метаморфоз листка – явище достатньо часте. Листя видозмінюють у вуса (горох, чина, квасоля), шпичаки (кактус, будяк, акація). Філодії або кладодії (австралійська акація), луска (іглиця, тамариск, цибулина), уловлюючи апарати комахоїдних рослин, покривна луска бруньок, соковиті листки (капуста), пелюстки квітів і т.д. Більшість видозмін пов'язана з пристосуванням рослин до економної витрати вологи.

**Анатомічна структура листа** створювалася на спадкоємній підставі протягом мільйонів років під впливом зовнішніх умов та фізіологічних функцій. Тому будова листа з різних місць мешкання неоднакова. Різна будова листа лісної, степової, пустельної зон. Різною може бути будова його на одній і тій же рослині, так лист тінювий відрізняється від світлового своєю структурою. Фотосинтез та транспірація наклали свій відбиток на все листя, але проявився він різною мірою. Більшість листків мають двобічну структуру (дорзовентральну). Сторони листової пластинки зазвичай виконують різні функції: нижня – транспірацію та газообмін, верхня – фотосинтез.

Листова пластинка зверху вкрита епідермою, первинною покривною тканиною, під якою розташований мезофіл та судинно-волокнисті пучки. Епідерма покриває лист з обох сторін. Це одношарова, рідко багатшарова тканина. Основна функція її – захисна. Зовнішні стінки епідермальних клітин у більшості випадків потовщені, покриті кутикулою, а іноді і воском. У деяких рослин (злаки, осоки) вони просякнуті кремнеземом, що надає їм

міцність. Здерев'янілими вони бувають дуже рідко. Внутрішні шари епідерми часто складаються із клітин, що запасують воду. Епідермальні клітини позбавлені хлоропластів. Виключення – тіньові та водні рослини.

Особливістю епідерми є наявність в ній продохів – мікроскопічних щілин між двома особливо обладнаними клітинами. Ці клітини називають замикаючими. Тобто за певних умов вони можуть змінити свою форму та повністю закрити щілину або, навпаки, збільшити її. Через продиhi здійснюється газообмін з зовнішнім середовищем.

У листків, розташованих у просторі горизонтально, продиhi знаходяться, головним чином, на нижньому боці листка. Це спостерігається у багатьох дводольних. У листків, розташованих вертикально, продиhi рівномірно розміщуються по обидва боки листка, що характерно для багатьох однодольних. Листя, що плаває на воді, має їх тільки на верхньому боці, продохів немає на нижньому боці, зануреному у воді.

Мезофіл листа – це жива асиміляційна паренхиматична тканина. Вона заповнює простір від верхньої до нижньої епідерми. За розташуванням та за формою клітин розрізняють два типи цієї тканини: стовпчасту та губчасту; клітини їх містять хлоропласти. Стовпчаста або палісадна паренхіма складається із видовжених, щільно зімкнутих клітин, розташованих під верхньою епідермою листка. Губчаста паренхіма складається з пухко розташованих клітин більш, менш кулястої форми, менш насичених хлоропластами.

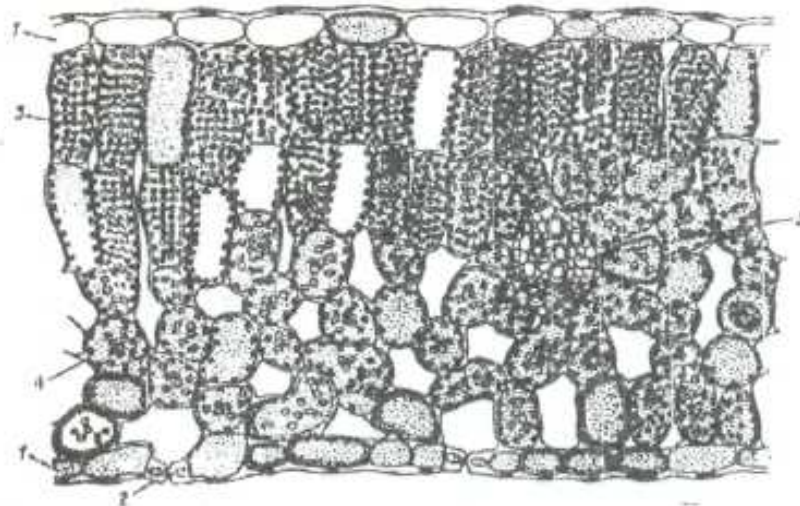


Рис.1.9 – Внутрішня будова листка: 1 – шкірочка; 2 – продиhi, 3 – стовпчаста паренхіма; 4 – губчаста паренхіма; 5 – судинно-волокнисті пучки.

Великі міжклітинники губчастої паренхіми обумовлюють рівномірне забезпечення листа повітрям. Деякі клітини цієї тканини, що межують з палісадною паренхімою, мають лійкоподібну форму, прилягаючи своєю

широкою стороною до клітин палисадної паренхими. Вони проводять синтезовані пластичні речовини до інших клітин і до флоемної частини судинно-волокнистих пучків. Ці клітини називають збірними.

Судинно-волокнисті пучки густою сіткою пронизують мезофіл листа. Це закриті колотеральні пучки. Ксилема у них розташована зверху, флоема – знизу. Їх функція – забезпечувати водою та розчиненими в ній мінеральними поживними речовинами клітини листа, а також виводити з листа асиміляти. Крім того жилки виконують механічну роль. По мірі відходу від основи листа та наближенні їх до верхівки вони стають більш тонкими, при цьому змінюється структура пучка: спочатку випадають механічні елементи, потім ситовидні трубки, нарешті трахеї. Найдрібніше розгалуження у самого краєчку листа складається із трахеїд.

Анатомічна будова листової пластини суттєво змінюється залежно від різних умов росту, раніш усього від освітлення та водопостачання. За яскравим сонячним освітленням верхньої поверхні листа спостерігається гостре розмежування мезофілу на полісадну та губчасту паренхиму. За рівномірним освітленням листа з обох боків лист стає ізолатеральним або рівнобічним. У дуже затіненого листа стовпчаста паренхима не утворюється, або виражена слабо. У ковили, вівсяниці, колосняку та інших злаків декілька інша модель листа. Це пов'язано з пристосуванням до меншого випаровування в умовах сухого степу. У ковили листові пластинки згорнуті у трубку. Верхній бік, дуже гофрований, виявляється на внутрішньому боці трубки, а нижній, гладкий з дуже потовщеними стінками епідерми, позбавлений продихів, утворює зовнішню стінку трубки. Продихи розташовуються на верхній поверхні у борозенках листа поміж виступами. Згортання листа у трубку значно зменшує випаровування.

Лист голонасінних рослин – хвоя. Будова її суттєво відрізняється від звичайного листа. Безпосередньо під дуже потовщеними клітинами епідерми, які нерідко дерев'яніють, розвивається гіподерма. Ця тканина виконує дві функції: водозахисну і механічну. Хвоя має в основному ізолатеральну структуру, продихи розташовані більш-менш рівномірно з обох боків і занурені глибоко у тканину листа, що зменшує випаровування. Під одношаровою гіподермою лежить складчаста паренхима (стінки клітин утворюють складки). Ця асиміляційна тканина відділена від центральної частини шаром ендодерми. Судинні пучки розташовані всередині листа.

## **1.9 Репродуктивні органи рослин, головні функції їх**

Репродуктивні або генеративні органи виконують функцію статевого розмноження. Вищим досягненням еволюційного процесу розмноження у світі рослин є квітка. Поява її в процесі еволюції – ароморфоз, який забезпечив широке розселення покритонасінних на Землі. Функції квітки:

утворення тичинок з пилковими зернами (мікроспорогенез), плодолистиків (маточок) з насінневими зачатками (мегаспорогенез), запилення, складні процеси запліднення, формування насіння й плода.

Квітка – це вкорочений, видозмінений і обмежений у рості пагін, що несе оцвітину, тичинки, маточку. Будова квіток у всіх квіткових рослин подібна, а форма різноманітна. У цьому виявляється ідіоадаптація – пристосування до різних способів запилення.

Квіткою закінчується головне стебло або бічні пагони. Безлисту частину стебла під квіткою називають квітконіжкою. У сидячих квіток квітконіжки немає або вона дуже вкорочена. Квітконіжка переходить в укорочену вісь квітки, її стеблову частину – квітколоже. Форма квітколожа може бути видовженою, опуклою, плоскою, ввігнутою. На квітколожі розміщені усі частини квітки: чашолистки і пелюстки, тичинки і маточка.

Чашолистки та пелюстки становлять частину квітки, яку називають оцвітиною. Оцвітина, диференційована на різно-забарвлені чашечку і віночок, називається подвійною. Якщо ж вона забарвлена в один колір, називають простою. Проста чашечкоподібна оцвітина забарвлена часто у зелений колір (щавель, буряк, та ін.). Проста віночкоподібна оцвітина забарвлена яскраво (тюльпан, гречка і т.д.). Квітки, які зовсім не мають оцвітини, називають голими (ясень, білокрильник).

Чашолистки зазвичай захищають квітку, особливо пуп'янок, від пошкоджень, але можуть виконувати і інші функції. В зелених чашолиستках, які містять хлорофіл, відбувається фотосинтез. У деяких рослин (тюльпан, анемона) вони стають пелюсткоподібними і виконують функції пелюсток; можуть захищати плоди, що дозрівають, забезпечувати їх поширення. Виникли чашолистки з верхівкових вегетативних листків. Доказом цього є їх морфологічна подібність до листків, чітко виражена у деяких рослин (півонія), і спіральне розміщення. Сукупність чашолистків утворює чашечку, яка буває зрослолистою або роздільнолистою.

Пелюстки виконують функції приваблювання запилювачів і сприяння запиленню. Походження пелюстків двояке: в одних рослин – це видозмінені тичинки (у Макових, Жовтецевих), інша група рослин має пелюстки, як і чашолистки, листового походження (півонія, магнолія).

Сукупність пелюстків називають віночком. Розміри, будова, забарвлення віночка різноманітні, що пов'язано з біологією запилення. У вітрозапильних рослин віночок відсутній або недорозвинений. Пелюстки віночка можуть бути вільні (жовтець, яблуня), тоді віночок називають роздільнопелюстковим, або зрослі (тютюн, дзвоники), тоді віночок називають зрослопелюстковим. У процесі еволюції такий віночок виник з вільнопелюсткового.

Пелюстки бувають різноманітні за формою та забарвленням, яке обумовлене наявністю пігментів клітинного соку (антоціан, антохлор, фікобілін, фікоеретрин) та хромопластів.

Віночки як і чашечки, можуть бути правильними або актиноморфними та неправильними, або зигоморфними. Серед зигоморфних квітів частіше зустрічаються: двогубі, язичкові, шпорцеві, мотилькові.

Актиноморфні зрослопелюсткові квіти бувають за формою: воронкоподібними (тюльпан, дурман), дзвіночкоподібними (берізка, дзвіночки), трубкоподібними (соняшник), блюдечкоподібні (бузок), ковпачковидні (виноград), колесоподібні (картопля, вербена).

Відрізняють ще асиметричні віночки, коли через них не можна провести ні одної площини симетрії (канна, конський каштан).

Усередині оцвітини ближче до пелюсток розміщені тичинки, кількість їх різна: від однієї до десяти і більше. Сукупність тичинок називають андроцею.

Частіше квітки мають вільні тичинки – це багатобратковий андроцей, іноді всі тичинки зростаються між собою, тоді андроцей називають однобратковим (деякі Бобові, Айстрові). Якщо усі тичинки, крім однієї, зростаються, андроцей називають двобратковим (більшість Бобових). У багатьох видів рослин Ясноткові та Ранникові всього чотири тичинки, причому дві з них довгі, дві короткі. Такий андроцей називають двосильним. У видів родини Капустяні загальне число тичинок шість, із яких чотири довгі, дві – короткі; андроцей називають чотирисильним.

У типовому випадку кожна тичинка складається із трьох частин: тичинкової нитки, пиляка та в'язальця. У більшості рослин тичинкова нитка проста, нерозгалужена. Однак у деяких рослин від неї відходять бічні вирости – придатки різноманітної форми та призначення. Якщо тичинкова нитка майже відсутня, то тичинки називають сидячими (фіалка). В'язальце – це потовщена та плоска частина тичинкової нитки, яка знаходиться між „половинками” пиляка.

Пиляк складається із двох частин – тек, розташованих по обидві сторони в'язальця. Кожна із них в свою чергу складається із двох гнізд або мішків. В них утворюються мікроспори, а потім пилок. Будова пилку однакова, але морфологія верхнього покриву у різних родин та порядків різноманітна.

У деяких видів рослин частина тичинок остається нерозвинутими і представлені лише тичинковими нитками без пиляків. Такі безплідні тичинки називають стамінодіями (у льону). Іноді стамінодії утворюють яскраво зафарблені пелюстковидні пластинки (канна).

Маточка розміщена всередині квітки. У квітці може бути одна, кілька або багато маточок. Кожна маточка утворена одним чи багатьма зрослими плодолистиками. Гінецей – це сукупність маточок і якщо він складається із однієї маточки, то називається одночленним. Гінецей, утворений із двох або декількох маточок, називають складним або багатоклітинним. Маточка – закрита місткість для сім'язародків (мегаспорангії).



Маточка складається із трьох частин: зав'язі, стовпчика і приймочки. Зав'язь – це нижня, розширена частина маточки, в якій є насіннєвий зачаток. Їх може бути кілька у зав'язі. Зав'язь буває нижньою та верхньою, одногніздовою та багатогніздовою. Стовпчик – це звужена, іноді значно видовжена (наприклад, у кукурудзи) частина маточки. Є рослини (гарбузові), в яких стовпчик майже нерозвинений. Приймочка – це більш або менш розширена верхня частина маточки. Вона може бути головчата, видовжена, пірчата. Іноді вона буває сидячою, тобто сидить безпосередньо на зав'язі, коли відсутній стовпчик. Під час запилення пилок потрапляє на приймочку. У вітрозапильних рослин, де імовірність потрапляння пилку менша, приймочка має більшу поверхню. У значної кількості покритонасінних рослин (капуста, горох) зав'язь прикріплюється до опуклого квітколожа, усі ж інші частини квітки (тичинки, пелюстки, чашолистки) прикріплюються до цього самого квітколожа, але нижче від маточки.

Близько 75% видів покритонасінних рослин мають у одній квітці і тичинки і маточку (двостатеві або гермафродитні квіти). Відрізняють види рослин, у яких на одному екземплярі розвиваються і чоловічі або тичинкові, і жіночі або маточкові квіти. Це рослини однодомні. Види, у яких одні індивіди несуть тільки чоловічі, а другі тільки жіночі квіти, називають дводомними.

Схеми розміщення окремих частин квітки часто подають у вигляді діаграми – напівсхематичної проекції на горизонтальну площину контурів найголовніших складових квітки.

Характеристику квітки можна давати скорочено, у вигляді формули, при складанні якої користуються такими позначеннями: P (Perigonium) – проста оцвітина, або літерою O; чашечка – Ca (Calyx) або Z; Co (Corolla) – віночок, або П; A (Androceum) – андроцей або тичинки – T; G (Gineceum) – гінецей або маточка M.

Типи квіток також мають умовні позначення:

○ – двостатева квітка

\* – актиноморфна

♀ – маточна квітка

↑ або % – зигоморфна квітка

♂ – тичинкова квітка

Число членів окремих частин квітки виражають числами. Якщо частин квітки більш як 12, пишуть знак нескінченності. Щоб показати, що частини квітки зрослися, число цих частин беруть у дужки. Верхню зав'язь показують рисою знизу і над нею записують число маточок; нижню – також рисою, записуючи число маточок під рисою. Приклад:

А) квітка яблуні: \*  $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{\infty}G_{(5)}$

Б) квітка гороху: %  $Ca_{(5)}Co_{3+(2)}A_{(9)+1}G_1$

**Суцвіття.** На стеблі може розвиватися одна квітка (мак, тюльпан) або багато, утворюючи суцвіття. Суцвіття – сукупність закономірно розміщених на спеціалізованому стеблі (осі) квіток і видозмінених листків.

Простими називають суцвіття, в яких на нерозгалуженій осі в пазухах приквітників розміщені поодинокі квітки. Найтиповіші прості суцвіття: китиця – на видовженій головній осі сидять на квітконіжках окремі квітки (люпин, конвалія, черемха); щиток – китиця, у якої нижні квітконіжки довші за верхні (яблуня, груша); колос – на видовженій головній осі сидять квітки без квітконіжок (подорожник, вербена, заразиха); качан – подібний до колоса, але на відміну від нього має потовщену вісь (кукурудза, рогіз); сережки – подібне до колоса, але з одностатевими квітками, після відцвітання все суцвіття відпадає разом з віссю (грецький горіх, верба, смородина); зонтик – головна вісь коротка, квітконіжки виходять немовби з одного місця, мають майже однакову довжину (первоцвіт, вишня, цибуля); головка – головна вісь дуже коротка, квітки суцільно скупчені, майже без квітконіжок (конюшина); кошик – квітки сидять, ростуть на розширеній блюдцеподібній осі (ромашка, кульбаба, соняшник). По краях квітколожа розміщені листочки обгортки.

Складні суцвіття утворюються з кількох простих за рахунок галуження головної осі. До них належать: складний колос – вісь галузиться на прості колоски (пшениця, жито); волоть – головна вісь довга, галузиста (виноград, бузок); складний зонтик – бічні осі закінчуються не квітками, а простими зонтиками (морква, кріп, борщовик).

У суцвіттях різних рослин є різна кількість квіток – від кількох штук (вишня, слива) до кількох тисяч (пальма). Утворення суцвіть, їхня будова, порядок розпускання квіток мають пристосувальний характер до різноманітних факторів запилення. У комахоzapильних рослин дрібні квітки, зібрані в суцвіття, добре помітні на відстані. У вітрозapильних наявність суцвіть підвищує можливість потрапляння пилку на приймочки маточок. Суцвіття дають більшу кількість плодів, ніж окремі квітки.

**Запилення та запліднення.** В органічному світі розрізняють два типи розмноження: безстатеве і статеве. Безстатеве здійснюється за допомогою соматичних клітин. Статеве розмноження здійснюється за допомогою спеціалізованих клітин – гамет, які утворюються із соматичних клітин у процесі гаметогенезу. Гаметогенез відбувається в спеціальних органах рослин. У вищих квіткових рослин, де квітка є органом статевого розмноження, гаметогенез відбувається у визначних частинах її.

Сперматогенез, тобто утворення чоловічих гамет (сперматозоїдів) здійснюється у камерах пиляків, а овогенез, тобто утворення жіночих гамет (яйцеклітин) – у сім'язародках зав'язі маточки. Основний тип ділення при гаметогенезі – це мейоз. Сперматогенез у квіткових рослин називають мікроспорогенезом. Він здійснюється слідуєчим чином: у висланому шарі камер пиляків відокремлюються материнські або археспоріальні (диплоїдні) клітини, які діляться по типу мейозу. Таких клітин багато. Кожна з них дає спочатку дві гаплоїдні клітини, що тут же поділяються за типом мітозу. В результаті утворюються із кожної материнської клітини тетрада (чотири) гаплоїдних спор. Вони проходять дозрівання в камерах пиляків. Дозрівання полягає в тому, що кожна спора покривається подвійною оболонкою (екзиною і інтиною). В зовнішній оболонці є пори, які прикріплені покривальцями із солодкої речовини. Всередині кожної спори здійснюється мітотичне ділення ядра на два – вегетативне і репродуктивне. За рахунок вегетативного ядра крізь пору екзини проросте пилкова трубка, по якій будуть рухатися два спермія, утворених із репродуктивного ядра. Такі спори або гамети вважаються дозрілими, називаються пилком і при розтріскуванні пиляків розносяться вітром, водою, комахами, птахами та ін.

Водночас у сім'язародках зав'язі маточки відбувається овогенез, який у квіткових рослин називають мегаспорогенезом. У висланому шарі сім'язародку виділяється одна археспоріальна або материнська клітина, яка ділиться за мейозом на дві дочірні і без перериву у часі поділяються за типом мітозу. При цьому утворюється тетрада гаплоїдних спор, розташованих у стовпчик. Верхня спора в цьому стовпчику дуже швидко розростається за рахунок трьох нижніх, які через певний час зовсім зникають. Верхня перетворюється на мегаспору, тобто велику спору. В ній ядро (гаплоїдне) тричі ділиться за типом мітозу і в результаті вона стає восьмиядерною. Так у кожному сім'язародку сформувався восьмиядерний зародковий міхур. Кожне ядро, оточене цитоплазмою, можна вважати клітиною. Ці клітини зародкового міхура розташовані в ньому таким порядком: по три клітини на полюсах міхура і дві у центрі. Із трьох клітин, розташованих проти пилковходу зародку, середня – це яйцеклітина, а по боках клітини-супутниці або синергіди. На протилежному полюсі міхура три клітини називають антиподами. Дві в центрі міхура – вторинне або центральне ядро, яке стає диплоїдним після злиття цих двох ядер. Отож, зародковий міхур готовий до запліднення. Але ж його випереджує запилення.

Запилення – це перенос пилку на приймочку маточки. Способи перенесення різні. У рослин-самозапилювачів це відбувається при закритих лускатих пелюстках. При перехресному запиленні пилки однієї квітки попадає на приймочку маточки іншої квітки і за сприятливих умов він проростає пилковою трубкою у тканини стовпчика маточки. Сприятливими умовами є суха, сонячна, тепла погода, коли на приймочці з'являється

краплина солодкуватої рідини. У цю рідину потрапляє пилок, в екзіні якого розчиняються покривальця та крізь відкриту пору проростає пилкова трубка. Вона росте вздовж стовпчика маточки і досягає пилковходу. Разом з ростом пилкової трубки по ній рухаються два спермії, які утворилися при діленні репродуктивного ядра. Коли пилкова трубка досягає пилковходу, то крізь нього в зародковий міхур проникають спермії. Один з них зливається з яйцеклітиною, при цьому утворюється диплоїдна зигота, із якої розвинеться зародок. А другий спермії зіллється з вторинним або центральним (диплоїдним) ядром, утворюючи триплоїдне ядро, із якого розвинеться ендосперм (зародкова поживна речовина). За рахунок ендосперму із зародку стане розвиватися проросток. Так у зародковому міхурі відбувається подвійне запліднення, яке характерне тільки для квіткових або покритонасінних рослин. Після запліднення сім'язародок, розростаючись, перетворюється на насіння, а зав'язь – на плід. Із покривів сім'язародка виникає шкірка насіння, а із стінок зав'язі – навколоплідник. Процес подвійного запліднення був відкритий російським цитологом і ембріологом рослин С.Г.Навашиним у 1898 р.

## 2 Систематичний огляд рослинного світу

Виявленням різноманітності рослин, виявленням їх схожості та різниці, класифікацією по групах (таксонах) різного рангу займається наука систематика; походить від грецького слова „sistemas” – „впорядкований” або „відноситься до системи”. Систематика служить основою для багатьох біологічних наук. Особливе її значення полягає у можливості орієнтуватися у безлічі існуючих та вимерлих видів організмів. Систематика упорядковує все різноманіття живого та дає можливість легко знаходити місце для нового виду або різновидності. Ця наука дає картину філогенетичного розвитку живого світу, відображаючи родинні зв'язки між окремими групами організмів та допомагаючи вирішити одну з найважливіших проблем біології – походження нових видів та інших систематичних категорій.

Основи систематики як науки були закладені видатним шведським вченим-природознавцем К.Ліннеєм (1707-1778). За основну одиницю класифікації К.Лінней узяв вид. Він запропонував усі види рослин і тварин називати латинською мовою двома словами. Перше слово (пишеться з великої літери) – іменник; це назва роду, до якого належить вид. Друге слово (пишеться з маленької літери) – прикметник, яким позначається даний вид (наприклад, картопля – *Solanum tuberosum*). Такий спосіб найменування видів називають подвійною (бінарною) номенклатурою.

Систематика рослин у К.Ліннея багато в чому була штучною, але ж відіграла позитивну роль в біології. Друге важливе положення системи

К.Ліннея – в установлені їм ієрархічного підпорядкування таксонів нижчого порядку. Так близькородинні роди утворюють родини. Декілька родин об'єднуються у ряд, ряди – у класи. Найвища категорія систематики – тип. Він включає декілька родинних класів. Іноді виникає необхідність у виділенні проміжних категорій: підтип, підклас, надклас та ін. Вид – це реально існуюча у природі категорія. Всі інші, вище розташовані в ієрархії, придумані систематиками.

Класифікація, яка відображає реальні співвідношення між групами, повинна враховувати їх родинні зв'язки та походження, тобто бути генеалогічною. Таку класифікацію називають природною.

Значення рослин у біосфері величезне. Їх на планеті 0,5 млн видів. Рослини накопичують енергію Сонця у вигляді хімічних сполук та служать, таким чином, продуцентами – утворювачами органічної речовини. Вони є першою ланкою у будь-якому харчовому ланцюгу і характер рослинних спільників визначним чином позначається на фауні усякого біоценозу. Рослини слугують джерелом кисню на Землі і чинять значний вплив на клімат. Життя сучасної людини залежить від використання культурних рослин, яких у теперішній час нараховується біля 1500 видів. Людина широко використовує природні та культурні рослини для виготовлення лікарських препаратів, різномовної їжі, вітамінів та в декоративних цілях. За усім різноманіттям рослин їм властиві загальні риси.

1. Наявність у складі рослинних клітин жорсткої целюлозної оболонки, яка не пропускає тверді частинки і обумовлює єдиний спосіб живлення – адсорбційний (всмоктувальний). Забезпечення рослинного організму поживними речовинами залежить від розміру поверхні зіткнення рослин з навколишнім середовищем. Внаслідок цього органи рослин, які забезпечують їх живлення – пагони та корені досягають високого ступеня розгалуження.

2. Прикріплення більшості рослин до твердого субстрату обумовлює обмеження їх рухливості. Хоч рухливість частин рослини спостерігається часто (рух листа за зміною освітлення, пелюстків квітів у залежності від часу доби, стебла ліан у процесі росту), в цілому рослини неперушні.

3. Розселення рослин здійснюється зачатками (спорами, насінням), які знаходяться в стані спокою.

4. За типом живлення рослини відносяться до автотрофів. Властиве деяким рослинам гетеротрофне живлення (рослини-паразити, хижі рослини) завжди другорядного походження. Основною запасною поживною речовиною служить крохмаль.

5. У рослин спостерігається закономірне чергування поколінь (статевого і безстатевого) в індивідуальному життєвому циклі при статевому розмноженні.

Рослинний організм, на якому формуються гамети (статеві клітини), називається гаметофітом. Гаплоїдні гамети (яйцеклітина і сперматозоїд) зливаються, утворюючи диплоїдну зиготу, із якої розвивається зародок і виростає доросла рослина – спорофіт. На спорофіті утворюються спори безстатевого розмноження (диплоїдні). При чергуванні поколінь гаметофіт закономірно змінюється спорофітом, який потім знову змінюється гаметофітом. Гаметофіт і спорофіт можуть бути однаковими як за будовою, так і за тривалістю життя. Але у наземних рослин обидва покоління різні. При цьому можуть бути самотійними, або одне розвивається на іншому, тобто сумісне існування їх. Так, у Мохів спорофіт (коробочка із спорами) є частиною однієї рослини, тіло якої гаметофіт. У сім'яних рослин гаметофіт, дуже редукований і позбавлений хлорофілу, удає з себе клітини зародкового міхура. Таким чином, еволюція рослин йшла у напрямку збільшення розмірів спорофіту та редукції гаметофіту. Чергування поколінь у рослин пов'язано зі зміною гаплоїдної та диплоїдної фаз розвитку.

Диплоїдний спорофіт виробляє гаплоїдні спори. З них виростає гаплоїдний гаметофіт, який утворює гамети. При заплідненні диплоїдна кількість хромосом відновлюється у зиготі, із якої виростає диплоїдний спорофіт.

Рослини умовно ділять на Нижчі та Вищі. У Нижчих рослин тіло не розгалужене на органи і тканини і називається верствице або талом. Сюди відносяться усі водорості, а також лишайники – симбіотичні рослини. У Вищих рослин тіло складається із органів, які утворені складно диференційованими тканинами. Зигота Вищих рослин розвивається у багатоклітинний зародок, з чим пов'язана одна із їхніх назв – зародкові рослини. До Вищих рослин відносять Мохоподібні, Плауноподібні, Хвоцеподібні, Папоротьоподібні, Голонасінні та Покритонасінні.

## **2.1 Нижчі рослини. Водорості. Лишайники**

Водорості – велика група найдавніших рослин. Будова їхнього тіла і розміри характеризуються значною різноманітністю. Існують одноклітинні, багатоклітинні і колоніальні форми мікроскопічних розмірів, а також форми з різною будовою слані, що досягають 30-45 м. Як показує назва, для водоростей звичним є водний образ життя. Тіло їх, як і інших нижчих рослин, являє собою верствице – талом, нерозчленований на корінь, стебло, лист, і у більшості видів має просту анатомічну будову.

Загальною ознакою всіх водоростей є наявність хлорофілу. Крім хлорофілу водорості містять і інші пігменти (фікоціан, фікоеретрин, каротин, ксантофіл, фікоксантин). Ці пігменти надають водоростям червоного, бурого, жовто-зеленого кольору, маскуючи основний зелений.

Наявність пігментів у клітинах водоростей забезпечує автотрофний тип живлення. Проте багато водоростей здатні за певних умов переходити на гетеротрофне живлення або поєднувати його з фотосинтезом (міксотрофний тип живлення).

Будова клітини, способи розмноження різні у окремих представників цієї групи рослинних відділень. Клітини більшості водоростей мають целюлозну оболонку; зустрічаються клітини вміст яких оточений лише тонкою суміжною мембраною. Клітинні оболонки водоростей різноманітні за хімічним складом. Основою оболонки є білково-вуглеводний комплекс. Оболонці властиві неоднорідність, шаруватість. Шари відрізняються один від одного товщиною, щільністю, хімічним складом. Нерідко оболонки просякнуті органічними речовинами (лігніном, кутином, суберіном). В оболонці є особливі отвори – пори. Крім пор, вони споряджені різного роду виростами – шпичачками, щетинками, лускою. У протопласті клітини містяться ядро і цитоплазма. У більшості водоростей в клітині є тільки одне ядро, але інколи буває два-три і більше. Форма, розміри та місцеположення ядра у клітинах різних водоростей дуже варіює, але структури ядра ті ж, що і в ядрах інших рослин: оболонка, ядерний сік, ядерце, включення хроматину. Цитоплазма складається із основної речовини (строми) і занурених у неї тілець (органел). Відмінною особливістю клітин водоростей є слабкий розвиток ендоплазматичної мережі.

Сприятливими умовами для зростання водоростей є наявність світла, джерел вуглецю та мінеральних солей, а основним середовищем життя для них є вода. Значний вплив на життя водоростей мають температура, солоність води та ін.

За місцем зростання водорості поділяють на дві великі групи: ті, що живуть у водоймах, та ті, що живуть поза водоймами. Серед тих, що живуть у водоймах, виділяють такі екологічні групи: планктон – дуже дрібні водорості, які знаходяться в товщі води у завислому стані (хламідомонада, вольвокс, пандорина, мікроцистіс); бентос – водорості, що живуть на дні водойм (харові, багато діатомових); перифітон – водорості, якими обростають підводні предмети або вищі рослини водойм (кладофора, червоні та бурі водорості морів). Населяють водорості і гарячі джерела, а також водойми з підвищеною концентрацією солей.

Водорості, що живуть поза водоймами, також поділяють на групи: ґрунтові (едафітон) – живуть у ґрунті або на ґрунті. У ґрунті живе понад 700 видів водоростей з різних відділів.

Наземні водорості заселяються і у твердих субстратах, де є постійна або періодична вологість: на корі дерев, валунах, скелях, тинах або дахах та ін. На протязі свого життя вони оточені повітрям, а джерелом води для них є дощ або роса. Наземні місця мешкання заселяються одноклітинними колоніальними нитяними водоростями. Вони утворюють

порошковидні слизові нальоти, або м'які та тверді скоринки. При пересиханні чи перемерзанні наземні водорості знаходяться у стані анабіозу, а за сприятливих умов переходять до активного життя.

До умов життя у ґрунті пристосувалися біля 2000 видів різних водоростей. Основна маса їх виявляється у поверхневому шарі глибиною до 1 см. На глибині 10 см і більше вони зустрічаються у незначній кількості. У ґрунтових водоростей є такі пристосування, які дозволяють їм переносити посуху. Тіло їх покривається слизовими чохликами, утвореними із полісахаридів і здібними швидко поглинати та стримувати велику кількість води.

Водорості грають величезну роль у накопиченні органічних речовин у ґрунтах. Біомаса водоростей на різних ґрунтах складає від 0,6 до 1,5 тони на 1 га та неодноразово обновлюється за вегетаційний період. Органічні речовини, що виділяють водорості, живі тіла та продукти розпаду клітин водоростей служать їжею багатьом ґрунтовим організмам: бактеріям, грибам, найпростішим, червам та ін.

Водорості впливають на структуру ґрунту. Так нитяні водорості оплітають часточки ґрунту, склеюють слизом і тим самим закріплюють їх. Водорості, які мешкають у гарячих джерелах, на снігу, на льодовиках, свідчать про високу пристосованість цих організмів до життя у самих різних, в тому числі, екстремальних умовах.

У формуванні опадових порід роль відіграли і грають такі одноклітинні водорості, як діатомеї. Вони мають панцир, утворений із кремнезему. Вважають, що у Світовому океані ці водорості витягують за рік від 70 до  $150 \cdot 10^2$  т кремнезему. Відмираючи, вони опускаються на дно, де утворюють осади, складені із панцирів.

Водорості розмножуються безстатевим та статевим шляхом. Безстатеве розмноження здійснюється за допомогою зооспор. У клітині водорості утворюються зооспори – клітини грушоподібної форми, що мають ядро і хроматофори, а також джгутики, за допомогою яких зооспори пересуваються у воді після виходу із материнської клітини. Згодом зооспори прикріплюються до субстрату і дають початок новій водорості.

Статеве розмноження водоростей зустрічається у трьох формах: ізогамія, гетерогамія і оогамія. Ізогамія (від грецьк. „ізоc” – рівний, „гамос” - шлюб) відбувається таким чином: у клітинах водорості утворюється безліч найдрібніших гамет (статевих клітин), що мають джгутики і схожі на зооспори. Усі гамети схожі між собою, відрізняються лише рухливістю, більш рухливі чоловічі гамети. Після злиття гамет утворюється зигота, згодом вона поділяється, росте дочірній організм. Клітини, що утворюють гамети, називаються гаметангіями.

Гетерогамія (від грецьк. „гетеро” – різний, „гамос” - шлюб) – більш складний процес. В клітинах водорості утворюються морфологічно різні



гамети. В одних клітинах дрібні рухливі чоловічі гамети – мікрогамети. Після злиття двох різних гамет виникає зигота, яка дає початок новій особині.

Оогамія є найбільш складною формою статевого розмноження („оон” - яйце). На рослині утворюються два типи особливих материнських клітин. Одні мають назву антеридії, в них утворюються дрібні рухливі чоловічі гамети і називаються сперматозоїдами. Другий тип клітин називають оогонії або архегонії. Вони містять по одній великій нерухомій клітині – яйцеклітині. Після злиття яйцеклітини і сперматозоїда утворюється зигота, з якої після певного періоду спокою виростає нова рослина.

Водорості мають дуже стародавнє походження. Завдяки постійності умов життя у водному середовищі, в якому вони виникли та витримали цілі геологічні епохи, вони збереглися до сучасних днів у формах, які мало відрізняються від первісних. Еволюція водоростей йшла від рухливих форм до нерухливих, від найпростіших одноклітинних, мікроскопічно малих форм до багатоклітинних складних форм. Найстародавніші – це синьо-зелені водорості.

Господарське значення водоростей дуже велике і неухильно зростає. Як автотрофні рослини вони переробляють велику кількість мінеральних речовин та вуглекислий газ в органічну масу, утворюючи величезні запаси їжі для тваринного світу морів, океанів та прісних водоймищ. Вони виробляють величезну кількість кисню і , поглинаючи багато вуглекислого газу, очищують водойми. Багато видів водоростей накопичує велику кількість йоду, броду, необхідного в медицині. Часто вони і є основним джерелом цих речовин. В прісних водоймах водорості приймають участь в утворенні сапропелю, або органічного мулу, який містить велику кількість органічних речовин і часто використовуються для грязелікування. З давнини водорості вживають в їжу, особливо в приморських країнах Англії, Франції, Швеції, Фінляндії, Японії та на Тихоокеанському узбережжі Росії. Найбільшою популярністю користується морська капуста – бура водорість – Ламінарія та близькі до неї види. В їжу також йдуть червоні та зелені водорості. У народному господарстві водорості використовують для виготовлення клею, необхідного у текстильній промисловості та у будівництві як додаток до цементу. Ще водорості використовують як корм для худоби у сирому, сухому та силосованому вигляді. Ними удобрюють ґрунт.

Водорості, особливо морські, можуть бути шкідливими, коли вони у великій кількості покривають підводні частини кораблів.

При масовому відмиранні водоростей псується вода, що може викликати загибель риби та інших водних мешканців. Усі водорості поділяються на декілька відділів: зелені, червоні, бурі, діатомові та ін.

**Лишайники** – це симбіотичні організми, талом яких складається із двох компонентів, водоростевого та грибного, з новими морфологічними, фізіологічними та екологічними властивостями. Відомо понад 20 тисяч видів лишайників.

Від інших організмів, у тому числі й від окремих грибів і водоростей, вони відрізняються за формою, будовою, характером обміну речовин, наявністю лишайникових речовин, способами розмноження, повільним ростом (від 1 до 8 мм за рік).

Слань або талом лишайників складається з переплетених ниток грибниці – гіфів і розміщених між ними клітин або ниток водоростей. Будова, життєві форми лишайників, тобто їх структура – наслідок тривалого формоутворюючого процесу на основі симбіозу. У більшості лишайників щільні сплетення грибних ниток утворюють верхній та нижній коркові (пробкові) шари. Під верхнім шаром корки розташовується шар водоростей, де здійснюється фотосинтез та накопичуються органічні речовини. Нижче знаходиться серцевина із пухких гіф та повітряних порожнин, її функція – проведення повітря до клітин водоростей

Гриби, що входять до складу лишайників, повністю знаходяться у повітряному середовищі і мають ряд особливостей. Стінки клітин перфоровані і клітини з'єднуються цитоплазматичними місточками. Оболонки гіф потовщені, забезпечують механічну стійкість талому. У багатьох лишайників гіфи можуть ослизнювати, чого не буває у вільноживучих грибів. До того ж лишайникові гриби мають жирові клітини, або жирові гіфи.

За морфологічними ознаками лишайники поділяють на кіркові, листуваті та кущисті.

У кіркових, або накипних, лишайників слань має вигляд забарвленої кірочки або нальоту, що дуже щільно приростає до субстрату. Товщина кірочок різна – від ледве помітного накипу або порошкоподібного нальоту до 0,5 см. Накипні лишайники ростуть на поверхні ґрунтів, гірських порід, на корі дерев та кущів, оголеній деревині, що гниє. До цієї групи лишайників входить найбільше видів, що трапляються в різних умовах.

Листуваті лишайники мають форму пластинок різного забарвлення, горизонтально розміщених на субстраті. Характерною особливістю листуватих лишайників є неоднакові забарвлення й будова верхньої і нижньої поверхонь слані. У більшості з них на нижній частині утворюються органи кріплення до субстрату – ризоїди, що складаються із зібраних у пучки гіфів. Вони ростуть на поверхні ґрунту, серед мохів. Листуваті лишайники порівняно з накипними є більш високоорганізованими формами.

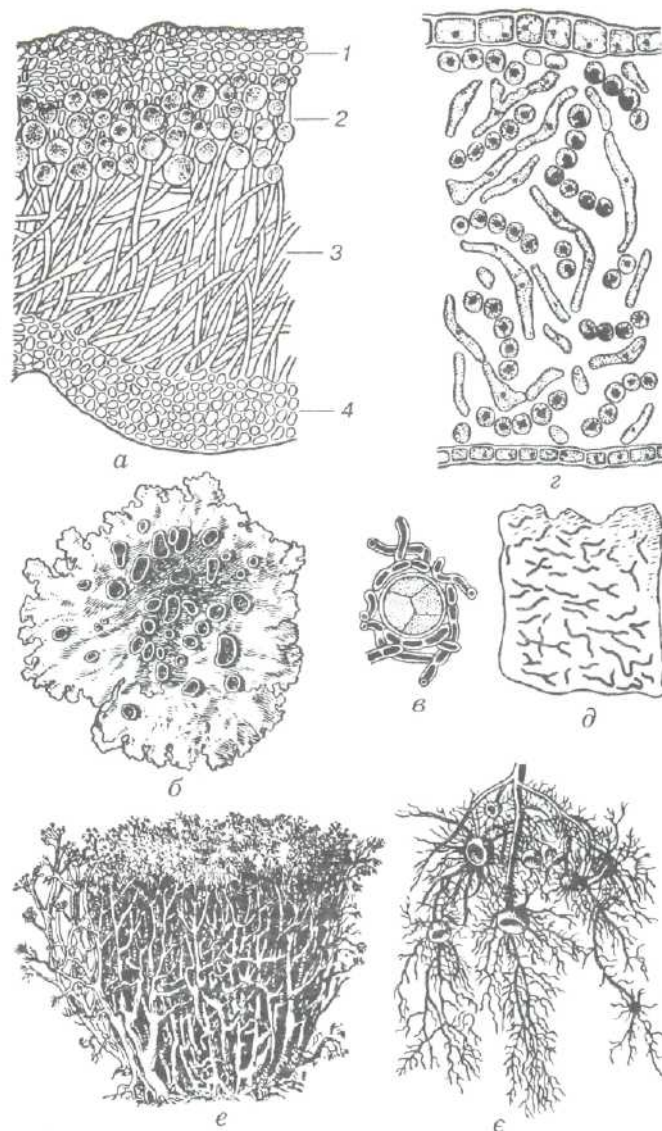


Рис.2.1 – Лишайники: а – поперечний переріз; б – загальний вигляд; в – початкова стадія утворення соредії листуватого лишайника паргелії; г – поперечний переріз гомеомерного лишайника; д – накипний лишайник на корі дерева; е – кущистий лишайник – ягель; є – кущистий бородатий лишайник; 1 – верхній кірковий шар; 2 – гонідіальний шар; 3 – серцевинний шар з гіфів; 4 – нижній кірковий шар.

У кущистих лишайників слань має стеблоподібну форму, прикріплюється до субстрату невеликими ділянками нижньої частини, а верхня частина розгалужена і піднята над поверхнею або звисає з дерев

подібно до кошлатих грив – „бородаті лишайники”. За рівнем організації кущисті лишайники є найвищим етапом розвитку слані. Їхня слань буває різних розмірів: від кількох міліметрів до 30-50 см. Бородаті лишайники можуть досягати 7-8 м.

Розмножуються лишайники в основному вегетативно – частинами слані, які не є спеціалізованими „органами” вегетативного розмноження. Крім того, розмноження здійснюється іридіями (виростами слані), а також соредіями (невеличкими утворами, що складаються з клітин водоростей, обплетених гіфами грибів). Соредії та іридії – особливі „органи” розмноження лишайників як комплексних організмів. Гриби і водорості лишайників також зберігають властиві їм способи розмноження. Соредії утворюються всередині слані листуватих та кущистих лишайників. Сформовані соредії виштовхуються із слані назовні, підхоплюються й разносяться вітром. За сприятливих умов вони проростають у нових місцях і утворюють нові лишайники. Так розмножуються близько 30% лишайників.

Іридії мають вигляд зернин чи маленьких листочків. Усередині цих виростів містяться клітини водоростей, оточених гіфами грибів. Разом з шматочками слані вони відламуються тваринами чи людиною і за сприятливих умов розростаються в лишайник. Розмноження іридіями трапляється у 15% лишайників.

Живлення лишайників здійснюється за рахунок процесів фотосинтезу в клітинах водоростей. Синтезовані при цьому органічні речовини використовуються грибом. Дихання, поглинання води та мінеральних солей забезпечує грибний компонент слані лишайника. Активність процесів фотосинтезу, дихання, поглинання води та мінеральних солей залежить від освітленості, температури, вологості. Інтенсивність фотосинтезу у лишайників за оптимальних умов значно нижча, ніж у автотрофних рослин. Проте органічних речовин достатньо, щоб забезпечити нормальну життєдіяльність лишайників.

Лишайники невибагливі до умов середовища і характеризуються високою стійкістю проти впливу несприятливих факторів. Вони можуть рости в найрізноманітніших умовах освітлення й вологості, легко витримують тривалу нестачу води, різні коливання температури, однак по-різному реагують на забруднення повітря. Деякі з них не витримують навіть малого забруднення і гинуть, інші – живуть лише в населених пунктах, у тому числі в промислових містах; тому їх можна використовувати як біоіндикатори для оцінки чистоти повітря.

Характерна біологічна особливість лишайників – утворення так званих лишайникових кислот, які відкладаються на поверхні гіфів у вигляді кристаликів, паличок, зерняток тощо. Ними зумовлений колір лишайників. Відомо до 150 лишайникових кислот, які, крім лишайників, ніде не зустрічаються. Біологічне значення їх ще не вивчене. Деякі з них

мають антибіотичні або токсичні властивості і, очевидно, виконують захисну функцію.

У зв'язку із значним поширенням лишайники відіграють важливу роль у природі як продуценти біомаси.

Селячись на гірських породах, вони сприяють їх вивітрюванню, а після відмирання утворюють невелику кількість гумусу, на якому можуть оселятися інші рослини. Ось чому їх називають „піонерами рослинності”. Лишайники є укриттям для багатьох безхребетних тварин (кліщі, сіноїди, ногохвости).

Лишайники широко використовуються людиною в господарській діяльності. Насамперед вони є цінним кормом для північних оленів (ягель). Деякі з них використовує людина в їжу (центарія ісландська, умбілікарія їстівна). В їжу використовують також лишайники роду аспіцилія, відомі під назвою „манна небесна”. З лишайників добувають спирт, лакмус, фарби; їх використовують як сировину для парфумерної промисловості, в медицині для виготовлення ліків.

Враховуючи повільний ріст лишайників, їх використання має бути планомірним, щоб не завдати непоправної шкоди природі.

## **2.2 Вищі рослини. Вищі спорові рослини**

За зовнішнім виглядом, будовою і біологічними особливостями вищі рослини дуже різноманітні. До них крім квіткових і голонасінних належать папороті, хвощі, плауни і мохи. Сучасних вищих рослин відомо не менш як 300 тис. видів.

Вищі рослини – це основний етап еволюційного розвитку рослинного світу. У них виробилось багато різних пристосувань до життя в різних умовах суходолу. З вищих рослин найбільшого розвитку і пристосування до наземного способу життя досягли покритонасінні або квіткові.

До вищих рослин відносяться ті, розвиток яких супроводжується утворенням зародку, а тіло розчленоване на стебло, корінь, листя. Це багатоклітинні складні організми, клітини яких диференційовані і утворюють різні тканини, які мають визначне функціональне значення. Характерна риса вищих рослин – наявність провідної системи (трахеїд та судин), які забезпечують обмін речовинами між полярними частинами організму. Звідси виникла назва їх – судинні.

Вищі рослини – наземні організми і особливості їх будови обумовлені пристосуванням до мешкання на суші. Водні вищі рослини – це вторинне (другорядне) явище.

Для вищих рослин характерним є чітко виражене чергування двох поколінь статевого (гаметофіта) і безстатевого (спорофіта). Спорофіт почав поступово домінувати над гаметофітом. Лише у мохоподібних гаметофіт переважає над спорофітом.

Спорофіт – нестатеве диплоїдне покоління, на якому утворюються органи нестатевого розмноження – спорангії. В них після редуційного поділу (мейозу) утворюються гаплоїдні спори. З них розвивається гаплоїдний гаметофіт.

Основні загальні особливості вищих рослин слідуючі.

1. Виникнення та поглиблення відмін між спорофітом та гаметофітом, переважання спорофіту над гаметофітом (за виключенням Мохів).

2. Поява багатоклітинних статевих органів та шару клітин, які захищають їх від висихання.

3. Збільшення розмірів спорофіту, та як слідство того, - зростаюче розчленування тіла, викликане необхідністю збільшення поверхні; кореня – для забезпечення споживання рослин у воді та мінеральних солях; листя – для підтримання необхідного рівня фотосинтезу.

4. Виникнення покривної тканини – епідерми, яка зверху має захисну плівку (кутикулу) та зберігає рослину від висихання. Розвиток кутикули привів до утворення продихів – високоспеціалізованого апарату, регулюючого газообмін та випаровування води рослиною.

5. Посилення механічної стійкості стебла шляхом ущільнення клітинної стінки та просякнення її лігніном, що надає жорсткість целюлозному остову клітинної оболонки.

Вищі рослини з'явилися на суші в кінці силурійського періоду, біля 415-430 млн років тому назад у вигляді невеликих за розмірами та примітивних за будовою риніофітів (псилофітів). Предками перших наземних рослин були зелені водорості. Основний напрямок еволюції наземних рослин полягав у досконалості спорофіту, який в наземних умовах значно життєздатний ніж гаметофіт. Рослини, які нас оточують, папороті, злаки, різнотрав'я, хвойні та листяні дерева – спорофіти. Основну частину біомаси на Землі, біля 90%, складають наземні рослини.

Вищі рослини поділяють на вищі спорові та вищі насінні. Вищі спорові розмножуються спорами, до них відносяться мохи, хвощі, плауни, папороті. Вищі насінні розмножуються за допомогою насіння. Існує два відділи насінних рослин – Голонасінні та Покритонасінні.

**Відділ Мохоподібні або Мохи** є окрема група вищих рослин, розвиток яких привів до еволюційного глухого кута. В життєвому циклі мохів, як і інших рослин, є чергування двох фаз – спорофіта та гаметофіта. Проте домінує гаметофіт, тоді як у всіх інших вищих рослин домінує спорофіт. Саме тому Мохи розглядають як самотійну бічну гілку в еволюції рослин.

Гаметофіт являє собою листоподібний талом або рослину у вигляді пагона, що розчленований на стебло й листки. Коренів немає, їх функцію виконують ризоїди – вирости поверхневих клітин тіла. Статеві органи (антеридії і архегонії) багатоклітинні. Спорофіт (спорогон) відіграє підпорядковану роль. Морфологічно він складається із стоги,

циліндричної ніжки, на верхівці якої розміщується куляста, еліптична або циліндрична коробочка. В ній утворюється спорангій зі спорами. Спорогон тісно пов'язаний з гаметофітом, оскільки отримує від нього воду і поживні речовини, тобто паразитує на гаметофіті.

Гаметофіт розвивається із галоїдної спори. У різних видів мохів гаметофіт може бути одностатевим (двodomним) або двостатевим (однодомним).

У мохоподібних з проростанням спори починається статеве покоління, воно закінчує своє існування утворенням гамет. Безстатеве покоління розпочинається проростанням зиготи і закінчується утворенням спор. Крім спороутворення мохам властиві і інші види безстатевого розмноження – вегетативний (виводкові бруньки, гілки та багатоклітинні виводкові тільця).

Мохоподібні існували ще у кам'яновугільному періоді та у теперішній час їх нараховують 25 тисяч видів. Це, в основному, багаторічні рослини, широко розповсюджені у вологих місцях мешкання повсюди, від арктичної тундри до помірних зон північної та південної півкулі, до високогірних лісів тропічного поясу. Звичайні розміри мохів незначні, бо у них відсутня провідна система. Максимальний розмір тіла – 60 см.

Мохоподібні за своєю організацією і екологією ще близькі до водоростей. Як і водорості, вони не мають судин і коренів. Деякі примітивні представники мають вегетативне тіло у вигляді дихотомічно розгалуженого талому, подібного до талому водоростей. Запліднення пов'язане з водою. Серед мохоподібних немає здерев'янілих форм.

З трьох класів мохоподібних тільки листостеблові називають справжніми мохами. Вони відіграють важливу роль у рослинних суспільствах. До них відносять широко розповсюджені зозулин льон та сфагнум. Зозулин льон – багаторічна дводомна рослина. Антеридії та архегонії розвиваються на верхівках стебел. Запліднення відбувається під час дощу або в росі рано навесні. Після запліднення з яйцеклітини розвивається спорофіт, який є ніби продовженням жіночого екземпляра гаметофіта.

Зозулин льон широко розповсюджений у смерекових лісах, на болотах, разом із сфагнумом бере участь в утворенні торфу. Зозулин льон може вбирати води в чотири рази більше за власну масу. Щільний покрив цього моху затримує атмосферну вологу. Це може сприяти заболочуванню лісу.

Сфагнові або білі мохи. Білими їх називають тому, що в сухому стані вони мають білуватий колір. До них належить один рід сфагнум, 350 видів. У флорі України відомо 30 видів. Гаметофіт сфагнуму складається з невисоких галузистих стебел і листків, у дорослих рослин ризоїдів немає. Ріст верхівковий. Це однодомна рослина. На її верхівках утворюються

архегонії, в пазухах листків – антеридії. Оскільки ризоїдів немає, сфагнум отримує мінеральні речовини через стебла і листки, частково – з атмосферного пилю, що осідає на них і розчиняється кислотами, які виділяє рослина. Клітини листка двох видів: а) зелені, асиміляційні – довгі вузькі; б) мертві – прозорі, широкі, ромбоподібні; їхні оболонки мають спіральні й кільчасті потовщення, що запобігає спаданню стінок клітини. Мертві клітини легко вбирають воду і довго утримують її, потім віддають живим клітинам. Ця обставина призводить до заболочування ґрунтів. На занадто вологому ґрунті дерева ростуть погано і ліс поступово зникає, починає розвиватися болото.

Наростаючи щорічно верхньою частиною пагонів, знизу сфагнові мохи відмирають і перетворюються на торф. Нашарування нових покривів упродовж тривалих років призводить до утворення потужних пухких торфовищ. Процес торфоутворення відбувається завдяки постійному перезволоженню, відсутності кисню і створенню сфагнумом кислого середовища, що перешкоджає розвитку грибів і бактерій. Припиняється гнилісне розкладання мертвих мохів за кислого середовища та виділення мохами сфагнолу – особливої антисептичної речовини. Наростання торфу, навіть за сприятливих умов, відбувається дуже повільно – за 10 років нагромаджується шар завтовшки 1 см.

Торф широко використовується в різних галузях господарства. У сільському господарстві його застосовують як підстилку для тварин, як добрива для ланів, іноді – як замітник грубих кормів. У промисловості його використовують як будівельний матеріал (пресовані плити), як хімічну сировину: з нього добувають карболову та оцтову кислоти, парафін, смолу, спирт. В медицині й ветеринарії сфагнум використовують як перев'язний матеріал. Сфагнум характеризується бактерицидними властивостями, оскільки містить сфагнол – протигнильну речовину і це теж використовується в медицині.

Мохи мають і негативне значення. Утворюючи суцільні килими на луках, у лісах, вони утруднюють аерацію ґрунту, це є причиною заболочування. Сфагнові мохи можуть самозайматися, що часто є причиною лісових пожеж.

**Плауноподібні або Плауни** стародавні рослини виникли від псилофітів, досягли розвитку у кам'яновугільному періоді. У той час існували гігантські форми плаунів – лепідодендрони до 30 м заввишки, 1 м у діаметрі, покриті шпичаковими листочками довжиною 1 м та завширшки в 1 см. їх коріння завдовжки 50 см було без кореневих волосків. Мешкання в напівзануреному стані у болотистому ґрунті в умовах насиченого водяною парою повітря того періоду викликало сильний розвиток повітряної тканини, по міжклітинниках якої повітря доходило до усіх органів рослин. До початку мезозойської ери більшість плаунів вимерло і



разом з велетенськими хвощами утворило на Землі поклади кам'яного вугілля.

У теперішній час плаунів біля 1000 видів. Це трав'янисті, багаторічні переважно вічнозелені рослини. Живуть на ґрунті, на стовбурах дерев, гілках; мають прямостоячі, особливі пагони, повзучі довжиною до 1,5-10 м. У повзучих від головного стебла відходять у ґрунт додаткові та бокові корені. Верхівкові пагони закінчуються спороносними колосками, на кінці яких містяться спорангії, де дозрівають спори. За сприятливих умов із спори проростає невеликий заросток, гаметофіт. Його називають у плаунів – протоневою. Клітини заростка не містять хлорофілу, і він розвивається під землею впродовж 12-20 років, ведучи сапрофітний спосіб життя, живлячись за допомогою грибів (мікориза). Зміна статевого і нестатевого поколінь у плаунів, хвощів, папоротей відбувається однаково.

Тривалість життя спорофіту може досягнути декілька десятків років. Деякі види плаунів використовуються людиною. Так, плаун-баранець відіграє певну роль в медицині. Деякі види плаунів вміщують отруту, яка за характером дії нагадує отруту змії кураре; її використовують в фармакології, а спори деяких видів вживають як дитячу присипку, бо вони дуже швидко поглинають вологу.

Отже, можна зробити деякі висновки:

- у плаунів у індивідуальному життєвому циклі переважає спорофіт над гаметофітом; спорофіт виконує функцію фотосинтезу;

- спорофіт і гаметофіт, тобто нестатеве і статеве покоління у плаунів розділені; існують окремо;

- у спорофіта спостерігається найдавніший тип галуження пагонів – дихотомічний;

- сучасні плауни – трав'янисті невеликі рослини.

**Хвоцєподібні або хвощі** – нечисленна група вищих рослин, їх біля 20 видів, представлені переважно викопними формами. Вони виникли в девонському і досягли свого розквіту в кам'яновугільному періоді, утворивши найрізноманітніші форми – навіть до гігантів заввишки близько 13 м.

Сучасні хвощі – багаторічні трав'янисті рослини з добре розвинутим підземним стеблом – кореневищем, від якого відходять додаткові корені. Наземна частина стебла досягає 1м, у тропічних форм – більше. На відміну від інших вищих спорових рослин у хвощів пагони складаються із члеників (міжвузол) та вузлів з мутовчастим розташуванням листків. Листки хвощів – це дуже змінені бічні гілочки, тобто також мають членисту будову. Друга особливість хвощів – накопичення кремнезему в стінках клітин усїєї рослини, а також на поверхні епідерми. Зовні шар кремнезему відіграє механічну та захисну роль: хвощі практично не пошкоджуються слимаками, молюсками, комахами; їх уникають хребетні тварини.

Підземне стебло, кореневище, хвощів розташовується на різній глибині. Два типи кореневищ горизонтальні і вертикальні: горизонтальні більш товсті з довгими міжвузлами. На кореневищах утворюються бульби, які представляють собою потовщені та видозмінені міжвузла пагонів. Клітини бульб величезні і заповнені крохмальними зернами. Навесні на кореневищах виростають надземні пагони із спороносними колосками, в яких утворюються гаплоїдні спори. Вони мають стрічкоподібні вирости, якими чіпляються одна до одної, а тому проростають групами, утворюючи хлорофілоносні гаметофіти. Одні з них – чоловічі заростки з антеридіями, другі – жіночі з архегоніями. Після запліднення за участю води розвивається новий організм. Після висипання спор пагони відмирають, а на їхньому місці виростають зелені галузисті (вегетативні, літні) пагони. У хвощів роздільне існування спорофіта і гаметофіта.

Хвощі є індикаторами кислотності ґрунтів; літні пагони використовують як сечогінний та кровоспинний засіб. Завдяки жорсткості стебел, пов'язаній з наявністю в них кремнезему, хвощі використовують для шліфування меблів, чищення посуду. Хвощі – злісні бур'яни, оскільки легко розмножуються вегетативно. Серед хвощів трапляються і отруйні, як хвощ болотний.

Хвощі зустрічаються від тропіків до полярних районів, в основному, в північній півкулі, їх немає в Австралії. Вони можуть жити як у болотистих, так і в сухих місцевостях.

**Папоротеподібні або папороті** поширені фактично по всій земній кулі, починаючи з пустель і закінчуючи болотами, рисовими полями й солонуватими водоймами. Найрізноманітніші вони в тропічних вологих лісах, де представлені як деревоподібними формами (до 25м заввишки), так і трав'янистими та епіфітними (що ростуть на стовбурах і гілках дерев). Трапляються види папоротей завдовжки всього кілька міліметрів.

У папоротей, як і у хвощів і плаунів в індивідуальному життєвому циклі спорофіт переважає над гаметофітом і існують вони самостійно.

Звичайна рослина папороті – безстатеве покоління, або спорофіт. Майже у всіх папоротей він багаторічний, хоч є небагато видів з однорічним спорофітом. Папороті мають додаткові корені. Листки, як правило, за масою й розмірами переважають стебло. Стебла бувають прямостоячі (стовбури), повзучі (кореневища) або виткі; часто розгалужуються. У помірній зоні папороті (страусове перо, щитник чоловічий) – багаторічні трав'янисті рослини з добре розвинутим кореневищем, від якого відходять численні додаткові корені. Над землею розвиваються великі перисторозсічені листки – вайї. Молоді листки спіральні закручені, в міру росту вони розкручуються. У деяких видів розвиток листка триває до трьох років. На відміну від інших рослин листки папороті ростуть не основою, а верхівкою, як стебла, що свідчить

про їхнє походження від стебла. Їх розміри можуть становити від кількох міліметрів до трьох і більше метрів. У більшості видів листки виконують дві функції – фотосинтезуючу і спороутворювальну. На нижній поверхні листка зазвичай знаходяться коричневі горбки – соруси з розміщеними в них спорангіями. Зверху соруси вириті покривальцями. У спорангіях у результаті мейозу утворюються гаплоїдні спори, за допомогою яких і відбувається розмноження папороті.

На вологому ґрунті спори проростають, розвивається гаплоїдний заросток – гаметофіт – маленька зелена серцеподібна пластинка завбільшки до 1см. Заросток росте в затінених, вологих місцях і прикріплюється до ґрунту за допомогою ризоїдів. На нижньому боці гаметофіта розвиваються антеридії та архегонії. Запліднення відбувається лише за наявності достатньої кількості вологи. Із зиготи розвивається спорофіт. Спочатку він росте як паразит на гаметофіті, але невдовзі у нього формуються власні корені, стебло і листки, отже він стає самостійною рослиною. На цьому закінчується цикл розвитку папороті.

У багатьох видів папоротей спори однакові за будовою та фізіологічними властивостями. Це рівноспорові папороті, із яких розвивається двостатевий гаметофіт- заросток. Серед сучасних папоротей є види, спорангії яких утворюють спори нерівних розмірів: дрібні – із них розвивається чоловічий гаметофіт, та великі – із них жіночий гаметофіт.

Спори нерівної величини (різноспоровість) в еволюції вищих спорових рослин виникали неодноразово. Особливо велике значення це явище має для папоротей, оскільки воно стало основою виникнення насінних рослин. Біологічні переваги різноспоровості полягають у тому, що гаметофіти розвиваються всередині спори за рахунок накопичених в ній поживних речовин. Поживні речовини мегаспори (великої) після її запліднення забезпечують незалежність спорофіту від зовнішніх джерел живлення. Завдяки цьому розвиток відбувається швидше, що дає змогу краще переносити мінливі умови зовнішнього середовища. Висока пристосованість папоротей зумовила велике різноманіття їх життєвих форм. Хоч більшість папоротей віддають перевагу вологим місцям, серед них зустрічаються засухоустійкі види, які ростуть у пустелі, у розщілинах скель; у тропічних лісах, крім наземних форм, багато ліан.

У сільському господарстві використовують папороть аззолу, яка живе у симбіозі з азотфіксуючою синьо-зеленою водорістю. Аззолу культивують на рисових ланах, як джерело азотного живлення. Молоде листя деяких видів папоротей люди використовують у їжу. Кореневище щитовника чоловічого вміщує глістогінні речовини, тому його використовують у медицині.

### 2.3. Вищі насінні рослини. Голонасінні. Покритонасінні

Усі розглянуті вище відділи наземних рослин мають дві загальні функціональні властивості:

- для здійснення статевого процесу їм необхідна вода і це обмежує у цілому їх розповсюдження;
- утворені спори дрібні, вміщують мало поживних речовин і мають слабку життєздатність.

Цим обумовлений повільний ріст та визрівання, як гаметофіту, так і спорофіту. Більш прогресивними з еволюційної точки зору виявилися групи рослин, у яких жіночі спори збільшилися у розмірі за рахунок накопичених речовин. Проростаючи, мегаспори дають жіночий гаметофіт, утворюють великі яйцеклітини, які після запліднення забезпечують зародок спорофіту достатньою кількістю поживних речовин..

Різносторовість виникає незалежно у різних групах спорових, досягає найбільшого відбиття у папоротеподібних. На цій основі ще у пізньому девоні виникли „насінні папороті”, які дали початок голонасінним рослинам. Ці папороті вимерли ще у крейдяному періоді.

До голонасінних відносяться рослини, які розмножуються насінням, але не утворюють плодів. Ті рослини, у яких насіння покрите плодом, називають покритонасінними. Насінні рослини відрізняються перш за все тим, що головним зародком розселення виду служить якісно нове утворення – насіння. Це маленький спорофіт з зародковим корінцем, брунечкою і зародковими листочками – сім'ядолями. В ньому є запас поживних речовин, необхідних для першопочаткового стану розвитку, звільнення із сім'яних оболонок та укорінення.

**Відділ Голонасінні** дістали таку назву тому, що їхнє насіння розвивається на споролистках відкрито, не обгорнуте стінкою зав'язі („голе”). Поява насіння, яке має запас поживних речовин і захищене шкіркою – значний ароморфоз, що зумовив широке й швидке поширення голонасінних рослин на суші. В процесі еволюції насінина з'явилася раніше, ніж квітка й плід. Не менш важливим пристосуванням до життя на суші є можливість внутрішнього запліднення ( без води). Пилок голонасінних рослин переноситься повітряними течіями. Потрапляючи на розміщений відкрито насінневий початок, він утворює пилову трубку, яка досягає яйцеклітини і забезпечує злиття гамет. Після запліднення з насінневих зачатків формується насіння.

З'явившись у кам'яновугільному періоді палеозойської ери, голонасінні досягли розквіту і набули значного поширення в мезозойську еру. Проте вже на кінець ери багато з них вимерло, поступившись місцем покритонасінним рослинам.

Сучасні голонасінні поділяють на класи: саговники, гінкгові, гнетові і хвойні. Найбільше значення з них мають хвойні. Вони широко

розповсюджені особливо у північній півкулі, де утворюють великі масиви хвойних лісів. У природі і у житті людини хвойні займають друге місце після квіткових рослин. Їх нараховують 560 видів. Такі добре відомі види, як сосна, смерека, піхта, модрина, кипарис, кедр. Широко розповсюджена у нас назва сибірський кедр означає сибірську сосну. Види роду кедр ростуть у країнах Середземномор'я (ліванський кедр), один вид в Гімалаях (гімалайський кедр). До хвойних відноситься яловець, секвоя – 100м заввишки і 11м у діаметрі, мамонтове дерево – до 12м у діаметрі. Трав'янистих рослин серед хвойних не виявлено.

Назву рослинам дали через голчасті (лускоподібні) листки – хвою, яка розміщена на вкорочених пагонах поодиноці або зібрана в пучки. У більшості хвойних листки багаторічні, однак, у деяких видів вони опадають щороку (модрина).

Всі хвойні характеризуються стрижневим коренем із сильним боковим розгалуженням, яке вміщує мікоризу. Стебло хвойних складається із кори, деревини та слабо виявленої серцевини. У стовбурах старих дерев серцевина ледь помітна. Як у корі, так і у деревини багатьох видів хвойних є смоляні ходи, або канали, заповнені ефірними маслами, смолою.

Хвойні широко використовуються у народному господарстві, раніш за все як будівельний матеріал і сировина для целюлозно-паперової промисловості. При цьому найбільшу площу тайгових лісів займає модрина, потім сосна і смерека. Особливою міцністю і довговічністю відзначається деревина модрини, бо вона стійка до гниття. Дуже міцна і красива деревина тіссу. Вона не має смоляних ходів. Кипарис також має міцну і красиву деревину. До кипарисових відноситься секвоя, виключно довговічне дерево. Деякі особини цього виду відзначаються тривалістю життя до 4 тисяч років. Секвоя має найбільш цінну деревину (червоне дерево) та використовується як столярний та будівельний матеріал. Представники класу саговникових здавна користуються попитом як харчовий продукт. Назва „хлібне дерево” відбиває вживання серцевини цих дерев як джерело крохмалю для приготування особливого продукту – саго. Вживають в їжу і насіння саговників.

**Відділ Покритонасінні** або квіткові рослини. Це найпоширеніші рослини в рослинному світі. Відділ охоплює 240 тис. видів, які об'єднані в 13 тис. родів і 390 родин. За часом появи на Землі покритонасінні є наймолодшими рослинами. В процесі еволюції представники цього відділу з'явилися пізніше інших, але дуже швидко зайняли домінуюче положення та витіснили багато груп рослин, які з'явилися раніше на Землі. Ці рослини своє непереможне розповсюдження на Землі почали у крейдяний період, коли деякі групи рослин були вже цілком сформовані, а інші – частково чи повністю вимерли. Значне поширення покритонасінних зумовлене їхньою здатністю витримувати яскраве освітлення і сухість

повітря, високою пристосовуваністю до мешкання у різних умовах суходолу.

Для цього квіткові рослини мають цілу низку особливостей будови – значних ароморфозів. Насамперед їхньою характерною ознакою є наявність квіток, плодів, насіння. Насіння формується з насінневих зачатків, захищених стінками зав'язі, що перетворюються на оплодень. Саме через це квіткові рослини називають ще покритонасінними. Маточка із зав'яззю, стовпчиком, приймочкою, плід, що розвивається із зав'язі маточки, - нові органи, характерні лише для покритонасінних рослин. Гаметофіт редукований до кількох клітин, що значно прискорює його розвиток. Утворенню насіння передують запилення квіток і подвійне запліднення. Для запилення, поширення плодів і насіння у квіткових рослин є різні пристосування.

Для покритонасінних характерна найвища і найскладніша будова вегетативних органів, що дає їм можливість максимально пристосуватись до умов навколишнього середовища. У них добре розвинута провідна система, яка поєднує надземну і підземну частини рослин.

Ростуть покритонасінні в усіх кліматичних зонах від тропіків до тундри і становлять основну масу рослинності на Землі. Ці рослини представлені деревами, кущами та еволюційно більш молодими травами. Вважають, що предком квіткових рослин була одна із гілок предків вимерлих насінних папоротей.

Починаючи з середини крейдового періоду, покритонасінні займають домінуюче положення. Більшість з них – автотрофи, однак є й вторинні гетеротрофи – комахоїдні рослини (росичка, пухирник). Близько 400 видів квіткових рослин позбавлені хлорофілу і ведуть частково (омела) або повністю (повитиця, вовчок) паразитичний спосіб життя.

Відділ покритонасінних рослин ділять на два класи: дводольні і однодольні. Еволюція обох класів, зв'язаних спільністю походження від якихось дводольних предків, проходила самостійно, тому вони мають ряд відзнак. Загальний напрям еволюції покритонасінних найбільш вдало відбито в системі російського систематика акад. Гроссгейма.

Слід пам'ятати, що немає ні однієї ознаки абсолютного значення, яка б розділила ці два класи, а лише сукупність ознак дає цьому підставу. Однодольні, як гілка еволюції покритонасінних, беруть початок від примітивних дводольних і тому розглядаються за ними.

Клас дводольні за кількістю видів займає перше місце у світовій флорі. До цього класу відносять більш 120 тисяч видів, які розподіляються між 264 родинами. Багато з них мають першорядне практичне значення або ж уявляють величезний теоретичний інтерес. До цього класу відносять такі родини: Мальвові, Ленові, Бобові, Розані, Капустяні, Макові, Гречані, Пасльонові, Гарбузові, Айстрові та ін. Рослини, які відносяться до цих

родин мають важливе практичне значення, бо це більшість культурних рослин, які вирощують в сільському господарстві.

Таблиця 2.1 Найголовніші ознаки дводольних і однодольних рослин

Дводольні	Однодольні
1. Зародок з двома сім'ядолями	1. Зародок з одною сім'ядолею
2. Сім'ядолі мають бокове положення	2. Сім'ядоля має верхове положення
3. Квітки частіше 5 – 4 членні	3. Квітки частіше 3- членні
4. Розвинута система головного кореня, корінь має камбій	4. Розвинута частіше система додаткових коренів, корінь немає камбію
5. Провідні пучки стебла на поперечному розрізі розташовані кільцем, відкриті (з камбієм)	5. Провідні пучки стебла на поперечному розрізі розташовані безладно, закриті (без камбію)
6. Листки прості або складні, переважно з сітчатим жилкуванням, часто з прилиstickами	6. Листки переважно прості, з паралельним та дуговим жилкуванням, без прилиstickів

Клас однодольні вміщує 64 тисячі видів, розповсюджених по всій Земній кулі. Основні життєві форми – переважно трави, однорічні, дворічні, багаторічні; рідше дерева, чагарники, ліани. Серед них багато видів, пристосованих до визначних умов мешкання: водно-болотних, ефемерів, епіфітів. Однодольні можна характеризувати як геофіти, тобто рослини, які пристосовані до перенесення несприятливих умов життя у ґрунті, куди занурені органи вегетативного розмноження: кореневища, бульби, цибулини та ін. Багато однодольних пристосовано до життя на болотах та на дуже вологих ґрунтах. З іншого боку у таких однодольних, як у злаків добре подана група видів пустельного клімату – ксерофіти та ефемери. Найбільш розвинуті однодольні стоять на більш високому ступені розвитку покритонасінних (род. Зозулинцеві ). Однодольні являють собою натуральний ряд розвитку, де окремі ряди та родини демонструють схожу спеціалізацію та взаємозв'язки перехідними формами.

Найбільш поширені родини цього класу: Лілейні, Злакові, Цибулеві, Зозулинцеві.

### 3. Географія рослин

Географія рослин вивчає закономірності розповсюдження рослин (видів, родів і т. д.) по земній поверхні, а також склад флори різних територій. До її задач входить накопичення та узагальнення фактичного матеріалу про сучасне розповсюдження рослин та виявлення конкретних причин, якими обумовлене це розповсюдження. Географічне поширення рослин визначається як сучасними факторами ( клімат, ґрунт та ін.), так й історичними (інша, ніж зараз конфігурація материків, вплив обледеніння та ін.).

Географія рослин вивчає також флору окремих районів земної кулі (континентів, великих природних областей і т.д.). На основі докладного та різностороннього аналізу флор розробляється флористичне районування.

Як і будь-яка область знання, географія рослин тісно пов'язана з другими науками: систематикою, кліматологією, геоморфологією, ґрунтознавством, екологією. До того ж пояснити теперішнє розповсюдження рослин у ряді випадків неможливо без урахування даних палеогеографії. Ця наука подає, частково, відомості про обрис материків в ті давні геологічні епохи, про поширення обледеніння.

Практичне застосування географії рослин пов'язане перш за все з інтродукцією - запровадженням у культуру корисних для людини рослин, наприклад плодових, технічних, декоративних та ін. Знання географії рослин дозволяє науково обґрунтувати їх "переселення" із одних районів земної кулі у інші, гарантує успіх інтродукції. Географія рослин має пряме відношення й до використання ресурсів дикоростучої флори, оскільки відомості про географічне розповсюдження корисних рослин допомагають правильно планувати їх заготівлю.

#### 3.1. Вчення про ареал

Ареалом того чи іншого виду рослин називають територію, у межах якої цей вид зустрічається на земній поверхні. Географія рослин має справу перш за все з ареалами різних видів. Знаючи ареали видів якого-небудь певного роду, можна скласти уяву про ареал усього роду в цілому. Також складається справа з ареалами родини, у склад якої входять ареали окремих родів.

У різних видів ареали дуже різноманітні за розмірами та формою. Ареали одних рослин охоплюють значну територію, других – значно меншу, третіх – зовсім маленьку. Форма ареалу дуже варіює, часто являючи собою фігуру дивовижних обрисів. У одних випадках – єдина цілісна територія, в других окремі ізольовані ділянки і т.д. Різноманіття ареалів дуже велике, причому ареал кожного виду, як правило, індивідуальний, неповторний. Особливо широкі ареали мають деякі



бур'яни. Вони нерідко розповсюджені в межах не тільки якогось одного континенту, а навіть декількох континентів. Прикладом таких рослин можуть бути грицики звичайні (*capsella bursa*). Одна із головних причин такого просторого розповсюдження їх полягає у тому, що бур'яни розвиваються на порушених місцях існування, де гостро послаблена конкуренція між рослинами. До того ж бур'яни відносно невибагливі до умов існування. Широкі ареали мають і деякі водні рослини, наприклад, елодея канадська (*Elodea Canadensis*), ряска мала (*Zemna minor*). Мешканці водного середовища не відчують нестачі вологи і мало залежать від клімату. Крім того, ці рослини здатні швидко розселятися по території, тому що їх насіння, плоди, вегетативні органи легко розносяться водою.

Протилежний випадок являють собою рослини з дуже обмеженим ареалом. Прикладом може бути мамонтове дерево або секвоядендрон гігантський (*Sequoiadendron giganteum*). Область його розповсюдження – це невеликий район у південно-західній частині Північної Америки. Ніде більше на земній кулі це дерево у дикому вигляді не росте.

Ареали багатьох видів рослин відносно стабільні і межі їх не знають різких змін за порівняно недовгі в геологічному масштабі проміжки часу (десятки, сотні років). Які ж зовнішні фактори зумовлюють визначне положення кордонів ареалу?

Головніший із факторів – клімат. Саме кліматичні умови в більшості випадків визначають те або інше положення меж ареалу. При цьому у різних випадках вирішальну роль відіграють різні конкретні особливості клімату. Іноді це занадто низькі температури взимку, які спричиняють загибель рослин, іноді нестача тепла влітку, яка не дозволяє рослинам в належній мірі підготуватися до перезимівлі, що призводить до загибелі. Нерідко негативну роль відіграє надто мала кількість атмосферної вологи впродовж вегетаційного періоду і т. д. У тих випадках, коли клімат є вирішальним фактором, визначаючи межу розповсюдження рослини, говорять про кліматично зумовлені межі ареалу.

Положення меж ареалу може визначатися природними перешкодами, які вид у силу своїх біологічних особливостей не здатен подолати. Такими перешкодами є високі гірські хребти, море, пустеля.

Меншу роль у визначенні межі ареалу відіграють едафічні фактори. Наприклад, якщо певний вид по своїй природі не може рости на піщаному ґрунті, а поруч краю його ареалу є великий масив пісків, то межа неминуче “обійде” цей масив, зрушиться в сторону. У цьому випадку межа едафічно зумовлена.

Нарешті, можлива і така ситуація, коли розповсюдженню того чи іншого виду перешкоджає присутність будь-якого іншого виду, більш сильного у конкурентному відношенні. Межа ареалу визначається конкуренцією.

Необхідно, однак, підкреслити, що головним фактором, визначаючим межі ареалу, слід назвати все ж таки клімат. Решта факторів мають менше значення.

Ні один вид не займає всю територію свого ареалу суцільно, бо він далеко не всюди знаходить сприятливі для себе умови існування.

Саме тому кожна рослина зустрічається тільки в окремих точках, а не скрізь. У одних видів ці точки (місцезнаходження) розташовані на площі більш густо, насичено; у других – більш розсіяно, рідко. У першому випадку рослини відносно маловимогливі до умов існування, порівняно невибагливі. Таким є пирій повзучий (*Agropyron repens*). У другому випадку вид дуже вимогливий до середовища, потребує особливих, специфічних умов існування. Прикладом може бути росянка (*Drosera rotundifolia*), журавлина (*Oxycoccus palustris*). На півдні лісової зони ці рослини суворо приурочені до верхових боліт. А оскільки болота цього типу у даному регіоні розповсюджені порівняно рідко, то і місцезнаходження зв'язаних з цим рослин значно віддалені одне від одного.

Таким чином, ареал кожного виду складається із окремих місцезнаходжень, тобто точок, де вид знаходить для себе необхідні умови існування (відповідний водний і поживний режим ґрунту, визначні температурні умови, відсутність сильніших конкурентів і т. д.). Розподіл місцезнаходжень у межах ареалу визначається перш за все ґрунтовими факторами та умовами рельєфу. Ареал виду часто буває суцільним, тобто безперервним. Іноді він буває роз'єднаним на окремі більш або менш великі частини (роз'єднаний, або диз'юнктивний ареал). Один із типів суцільного ареалу – стьожковий, коли сукупність місцезнаходжень має форму стрічки. Подібний випадок зустрічається, наприклад, у тих рослин, які суворо приурочені до піщаних замулювань великих річок або морських узбереж.

Іноді місцезнаходження виду дуже малі і вони настільки віддалені один від одного, що неможливо говорити про якусь територію, яку займає вид. Так, рідкісна водна рослина розкидана по всіх континентах – південна Франція, Італія, Білорусь, Україна, Воронежська і Курська області, низини Волги, Амурська область, Японія, східна Австралія. У цьому випадку говорять про точений ареал.

Ареали видів не залишаються незмінними протягом довгого часу. Площа їх у одних випадках розширюється, в других скорочується. Початково, у момент свого виникнення, вид часто має незначний за площею ареал (первісний ареал). Потім, якщо умови середовища сприятливі, відбувається розселення виду і ареал поступово розширюється. Зрештою вид досягає своїх країв розповсюдження, ареал перестає суттєво збільшуватися по площі і його кордони більш менш стабілізуються. Це відбувається внаслідок зміни навколишнього

середовища у несприятливому для виду напрямку (похолодання або зсушення клімату). Нарешті від колись широкого ареалу може залишитися тільки дуже незначна його частина. Такі ареали називають реліктовими. Прикладами рослин, які мають подібні ареали, можуть бути мамонтове дерево, тюльпанне дерево та болотний кипарис.

Зміна ареалів часом зводиться не тільки до розширення та скорочення. Може змінюватися також і їх форма. Іноді широкий первісно суцільний ареал згодом виявляється роз'єднаним на декілька окремих ізольованих частин. Часто це властиво ареалам родів. Так, ареал роду магнолія (*Magnolia*) складається із двох частин, одна із яких розміщується у Північній Америці, а друга – в Південно-східній Азії. Кількість таких родів перевищує 150. Це приклади міжконтинентальної диз'юнкції.

Існують роз'єднання ареалів і більш обмеженого масштабу, у межах одного континенту. Прикладом може бути ареал роду Джексонія (*Jacksonia*), розповсюдженого в Австралії. Частина ареалу знаходиться на заході материка, частина – на сході.

Причини диз'юнкції ареалів різноманітні. У деяких випадках первісно цілісний ареал може виявитися роз'єднаним на частини внаслідок розходження континентів. Саме цим можна пояснити, наприклад, диз'юнкції у родині протейних (частина видів в Австралії, частина в Південній Африці, частина в Південній Америці).

Друга можлива причина диз'юнкції – катастрофічні для рослин зміни природного середовища (гороутворення, морські трансгресії, обледеніння і т.д.).

Встановити причини роз'єднання ареалу у кожному конкретному випадку не завжди легко. Диз'юнкції нерідко виникають при дії не якоїсь однієї причини, а водночас декількох.

Серед видів рослин є такі, ареал яких обмежений тільки якимось певним регіоном і поза ним вони ніде більше не зустрічаються в дикому стані. Подібні рослини називають ендемічними або ендемами. Можна говорити, наприклад, про ендеми Криму, Кавказу, Середньої Азії, Австралії та ін. Ендемічними можуть бути не тільки види, але і другі таксони (роди, родини і т.д.)

Одні регіони земної кулі більш багаті ендемами, другі – менш а в третіх ендеми відсутні. Особливо велика доля ендемічних рослин у флорі стародавніх морських островів. Так, у флорі Нової Зеландії нараховується близько 75% ендемічних видів. Стародавні острови особливо багаті ендемами з тієї причини, що їх рослинний світ протягом тривалого часу був повністю ізольований і ніякого обміну рослинами з іншими територіями не відбувалось. В цих умовах у ході еволюції на островах виникли нові види. Поряд з цим тут могли зберегтися і деякі рослини, які вимерли на решті території земної кулі.

Порівняно великий відсоток ендемічних рослин і в високих поясах стародавніх гірських систем (субальпійських і альпійських). Причина цього явища – відсутність обміну рослинами з оточуючими рівнинними територіями. Високогір'я подібні островам у океані; флора їх ізольована. В гірських системах більш молодого віку ендемів значно менше.

Серед ендемічних рослин відрізняють два типи: палеоендеми й неоендеми. Перші являють собою найстародавніші рослини, які вимерли до теперішнього часу повсюди і збереглися тільки на якійсь невеликій території. Неоендеми, навпаки, – молоді види тільки що з'явилися. Їх ареал обмежений, головним чином, з тієї причини, що вони ще не встигли достатньо широко розселитися земною поверхнею.

Необхідно звернути увагу на явища вікаризму. Вікарируючими (заміщаючими) називають види та інші таксони, які відрізняються за морфологічними рисами й близькородинні між собою, але ж територіально роз'єднані. Кожен таксон займає свою територію. Утворення вікарируючих таксонів найчастіше відбувається при роз'єднанні первісно суцільного ареалу.

### **3.2 Вчення про флору**

Флорою називають сукупність видів рослин, що склалася історично, які ростуть на певній території. До складу флори входять рослини різних родів і родин, різні за своїми екологічними особливостями, географічним поширенням, походженню і т.д. У ході формування флори виникали складні та різноманітні процеси: виникали нові види і вимирали старі, змінювався склад рослин за рахунок міграції видів у різних напрямках. Флори формувалися під впливом зовнішнього середовища, раніш усього кліматичних факторів. Таким чином флора – явище складне, зумовлене екологічно та історично.

Флори різних територій значно відрізняються числом складових їх видів. Це пов'язане перш за все з розміром території. Чим вона більша, тим, як правило, і різноманітніша. Багатство флори визначається і деякими іншими факторами, зокрема різноманіттям природних умов в межах територій – кліматичних, органічних, едафічних. Чим різноманітніші умови середовища, тим більше можливостей для існування різних рослин, тим багатша флора. Особливо багата флора великих гірських систем з добре вираженою висотною поясністю, схилами різної експозиції та крутизни, де виходять на поверхню гірські породи різного складу і дуже варіюють ґрунтові умови взагалі. Прикладом може служити Кавказ, де нараховується більше 6000 видів.

Багато флори може бути зумовлене і історичними причинами. Найстаріші флори, вік яких вимірюється багатьма мільйонами років, як правило, особливо багаті різними видами. Тут можуть зберігатися

рослини, які вимерли в інших областях внаслідок похолодання клімату, обледеніння та ін. Такі найстародавніші флори на Далекому Сході, у Західному Закавказзі. Молоді флори, які сформувалися нещодавно, значно бідніші видами.

При дослідженні флор першочергово проводять аналіз їх систематичного складу, встановлюють, які родини представлені у флорі, скільки їх, які роди вони включають, скільки видів нараховує кожна родина і тд. Виділяють провідні родини, тобто ті, що представлені найбільшим числом видів. Між флорами різних територій спостерігаються суттєві відзнаки у їх систематичних прикметах: у переліку провідних родин, послідовності їх чергування (по зниженню числа видів) і тд. Аналіз систематичного складу різних флор дає уяву про ступінь їх схожості та різниці.

Флори аналізують також з точки зору частки участі різних життєвих форм, екологічних груп. Важливе значення має аналіз флори з точки зору географічного поширення видів, які входять до неї. Серед рослин, утворюючих флору, можна виділити групи видів із схожими в загальних рисах ареалами. Такі групи одержали назву географічних елементів флори. При аналізі флори виявляють, які географічні елементи входять до її складу і яка частка кожного з них.

Одна із важливіших особливостей будь-якої флори – присутність ендемічних та реліктових рослин. Ці рослини мають дуже важливе значення при аналізі флори. Вони дозволяють судити про її вік, походження, генетичних зв'язках з другими флорами і тд.

Коли говорять про ендемічні рослини, найчастіше мають на увазі палеоендеми. Їх присутність, особливо у значній кількості, свідчить про стародавність флори. Це свідоцтво того, що дана флора довгий час розвивалася ізольовано від решти рослинного світу. У флорі деяких давніх островів є не тільки ендемічні види, а також ендемічні роди і родини. Так, на острові Мадагаскар є декілька ендемічних родин.

Реліктами називають стародавні рослини, які зберігалися у місцях первісного їх існування з більш-менш віддалених геологічних епох. Присутність реліктів у будь-якій флорі вказує на її стародавність. Разом з тим, це свідоцтво того, що клімат відповідної території порівняно мало змінився впродовж усього періоду існування реліктових рослин. Якщо і відбувалися деякі зміни, то рослини до них пристосовувались і не гинули. Про те, що та або інша рослина відноситься до реліктів, судять перш за все за палеоботанічними даними. Знахідки рослин в копалинах у визначених геологічних шарах дозволяють встановити їх вік і в той час вказують на колишнє поширення по земній кулі.

Відрізняють релікти різного віку, які збереглися з тих чи інших періодів геологічної історії. Найстародавні релікти у флорі земної кулі

датуються мезозойською ерою. До таких реліктів відносяться, наприклад, гінкго, а також мамонтове дерево.

Більш численні релікти третинного періоду, вік яких значно менший. До таких реліктів відносяться тюльпанне дерево, болотний кипарис, деякі магнолії, різні види дубів, бук, каштан, самшит, залізне дерево, ленкоранська акація, амурський бархат, женьшень і тд.

Ще менший вік мають релікти льодовикового періоду. Ці порівняно холодостійкі рослини пережили обледеніння на територіях, що не були вкриті льодовиками, але розташовані були неподалік від них. Після відступу льодовика рослини залишалися на своєму колишньому місці. Прикладом таких реліктів є багульник, журавлина (клюква), брусниця. Вони і зараз ростуть на болотах Середньоросійського підвищення (узвишся). Ці рослини мають широке географічне поширення, але льодовиковими реліктами вони є тільки на Середньоросійському узвишші.

Нарешті, наймолодшими є післяльодовикові релікти або релікти ксеротермічного періоду. В цей час теплий та сухий період післяльодовиків'я на території європейської частини Росії південні рослини, особливо степові, проникали далеко на північ. Коли ж знову настало похолодання клімату, рослини почали масово відступати до півдня. Але ж де-не-де вони все ж таки збереглися до теперішнього часу навіть далеко на півночі. Саме їх і відносять до ксеротермічних реліктів. Це – ковила периста, степова вишня, гострочовник.

Ксеротермічні релікти збереглися тільки в малочисельних місцях, в цілковито особливих ґрунтових умовах – на дуже сухих піщаних ділянках, на виходах вапняків та гіпсів. На цих специфічних місцях мешкання їх не витіснила вологолюбна місцева флора.

При флористичних дослідженнях об'єктом вивчення нерідко служать конкретні або елементарні флори. Конкретною флорою називають сукупність рослин невеликої території, яка порівняно однорідна у природному відношенні. Тут при загальній одноманітності клімату окремі види рослин розподіляються тільки залежно від едафічних умов і особливостей рельєфу. За схожих умов на одних і тих же місцях мешкання повторюється майже повністю певна сукупність видів. На території флори при старанному дослідженні виявляються практично всі присутні тут види.

В сучасну епоху чи впливає людина на флору? Цей вплив дуже сильний і його масштаби постійно збільшуються. Рік за роком розміри території, де знищено природний рослинний покрив, все зростають. Внаслідок скорочення площ, зайнятих природною рослинністю, різко зменшуються можливості росту багатьох дикорослих видів рослин, звужується коло придатних для їх життя місць мешкання. Величезний вплив на склад флори чинять здійснювані на великих площах зорання

ріллі, вирубка лісів, випас худоби і т.д. Дуже діють на флору й рекреація, масовий туризм, збір квітів, лікарських рослин. Усі ці форми діяльності людини приводять до зменшення чисельності окремих видів аж до їх повного знищення на усій площі їх ареалу, і тоді їх заносять до „Червоної книги”.

Разом з тим діяльність людини викликає появу у складі флор нових рослин, цілковито невластивих раніше тій або другій місцевості. Це занесені або адекватні види. Вони широко розповсюджені повздовж шосейних і особливо залізних доріг, з краю ланів, в населених пунктах і на інших порушених місцях мешкання, пов'язаних з діяльністю людини. Насіння подібних рослин заносяться випадково і зачасто здалеку, навіть з інших континентів. Так відбулося, наприклад, з відомою багатьом ромашкою пахучою, яка потрапила у свій час в нашу країну із Північної Америки. Ця рослина зараз тут дуже поширена, але зустрічається виключно на порушених місцях мешкання. В останні десятиліття дуже збагачуються адекватними рослинами флори міст, особливо мегаполісів.

Місцева флора поповнюється завдяки тому, що людина спеціально культивує корисні рослини із інших дуже віддалених районів земної кулі (харчові, кормові, декоративні і т.д.). Більшість цих рослин може існувати тільки в культурі, і тільки деякі з них стають дикими.

Таким чином, діяльність людини у сучасну епоху спричиняє суттєві зміни флори. З одного боку із складу дикої флори зникає ряд властивих їй рослин, з другого – флора поповнюється значною кількістю нових рослин, занесених та спеціально культивуємих.

### **3.3 Флористичне районування земної кулі**

Флористичним районуванням називають розподіл поверхні земної кулі на флористичні регіони різного рангу. Кожен регіон являє собою територію, в межах якої флора більш-менш однорідна, однотипна, має свою специфіку і певною мірою відрізняється від флор інших регіонів. За флористичного районування виділяють територіальні одиниці різного рангу, від найвищого до порівняно низького, які знаходяться у суворому підпорядкуванні.

Найвищою одиницею флористичного районування є царство. На земній кулі виділяють шість царств:

- Голарктичне (Північна Америка з Гренландією, Євразія без Індії; Ісландія, Корея, Японія та Північна Америка);
- Палеотропічне (Африка на південь від Сахари, Мадагаскар, Індія, Індокитай);
- Неотропічне (Центральна та Південна Америка);
- Капське (самий південь Африки);

- Голантарктичне (південна частина Південної Америки, частина Нової Зеландії та вкриті льодами ділянки Антарктики і багаточисленні маленькі острови у південній частини Індійського, Тихого та Атлантичного океанів).

Флористичні царства поділяють на області, які в свою чергу ділять на провінції, а їх – на округи. Поряд з переліченими основними одиницями флористичного районування існують також проміжні категорії: підцарства, підобласті і т.д.

Необхідно помітити, що чітких кордонів між окремими територіальними одиницями (царствами, областями..) у природі звично немає і проводять їх більш-менш умовно. Склад флор змінюється у просторі то швидше, то повільніше, але найчастіше поступово, не різко.

Флористичні царства являють собою території, які дуже відрізняються одна від одної за флорою. Цю різницю не можна пояснити якимось сучасними факторами, наприклад, кліматичними умовами. У одному і тому ж екваторіально-тропічному поясі розташовуються різні флористичні царства (Палеотропічне, Неотропічне, частково Голарктичне), флора яких цілковито різна. Поряд з цим у межах одного і того ж флористичного царства (Голарктичного) зустрічаються різні кліматичні пояси та природні зони (від тундри до пустелі). Іншими словами, немає ніякої відповідності між царствами і кліматичними умовами.

У формуванні флори того чи іншого царства рішучу роль грали історичні фактори. Флора кожного царства формувалася своїми шляхами, часто в умовах більшої або меншої ізоляції. Вільному обміну рослинами, їх міграціям перешкоджали морські простори, які розділяли континенти та їх частини; гірські хребти, просторі пустелі і т.д. Мали значення і динамічні процеси у земній корі. Протягом геологічної історії весь час змінювалися контури материків.

Поряд з горизонтальними переміщеннями земної кори відбувалися і вертикальні. Опускання ділянок суші призводило до морських трансгресій, підняття – до утворення гір. Так чи інакше у різні геологічні епохи виникали перешкоди для вільного переселення рослин, для обміну флорою. Але іноді відбувалися своєрідні „мости” – ділянки суші, що з’єднували різні території, раніше розділені морем, і тоді починалася міграція рослин по знову утвореній суші. Все це зіграло виключно важливу роль у формуванні флори окремих царств.

Поряд з переліченими обставинами велике значення мала також загальна еволюція рослинного світу – виникнення нових видів та інших таксонів. При відсутності обміну флорою на різних ізольованих територіях еволюція йшла різними шляхами, виникали несхожі таксони. А це призводило до своєрідності флори кожної із відокремлених територій. Нарешті, в ході геологічної історії відбувалося вимирання певних



таксонів. Будь-який вид, рід і т.д. міг повністю зникнути в одному регіоні, але зберегтися у другому. Це також одна із причин різниці у флорі.

Території флористичних царств, як правило, не співпадають з обрисами сучасних материків. Одне і те ж царство може включати в себе частини різних континентів, нерідко дуже віддалених одна від одної. Поряд з цим в межах одного континенту можуть розташовуватися декілька царств. Усі ці факти вказують на провідну роль історичних факторів у формуванні флори.

Які ж види переважно зустрічаються у флорах різних царств? Так, наприклад, рослинний світ Голарктики характеризується розповсюдженням хвойних (тайга), листяних лісів, злаків, мохів, лишайників. У цьому царстві нараховується більше тридцяти ендемічних родин судинних рослин; вони малочисельні за кількістю представників, тому краще характеризують флору Голарктики, хоч і не ендемічні. Дуже поширені тут родини: Лютикові, Березові, Мареві, Гречкові, Вербові, Хрестоцвіті, Зонтикові і др.. У флорі Голарктики багато ендемічних родів та видів.

Палеотропічне царство відрізняється виключним багатством флори. Тут декілька десятків тисяч видів, флора достатньо своєрідна, нараховує 40 ендемічних родин. Це – Непентесові (комахоїдні рослини), Бананові, Тутові, Молочайні, Бальзамінові, Аралієві, Імбирні і т.д. Характерними для Палеотропісу є деякі роди пальм (борасус, рафія), багато родів саговників (найстародавніші голонасінні рослини, які за зовнішнім видом нагадують пальми). Палеотропіс – батьківщина дуже поширених культурних рослин (банан, кава), пряностей (чорного перцю, кориці, гвоздики, імбиру, мускатного горіха та др.).

Для Неотропісу характерні та часто зустрічаються в природних рослинних суспільствах переважна більшість представників родини Кактусів, а також деревинні представники родини Пасльонових (дурман деревинний, томатне дерево), плодове дерево Фейхоа із родини Миртових. Характерними для Неотропісу є роди фікуса, юка, гевея. Неотропіс – батьківщина ананаса, дерева какао, гевеї та ін.

Рослинний світ Капського царства, самого маленького по площі серед усіх останніх, нараховує сім ендемічних родин та більш як 210 ендемічних родів. Це Хрестоцвіті, Вересові, Товстянкові, Бобові, Рутові, Складноцвіті, Ірисові. Ендемічними для Капського царства є рід амариліс, до якого відносяться знайомі кімнатні рослини. Є у цьому царстві й 14 ендемічних родів із стародавньої родини Протеїних (основна маса видів цієї родини зосереджена в Австралії).

Своєрідність, самобутність флори Капського царства пояснюється перш за все тим, що рослинний світ даної території довгий час розвивався в умовах ізоляції. Ця ізоляція зберігається і зараз. Перешкодою для обміну флорою з рештою території Африканського континенту у сучасній період

служать пустелі, розташовані північніше Капського царства. Саме вони перешкоджають змішуванню капської флори з сусідніми флорами. Найбагатша і своєрідна флора Капського царства служить джерелом багатьох декоративних рослин, яких вирощують у різних куточках Землі. Особливо багато культивується капських цибулевих та бульбоносних рослин (амариліси, Лівії, глдіолус, крануми і т.д.).

Рослинний же світ Голантарктичного царства складається в основному із водоростей та лишайників. Це царство значно поступається за кількістю видів рослин усім іншим царствам. Тут мешкають у загальній кількості близько 2000 видів, однак, своєрідність флори дуже велика. Є тут десять ендемічних родин, всі вони малочисельні, нараховують небагато видів, а іноді тільки один вид. Ендемічних родів багато, більшість їх характеризується розірваним ареалом. Ендемізм на видовому рівні дуже високий – близько 75%. Ці види в основному поширені у Південній Америці та на Новій Зеландії.

Флори усіх царств завжди були і є основним джерелом появи культурних рослин. Багато вчених займалися вивченням місць, областей, центрів виникнення стародавньої культури землеробства та окультурення різних рослин. Значний вклад в науку вніс російський фізіолог, генетик, селекціонер, мандрівник М.І.Вавілов. На основі своїх досліджень він виділив сім світових центрів походження культурних рослин:

1. Південноазіатський тропічний (тропічна Індія, Індокитай, південний Китай, острови південносхідної Азії) – батьківщина рису, цукрової тростини, бананів, кокосової пальми, баклажанів, солодкого перцю, деяких цитрусових та багатьох плодових;

2. Східно азіатський – китайський (центральный і східний Китай, Японія, острови Тайвань, півострів Корея) – центр походження сої, проса, гречки, груші, яблуні, сливи, цитрусових;

3. Південно-західноазіатський (Мала Азія, Середні Азія, Афганістан, північно-західна Індія) – батьківщина м'якої пшениці, жита, бобових, винограду, бавовника;

4. Середземноморський (всі країни узбережжя Середземного моря), звідси походять маслини, усі види капусти, буряку, бобових кормових, сечовиця, цукровий буряк, конюшина;

5. Абіссінський (Ефіопія) – батьківщина кавового дерева, твердої пшениці, сорго, нуту, ячменю, бананів;

6. Центральноамериканський (південна Мексика, Гватемала, Гондурас) – центр, з якого вийшли кукурудза, американська квасоля, гарбуз, мексиканська бавовна, перець гіркий, какао.

7. Південноамериканський або Андійський (Чілі, Перу, острів Чилое) – батьківщина картоплі, тютюну, арахісу, ананасу, хинного дерева, кокаїнових кущів.

## 4. Основні екологічні поняття

### 4.1 Середовище існування рослинних організмів

Середовище – одне із основних екологічних понять. Воно охоплює весь комплекс природних тіл і явищ, з якими організм безпосередньо чи непрямо взаємозв'язаний. Взаємодія організму і середовища має історичний характер. Взаємозв'язок між живими організмами та навколишнім середовищем, обмін речовин і потік енергії між ними, пристосування організмів до постійної зміни умов існування роблять можливим життя на планеті. Поняття середовище стосується кожної біологічної одиниці незалежно від рівня її організації. Вивчення цих взаємодій і є основним змістом екології.

Середовище – це сукупність усіх умов, що діють на організм, популяцію або біоценоз, спричиняючи їх відповідну реакцію, забезпечуючи їх існування і обмін речовин та енергії.

Вживають поняття природне та навколишнє середовище.

**Природне** середовище – це вся сукупність природних і змінених діяльністю людини факторів живої та неживої природи, які можуть впливати на організм.

Усі сили та явища природи, походження яких не пов'язане з життєдіяльністю сучасних організмів, тобто неорганічна фізико-хімічна основа, складає абіотичне середовище. Ті самі явища та сили природи, які своїм походженням зобов'язані життєдіяльності організмів, що нині існують, належать до середовища біотичного.

**Навколишнє** середовище – це сукупність зовнішніх умов живої та неживої природи, за яких існує організм і які прямо чи опосередковано впливають на стан, розвиток, розмноження як окремих організмів, так і їхніх угруповань.

Розрізняють наземне, прісноводне, морське, підземне, повітряне середовище, які значно різняться за специфікою умов. Існує також конкретніше поняття середовища як безпосереднього оточення організмів – середовище існування.

**Середовище існування** – це сукупність умов, у яких мешкають певні особини, популяції, угруповання організмів. Воно охоплює сукупність абіотичних і біотичних факторів окремого організму чи їхніх угруповань в цілому, тобто все те, що впливає на їхній ріст і розвиток.

Живі організми нашої планети населяють чотири основні середовища існування: водне, наземно-повітряне, ґрунт, а також організми інших істот. Поняття „середовище” не означає умови існування організмів. Середовище, яке оточує живі істоти, складається з багатьох елементів, що по-різному впливають на життєдіяльність організмів. А організми неоднаково реагують на різні екологічні фактори середовища.

Екологічні фактори – це елементи середовища, будь-які його умови, на які живий організм відповідає реакціями пристосування.

**Умови існування** – це сукупність кардинально необхідних факторів середовища, без яких живі організми не можуть існувати.

Стосовно організмів екологічними факторами є світло, тепло, волога, повітря, ґрунт, навколишні організми та багато інших. Рослини певним чином реагують на дію всіх екологічних факторів. Таку реакцію називають екологічною.

Кожен біологічний вид рослин має в біосфері свою екологічну нішу. **Екологічна ніша** – це місце певного виду рослин у природі, яке поєднує не лише розташування виду в просторі, а і його функцію в певному угрупованні та положення відносно екологічних умов існування.

## 4.2 Екологічні фактори та їхня класифікація

Екологічні фактори середовища досить різноманітні й мають величезне значення для життя організму, оскільки впливають на перебіг його фізіологічних, біохімічних та інших процесів. Усі вони можуть бути необхідними чи, навпаки, шкідливими для життя істот, сприяти чи перешкоджати їх виживанню, поширенню. Розрізняють екологічні фактори за:

- часом (еволюційний, історичний, чинний нині);
- періодичністю (періодичний, неперіодичний);
- черговістю виникнення (первинний, вторинний);
- походженням (космічний, абіогенний, біогенний, природно-антропогенний, антропогенний, у тому числі техногенний);
- середовищем виникнення (атмосферний, водний, геоморфологічний, едафічний, фізіологічний, генетичний, популяційний, біоценологічний, екосистемний, біосферний);

Також існує група факторів, які розрізняють за :

- спектром (вибірковий, загальної дії);
- обсягом дії (індивідуальний, груповий, соціальний);
- характером (індивідуальний, предметно-енергетичний, фізичний, геофізичний, хімічний, географічний тощо);
- ступенем дії (летальний, екстремальний, обмежувальний, мутагенний, тератогенний) та інші.

Залежно від природи, походження та характеру впливу на рослинний організм найважливішими є абіотичні, біотичні та антропогенні (антропічні) фактори.

**Абіотичні фактори** – це компоненти і властивості неживої природи, які прямо чи опосередковано впливають на окремі організми та їхні угруповання. Серед них виділяють такі групи факторів:

- кліматичні (світло, температура, опади, сніговий покрив, вологість повітря, сольовий склад води, вітер, газовий склад атмосфери тощо);
- ґрунтові (фізичні та хімічні властивості материнської породи, механічний склад, фізичні властивості, мікроорганізми ґрунту, підземні ґрунтові води);
- орографічні (структура рельєфу, висота над рівнем моря). Важливе значення має також наявність доступної для організмів води, а також режим її надходження з різних джерел (опади, підземні води).

Усі зазначені фактори часто впливають на організм водночас. Чітко розмежувати їхню дію практично неможливо, оскільки один і той же фактор може по-різному впливати на життєдіяльність рослин і тварин. Тому з різноманітної кількості факторів важливо виявити ті, що мають визначальний вплив на розвиток організму й екосистеми в цілому.

**Біотичні фактори** – це фактори впливу живих істот одне на одну, різні форми взаємодії між особинами в популяціях і між популяціями в угрупованнях.

Кожен із організмів постійно взаємодіє з особинами свого (внутрішньовидові зв'язки) та інших (міжвидові зв'язки) видів. Такі взаємодії можуть бути антагоністичними (конкуренція, паразитизм, хижацтво), взаємовигідними (мутуалізм) чи нейтральними. Біотичні фактори поділяють на:

- фітогенні – взаємовпливи вищих і нижчих рослин (симбіоз, паразитизм тощо);
- зоогенні – вплив тварин на рослини (поїдання, витоптування, запилення тощо);
- ґрунтові – взаємовплив ґрунтових рослин і тварин.

До окремої групи екологічних факторів належать різні форми господарської діяльності людини, що змінюють стан середовища існування різних видів живих істот, у тому числі й самої людини (антропогенні) фактори.

**Антропогенні** – це фактори, походження яких пов'язане з діяльністю людини (запланованою, випадковою, минулою...). За відносно короткий період існування людини як біологічного виду її діяльність докорінно змінила вигляд нашої планети і цей вплив на природу постійно зростає.

Інтенсивність дії деяких екологічних факторів може залишатися відносно сталою протягом тривалих історичних періодів розвитку біосфери, однак більшість із них має мінливу інтенсивність.

Зміни екологічних факторів можуть бути:

- періодичними, залежно від часу доби, пори року, положення Місяця відносно Землі тощо;

- неперіодичними, як, наприклад, виверження вулканів, землетруси, урагани тощо;
- спрямованими протягом значних історичних періодів, наприклад, зміни клімату Землі, пов'язані з перерозподілом співвідношення площ суходолу та Світового океану.

У реальній діяльності важко або й неможливо розподілити вплив окремо взятих факторів, оскільки вони діють комплексно. Кожний екологічний фактор характеризується певним діапазоном значень. У зв'язку з цим прийнято виділяти три кардинальні точки значень інтенсивності фактору: мінімум, максимум, оптимум. Області недостатнього та збиткового значення фактора, які лежать між оптимумом та мінімумом, оптимумом та максимумом, названі зонами песимуму. Розвиток організму в ньому погіршується. Найкращий розвиток виду йде при оптимальному значенні фактора. Здатність виду існувати при різних значеннях фактора називають екологічною валентністю або екологічною амплітудою. Відрізняються види з широкою екологічною амплітудою, які можуть існувати за незначних коливань фактора. За межами максимального та мінімального значень фактора вид існувати не може. Існування кожного виду обмежується тим із факторів, який найбільше відхиляється від оптимальної інтенсивності. Такі фактори називають обмежувальними.

**Обмежувальні фактори** докільця, що впливають на витривалість і характер росту в природних місцезростаннях -, найважливіші рушійні сили природного добору.

Організми підтримують із середовищем певну рівновагу (гомеостаз) за допомогою саморегуляції.

**Гомеостаз** – це здатність організмів (як і популяцій та екосистем) підтримувати свої властивості на певному, достатньо стабільному рівні.

Існує закон незамінності основних факторів життя. Суть його полягає у тому, що кожен із факторів, потрібних для розвитку рослин, не може бути замінений іншим. Інший важливий закон – це закон нерівнозначності факторів середовища. Згідно з цим законом, екологічні фактори поділяються на основні і другорядні.

Основні фактори – світло, тепло, вологість – однаково потрібні рослинам. Вони безпосередньо впливають на них.

Другорядні фактори мають допоміжне значення, коригуючи дію основних факторів, посилюючи або послаблюючи їх. До таких факторів належать вітер, хмарність, туман і т.д.

## 5. Світло як екологічний фактор

Світло – один з найважливіших абіотичних факторів біосфери. Життя нашої планети в усьому його біорізноманітті зумовлене енергією сонячної радіації. Вона – основне джерело для підтримування теплового балансу планети.

Особливо важлива роль світла в житті рослин, які використовують сонячну енергію в процесі фотосинтезу для створення органічної речовини. Світло – не лише життєво важливий регулюючий фактор, а й обмежувальний, як на мінімальних, так і на максимальних рівнях.

Значення світла як екологічного фактора для організмів зумовлене довжиною хвилі світлового потоку, інтенсивністю, якісним спектральним складом і тривалістю світлового періоду.

За природою світло – це електромагнітне випромінювання у широкому діапазоні з довжиною хвилі від 290-380 нм до 3-4 тис. нм, що виділяється в процесі термоядерного синтезу на Сонці. Сонце посилає на Землю надзвичайно велику кількість енергії у вигляді тепла та світла, які здатні поширюватися у світловому просторі завдяки випромінюванню. Тому теплову та світлову енергію Сонця називають променистою енергією.

У спектрі сонячного проміння виділяють три ділянки, які розрізняються біологічною дією, - ультрафіолетову, видиму та інфрачервону.

Променева енергія, яка досягає земної поверхні в ясний день, складається приблизно на 10% із ультрафіолетового випромінювання, на 45% - із видимого світла та 45% - із інфрачервоного. Сонячна радіація, проходячи крізь атмосферу, зазнає значних змін.

**Короткохвильові ультрафіолетові** промені, довжина хвилі яких становить до 290 нм, згубно діють на живу матерію, проте, у невеликих кількостях вони необхідні тваринам, бо сприяють синтезу вітаміну Д. Ультрафіолетові промені здебільшого не досягають поверхні Землі завдяки наявності у верхньому шарі атмосфери (на висоті 25 км) озонового шару, який істотно поглинає короткохвильове випромінювання. Без цього існування організмів на суходолі було б неможливим.

**Видиме світло** при проходженні крізь щільні хмари найменше послаблюється. Довжина хвиль цього світла становить 400-700 нм і має особливе значення в житті всіх організмів. Видима частина спектра складається з окремих кольорів (від фіолетового до червоного), які мають різну частоту коливань і довжину хвилі. В спектрі видимого світла міститься область фотосинтетичної активної радіації (ФАР), в якій відбувається біосинтез хлорофілу та здійснюється процес фотосинтезу.

**Інфрачервоні промені** (довжина хвиль понад 750 нм) значною мірою поглинаються в атмосфері водяною паром і вуглекислим газом, а частина

їх є джерелом теплової енергії для живих істот. Досить важливою є функція інфрачервоних променів для транспірації рослин, яка забезпечує випаровування води і створює умови для надходження вуглекислого газу крізь продиhi.

### **5.1 Сонячна радіація та рослинність**

Рослини використовують сонячну енергію впродовж усього життя, причому Сонце впливає на рослину також опосередковано через нагрівання ґрунту й повітря. Сонячна радіація забезпечує розвиток фізичних, фізико-біохімічних та інших процесів, що відбуваються у рослинах. До 95% поглинутої рослиною радіації перетворюється на теплову енергію і використовується в процесах теплообміну, решта 5% - в усіх інших.

Інтенсивність світла коливається від пори року та впродовж доби. На різних широтах вона неоднакова: зміна її майже непомітна в екваторіальній зоні, тоді як на полюсах спостерігається різка зміна літнього та зимового періоду. Істотне значення для життя рослини мають добові ритмічні зміни освітленості та спектрального складу.

З огляду екології надзвичайно важливим є тривалість дії світла (довжина дня), його інтенсивність (в енергетичних величинах), якісний склад (спектральна характеристика).

Тривалість сонячного дня постійна лише на екваторі, де ніч і день тривають по 12 год. Рух Землі навколо Сонця спричиняє закономірні періодичні зміни освітленості, що відповідно зумовлює тривалість ночі і дня за порами року. Тривалість дня впродовж літнього періоду зростає від екватора в напрямку обох полюсів. На полюсі, як відомо, все літо триває полярний день, а зимою – полярна ніч.

Рослини активно реагують на співвідношення між тривалістю світлового періоду впродовж доби. Вони здатні „вимірювати час”, тобто орієнтуватися на тривалість світлового фактора.

### **5.2 Фотоперіодизм**

Фотоперіодизм – це властивість організмів сприймати співвідношення тривалості дня та ночі. Фотоперіодизм можна назвати явищем географічним, оскільки співвідношення довжини дня і ночі зумовлене широтою певної місцевості. Це – важлива характеристика світлового режиму, сигнальний фактор, який керує добовими та сезонними ритмами життєдіяльності організмів. У рослин фотоперіодичний ефект проявляється в узгодженні періоду цвітіння та дозрівання плодів із періодом найінтенсивнішого фотосинтезу.



Залежно від фотоперіодичної реакції рослин, що визначається тривалістю світлового періоду, необхідного для переходу їх до цвітіння, розрізняють рослини довгого дня, короткого і нейтральні.

Рослини довгого дня для переходу до цвітіння й подальшого розвитку потребують більш як 12 год. на добу безперервного світлового періоду (льон, овес, пшениця).

У рослин короткого дня цвітіння відбувається за тривалості світлового періоду доби 12 год. і менше (коноплі, хризантема).

Фотоперіодично нейтральні рослини цвітуть у широкому інтервалі світлового періоду (бузок, гречка, виноград). Кожному виду властивий свій критичний фотоперіод. Види, сорти та форми, розповсюджені у високих широтах, належать переважно до рослин довгого дня, тоді як види тропічної та субтропічної зон – здебільшого короткоденні або нейтральні. Хоча основним критерієм фотоперіодичної реакції рослин вважається проходження генеративної фази розвитку, перелік явищ, які контролюються світловим періодом, значно ширший. Від фотоперіоду залежить продуктивність рослин, їхня стійкість до хвороб, здатність до симбіозу.

Вивчення фотоперіодизму дало можливість штучно регулювати розвиток деяких видів рослин і тварин. Так, завдяки збільшенню в теплицях світлового періоду до 12-15 год взимку вдається вирощувати різні овочеві культури та декоративні рослини. Фотоперіодичні реакції проявляються лише за впливу й інших факторів середовища, зокрема в певному інтервалі температур. Тому фотоперіодизм часто супроводжується термоперіодизмом.

Фотоперіодизм тісно пов'язаний з біоритмами, біологічним годинником, які в сукупності формують адаптивний механізм регулювання функцій живого організму в часі. В процесі еволюції рослини пристосувалися до різних умов освітлення.

### **5.3 Екологічні групи рослин за вимогами до світла**

Вимоги рослин до освітленості визначають за показником світлового забезпечення. Цей показник розраховується за відношенням освітленості в тому місці, де живе рослина, до повної освітленості на відкритому місці. Для кожної рослини можна визначити середнє, мінімальне та максимальне значення світлового забезпечення. За вимогою до освітленості розрізняють три основні екологічні групи рослин.

- світлолюбні (геліофіти);
- тіньовитривалі або факультативні геліофіти;
- тіньові або сціофіти.

До світлолюбних рослин належать мешканці відкритих, добре освітлених місцезростань. Вони мають високе стебло, розсічені листові

пластинки, в листках добре розвинена стовбчаста асиміляційна паренхіма, досить багато продохів, розгалужена коренева система. У світлолюбних видів максимальна інтенсивність фотосинтезу (світлове насичення) спостерігається за 0,25-0,33 повної яскравості денного світла. Більшість з них раніше зацвітають, мають дрібне насіння, самосів якого добре виживає на оголеному ґрунті або в низькорослому рослинному покриві. Типовими геліофітами є степові та лучні злаки, рослини тундри, високогір'я, ранньовесняні ефемери та ефемероїди, більшість культурних рослин, багато бур'янів. Часто геліофіти водночас є ксерофітами й мають ксероморфні ознаки. Для тих геліофітів, що зростають у гірських районах, характерні приземисті форми, які навіть утворюють подушки.

Група тіньовитривалих рослин, або факультативних геліофітів, характеризується широкою екологічною амплітудою відносно світла. До цієї групи належать більшість видів деревних порід, кущів – ялина, граб, ліщина, бузина...

Тіньовитривалі рослини можуть рости при повному денному світлі, на відкритих, добре освітлених місцях, але краще розвиваються при деякому затіненні, наприклад у лісах (дуб, липа, бузок). Тіньовитривалими є також більшість кімнатних рослин. Тіньовитривалість рослин знижується у вищих широтах, у горах, сухому кліматі, на бідніших ґрунтах.

У тіньових рослин (плаун булавовидний, барвінок малий, квасениця звичайна) листки темно-зеленого кольору з високим вмістом хлорофілу, стовбчаста паренхіма погано розвинена або відсутня. Вони не витримують повного освітлення, проте завдяки структурі листка сциофіти навіть за слабкого освітлення здатні засвоювати вуглекислий газ не менш ефективно, ніж листки геліофітів. Тіньові рослини в умовах високої сонячної інсоляції не можуть регулювати інтенсивність транспірації й на відкритій місцевості звичайно засихають. До цієї екологічної групи належать рослини нижніх ярусів лісу. В дібровах це так зване широколистя. У тропічних лісах у цих рослин поширені специфічні форми – ліани та епіфіти.

Всі перелічені екологічні групи чітко не розмежовані. Навіть один і той самий вид може виявити різні вимоги до світла в різних кліматичних або ґрунтових умовах і навіть протягом життя одного індивідуума. Більш того, в межах крони одного дерева можна зустріти світлові та тіньові листки, що відрізняються анатомічно і морфологічно.

Із рослинних угруповань найактивніше змінюють склад сонячного світла лісні масиви, тому до поверхні ґрунту доходить незначна частина сонячної радіації. Причому нетривалий світловий весняний період до розпускання бруньок на деревах змінюється довгочасовим затіненням упродовж літньої вегетації, а восени, після листопаду – знову настає просвітлення. Рослини, які мешкають під пологом лісу, пристосовані до

незначного освітлення. Для таких рослин характерна сезонна адаптація до світлового режиму. Їхній життєвий цикл організований так, що основний його період не збігається з періодом найбільшого затінення. Весняна екологічна ніша використовується світлолюбними ефемероїдами.

**Ефемероїди** – багаторічні трав'янисті рослини з коротким періодом вегетації (всього декілька тижнів) і тривалим періодом спокою, під час якого вони зберігаються у вигляді бульб, кореневищ і цибулин.

Це такі види, як пшінка весняна, печіночниця звичайна, анемона жовтецева та ін. Під пологом дубових, букових і грабових лісів досить поширеними ефемероїдами є проліска дволисна, зірочки жовті, ряст порожнистий. В листяних і мішаних лісах ці рослини проростають зразу ж після танення снігу і невдовзі розпочинають цвісти, тому до повного розкриття бруньок і масової появи листя та встановлення постійної тіні встигають завершити основну частину свого вегетаційного періоду. Такі рослини характеризуються підвищеною холодостійкістю, пристосовані до швидкого росту та розвитку навіть при низьких температурах. Повне затінення вони переживають у стані спокою переживають у стані спокою. За короткий період такі рослини синтезують достатню кількість органічних речовин, яких вистачає для наступного періоду росту та створення запасів на перезимівлю. Їхній життєвий цикл не збігається з річним кліматичним ритмом і сезонною ритмікою рослин помірних широт, що вегетують улітку.

Інший тип сезонного пристосування до відповідного режиму освітлення можна спостерігати у рослин із довготривалим періодом вегетації, розвиток яких розпочинається ранньою весною та закінчується пізно восени. Це такі рослини як медунка темна, медунка вузьколиста, копитняк європейський, яглиця звичайна.

Таким чином, різні види рослин мають певні пристосування до різних умов освітлення.

#### **5.4 Фотосинтез як унікальна функція рослинного організму**

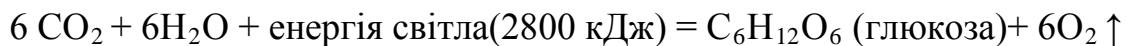
**Фотосинтез** – єдиний на Землі, унікальний процес у біосфері, завдяки якому за участю рослин здійснюється запасання сонячної енергії та перетворення простих неорганічних сполук на складні органічні.

Фотосинтезом називають процеси утворення органічної речовини із неорганічних – вуглекислого газу та води, які здійснюються під впливом сонячної енергії у тканинах рослин, уміщуючих хлорофіл.

Фотосинтез – це процес, у ході якого поглинена пігментами сонячна енергія не розтрачується, а накопичується у продуктах реакції у перетвореному вигляді, у формі потенціальної хімічної енергії. Цей унікальний процес на нашій планеті відбувається в зелених рослинах,

насамперед в листках. Рушійною силою фотосинтезу є увібрана листками енергія сонячної радіації.

Процес фотосинтезу прийнято виражати таким рівнянням:



Фотосинтезом цей процес назвав ще в 1877 р. німецький вчений Пфеффер.

Як видно із рівняння, в результаті цього процесу, крім утвореної органічної речовини (глюкози) виділяється ще і молекулярний кисень. Саме це сприяло виникненню або утворенню атмосферної оболонки навколо нашої планети. В цьому і є космічна роль зелених рослин. Розрахунки показують, що практично увесь кисень атмосфери утворюється в процесі фотосинтезу. Органічна речовина, яка утворюється при цьому, на 40-45% складається із вуглецю. Саме тому питання про джерело живлення організмів вуглецем надзвичайно важливе.

Усі організми за типом живлення ділять на автотрофи та гетеротрофи. Автотрофи здатні синтезувати органічні речовини із неорганічних. Гетеротрофи будують органічну речовину свого тіла із уже готових органічних сполук, тільки перебудовують їх.

Значення фотосинтезу полягає у такому:

- поповненні втрати органічних сполук, яка безперервно відбувається на нашій планеті внаслідок життєдіяльності гетеротрофних організмів, а також в результаті різних форм виробничої діяльності людини;
- накопиченні в продуктах фотосинтезу великої кількості хімічної енергії;
- збереженні рівня вмісту в атмосфері кисню, необхідного для існування переважної частини автотрофних та гетеротрофних організмів, які населяють нашу планету;
- усуненні можливості накопичення в атмосфері (надміру) вуглекислого газу.

Усім цим і визначається космічна роль фотосинтезу та зеленої рослини – володаря цієї функції.

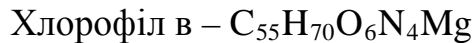
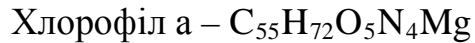
Отож, процес фотосинтезу відбувається в зеленому листі, а саме в зелених пластидах – хлоропластах, які містять зелений пігмент хлорофіл.

Утворення та накопичення хлорофілу в зеленому листі відбувається виключно під впливом променевої енергії. Для нормального функціонування зелених рослин необхідна визначна кількість хлорофілу у листках.

Основна функція хлоропластів – фотосинтез. Хлоропласти містять велику кількість вітамінів, ферментів (гіберелін) а також пігменти хлорофілу та каротиноїди. Із загального вмісту зелених пігментів  $\frac{3}{4}$

складають хлорофіл – а, та  $\frac{1}{4}$  хлорофіл – в. Каротиноїди хлоропластів складаються на  $\frac{2}{3}$  із ксантофілів і на  $\frac{1}{3}$  із каротину.

Хімічна природа хлорофілу – це складаний ефір дикарбонової кислоти хлорофіліну та двох заміників спиртів фітола та метилового:



Найважливішу роль у фотосинтезі відіграє зелений пігмент – хлорофіл. Зараз відомо коло 10 хлорофілів. Вони відрізняються один від одного за хімічною будовою, кольором, розповсюдженням серед живих організмів. У всіх вищих зелених рослинах містяться хлорофіли а і в. Хлорофіл С знаходиться в клітинах діатомових водоростей, хлорофіл d – в червоних водоростях і т.д.

Вперше чітку уяву про пігменти зеленого листка було одержано завдяки роботам російського ботаніка М.С. Цвета. Він виділив їх у чистому вигляді і розробив хроматографічний метод розподілу речовин. Хлорофіли а і в різняться за кольором: хлорофіл а має синьо-зелений відтінок, а хлорофіл в – жовто-зелений. Зелений же колір пігменту хлорофілу зумовлений наявністю в його молекулі іону Mg.

Хлорофіл здібний до виборчого поглинання світла та до флуоресценції. Спектр поглинання даної сполуки визначається її здібністю поглинати світло певної довжини хвилі. Для того, щоб одержати спектр поглинання К.А. Тимирязев пропускав промінь світла спочатку через розчин хлорофілу, а потім через призму. У цьому випадку частина промінів поглиналася. Було показано, що хлорофіл у тій же концентрації, як і у листі, має дві основні лінії поглинання у червоних та синьо-фіолетових променях. Причому хлорофіл а у розчині має максимум поглинання 429 та 660 нм, тоді як хлорофіл в – 453 та 642 нм. Однак, необхідно врахувати, що в листі спектр поглинання хлорофілу змінюється залежно за станом, ступенем агрегації, адсорбції на певних білках.

Хлорофіл має здатність до флуоресценції, що є свічення тіл, збуджених освітленням і продовжується дуже короткий проміжок часу ( $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  с). Світло, яке випускається при флуоресценції, має завжди більшу довжину хвилі у порівнянні з поглиненим світлом. Це пов'язано з тим, що частина поглиненої енергії виділяється у вигляді тепла. Хлорофіл має червону флуоресценцію.

#### **Умови утворення хлорофілу:**

- наявність пластид, при їх відсутності у рослин спостерігається явище альбінізму;
- забезпеченість променевою енергією; фотосинтез відбувається тільки при наявності світлової енергії. Світло, яке попадає не на

зелену поверхню, перетворюється у теплову енергію. Більшість рослин поглинає 85-90% падаючої на них світлової енергії і тільки 1-5% поглиненої енергії йде на фотосинтез. Остання енергія використовується на транспірацію та нагрівання листка. Цілий ряд досліджень показують, що утворення хлорофілу йде інтенсивніше на перерваному світлі. Це підтверджує, що в утворенні хлорофілу є темнова і світлова фаза. Світлова фаза коротша за темнову;

- утворення хлорофілу залежить від температури. Оптимальною для накопичення хлорофілу є температура на рівні 26-30°C. Від температури залежить лише утворення попередника хлорофілу – протохлорофілу (темнова фаза). При наявності попередників хлорофілу процес озеленіння (світлова фаза) йде з однаковою швидкістю незалежно від температури;
- на швидкість утворення хлорофілу впливає вода. Сильне обезводнення проростків призводить до повного припинення утворення хлорофілу. Особливо чутливе до обезводнення утворення протохлорофілу;
- важливе значення мають при цьому процесі умови мінерального живлення. Перш за все необхідна достатня кількість заліза. При його нестачі навіть листки дорослих рослин втрачають колір. Це явище назване хлорозом. Залізо – необхідний каталізатор утворення хлорофілу. Другими необхідними елементами для синтезу хлорофілу є азот й магній, які обидва входять до складу молекули хлорофілу. Але ж при нестачі міді хлорофіл легко руйнується. Це, мабуть, пов'язано з тим, що мідь сприяє утворенню стійких комплексів між хлорофілом та відповідними білками.

Максимальний вміст хлорофілу у рослин спостерігається до початку цвітіння. У дводомних рослин більшим вмістом його характеризуються листки жіночих особин.

Поряд з зеленими пігментами у хлоропластах містяться пігменти, що відносяться до групи каротиноїдів. Це жовті та оранжеві пігменти, вони містяться у всіх вищих рослин. Це найпоширеніші пігменти з різновидними функціями. Каротиноїди, які містять кисень, одержали назву ксантофілів. Основними представниками цих пігментів у вищих рослин є каротин (оранжевий) –  $C_{40}H_{56}$  й ксантофіл (жовтий) –  $C_{40}H_{56}O_2$ . Каротин міститься в усіх зелених частинах рослин, а також у коренеплодах (морква, батат, брюква, буряк) та плодах (абрикос, персик, шипшина, помідори, паслін та ін.). Ксантофіл більше поширений у листках та плодах рослин. Каротиноїди здатні до окиснювально-відновлювальних реакцій. Вони, як і хлорофіл, поглинають світло. Червоні промені, що поглинаються хлорофілом, каротиноїди не використовують, вони поглинають промені синьо-фіолетового спектру. Захоплені кванти енергії

вони потім передають хлорофілу, який безпосередньо бере участь у фотосинтезі. Каротиноїди не мають здатність до флуоресценції. Дослідження показують, що каротиноїди виконують захисну роль, оберігаючи різні органічні речовини, в першу чергу молекули хлорофілу, від руйнування на інтенсивному світлі у процесі фотоокислення. Ряд дослідників вказують, що каротиноїди відіграють певну роль у статевому процесі рослин. Відомо, що в період цвітіння вміст каротиноїдів у листках зменшується, водночас росте у пиляках, а також в пелюстках квітів. Лебедевим С.І. доказана важлива роль жовтих пігментів у процесі запліднення. Експериментально доказано позитивний вплив каротиноїдів на ріст коренів. Таким чином, каротиноїди як супутники хлорофілу беруть участь у поглиненні та перетворенні квантів світла на хімічну енергію, а також є будівельним матеріалом для біосинтезу молекули хлорофілу.

**Методи вивчення фотосинтезу.** Їх поділяють на дві категорії: методи, що враховують утворені органічні продукти фотосинтезу та, методи газометричні, що реєструють виділення кисню або поглинання вуглекислого газу. До першої категорії відносять метод визначення чистої продуктивності фотосинтезу (метод А.А. Ничипоровича).

В листках накопичується органічна речовина. Якщо врахувати кількість цієї речовини на площі листової поверхні за визначений час, то можна розрахувати чисту продуктивність фотосинтезу.

$$\Phi_{\text{ч.п.}} = \frac{V_2 - V_1 - L_1 + L_2}{(E_1 + E_2) \times 1/2 \times D} \cdot (\hat{A}_2 - \hat{A}_1), \text{ г/м}^2 \text{ за добу} \quad (5.1)$$

де:  $V_1$  і  $V_2$  – маса сухої речовини проби врожаю на початку і в кінці облікового періоду,

$V_2 - V_1$  – приріст сухої маси за обліковий період ( $D$  – днів),

$L_1$  та  $L_2$  – площа листків проби на початку і в кінці облікового періоду,

$(L_1 + L_2) \cdot 1/2 D$  – середня площа листків за вказаний відрізок часу,

$D$  – число днів в обліковому періоді.

Максимальна добова інтенсивність фотосинтезу 18-20 г/(м<sup>2</sup>·д), середня – 6-7 г/(м<sup>2</sup>·д).

Чиста продуктивність фотосинтезу буває негативною, це при надмірній густоті рослин, затемненні, підсиленому диханні. Цей процес небажаний. Найвища чиста продуктивність фотосинтезу у соняшника, у нього листки з довгими черешками розташовані по спіралі, відсутнє затемнення.

**Добовий ритм фотосинтезу.** Існує певний добовий ритм фотосинтезу. Він частіше виражається двохвершинною кривою: одним ранковим максимумом, провалом кривої в самий спекотний денний час та

новим, декілька меншим підйомом в 16-17 годин дня. Іноді спостерігається і одновершинна крива.

Наявність двовершинної кривої вказує на те, що всередині дня, при максимальній напрузі світла і температури, відбувається зниження інтенсивності фотосинтезу. Пов'язане це, мабуть, із зменшенням ступеня відкритості продихів, зниженням вмісту води у цитоплазмі та накопиченням значної кількості вуглеводів. Дослідами А.Л. Кірсанова було доказано, що саме накопичення вуглеводів у клітині спричиняє призупинку фотосинтезу.

Таблиця 5.1 – Світлова та темнова фази фотосинтезу

Світлова фаза	Темнова фаза
<p>Починається фотосинтез з моменту активації води – фотолізу</p> $2\text{H}_2\text{O} + 4\text{H} \rightarrow \text{O}_2 + \text{H}^* \text{активний,}$ <p>збуджений квант</p> $\text{H}^* + \text{хлорофіл-ловушка} \rightarrow \text{X}_л \text{H}^*$ <p>Сонячна енергія сприяє процесам фотосинтетичного фосфорилування</p> $\text{H}_3\text{PO}_4 + \text{H}^* \rightarrow \text{АТФ, АДФ}$ <p>Процеси ці відбуваються двох типів:</p> <p>1 – циклічні</p> <p>2 – нециклічні</p> <p>Нециклічні йдуть за участю I та II пігментних систем;</p> <p>Циклічні – за участю тільки I пігментної системи.</p> <p>Отож, на першій, світловій стадії йде збагачення повітря киснем і утворюються АТФ і АДФ – акумулятори хімічної енергії.</p> <p>АТФ – аденозинтрифосфорна кислота</p> <p>АДФ – аденозиндифосфорна кислота</p>	<p><math>\text{X}_л \text{H}^*</math>, АТФ, АДФ беруть участь в утворенні органічної речовини із <math>\text{CO}_2</math></p> $\text{CO}_2 + \text{X}_л \text{H}^* + \text{АТФ} + \text{АДФ} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 +$ <p style="text-align: center;">(глюкоза)</p> <p>+6<math>\text{H}_2\text{O}</math> + <math>\text{X}_л</math></p> <p>Звільнена хлорофіл-ловушка (<math>\text{X}_л</math>) може знову брати участь у світловій фазі.</p> <p>Із утвореної глюкози вже в процесі біосинтезу виникають вуглеводи, жири за рахунок другої енергії – енергії дихання.</p> <p>Тобто дія світлової енергії закінчується на утворенні первинного органічного продукту <math>\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6</math> – глюкози.</p> <p>Світлова фаза протікає у тілакоїдах хлоропластів, а темнова – у стромі хлоропластів.</p>



При сприятливому поєднанні зовнішніх умов фотосинтез зростає в зв'язку з підсиленням напруженості світла й температури та падає із зменшенням їх інтенсивності. У цьому випадку виходить одновершинна крива.

#### **Внутрішній механізм фотосинтезу.**

У фотосинтезі приймають участь дві пігментні системи:

I – містить 200 молекул хлорофілу **a**, 50 молекул каротину та одну молекулу хлорофіл-ловушки ( $X_L$ ) з довжиною хвилі  $\lambda$  – 700 нм;

II – містить 200 молекул хлорофілу **a**, 200 молекул хлорофілу **b** та одну молекулу хлорофіл-ловушки ( $X_L$ ) з довжиною хвилі  $\lambda$  – 680 нм.

Фотосинтез відбувається в дві фази: світлову і темнову.

Світлова фаза випереджує темнову і вона коротша за темнову.

### **5.5 Вплив екологічних факторів на інтенсивність фотосинтезу**

Рослини, знаходячись в одних і тих же умовах довкілля, проявляють на різних етапах свого розвитку неоднакову інтенсивність асиміляційного процесу. У більшості рослин вона зростає поступово від початку розвитку до фази бутонізація – цвітіння, коли досягає свого максимуму, а потім починає убувати. Це, очевидно, пов'язане з тим, що у період цвітіння та формування плодів відбувається підсилений рух асимілятів із листя до органів відтворення - плодів, що у свою чергу, сприяє інтенсивності, як результат загального старіння та послаблення рослинного організму.

У різних рослин спостерігається значна різниця у процесі приросту органічної речовини. Наприклад, скороспілі рослини з коротким вегетаційним періодом раніше переходить до стеблуння та плодоношення, тому вони менш урожайні, ніж пізноспілі. Ось чому в північних районах вигідніше сіяти скороспілі сорти, а в південних – пізноспілі.

Інтенсивність фотосинтезу визначається тими факторами, які відіграють у ньому основну роль: інтенсивністю світла, температурою, концентрацією вуглекислоти.

**Вплив якості світла на інтенсивність фотосинтезу.** Енергетична сторона процесу фотосинтезу глибоко була розкрита в класичних роботах К.А. Тимирязєва. Він вперше встановив, які світлові промені і в якій мірі поглинаються листками та другими зеленими частинами рослин. Щоб бути використаною у процесі фотосинтезу, світлова енергія повинна бути перш за все поглинена непрозорим екраном, а потім переведена в енергію хімічну. Такою речовиною, поглинаючою світлову енергію, і є хлорофіл, при цьому поглинення ним світла є не суцільним, а вибіркоким. Питанню про значення у фотосинтезі окремих частин спектра К.А. Тимирязєв надав великого принципового значення.

До цього в науці панував погляд, що світло у процесі фотосинтезу діє як дратівник і, що максимум його дії лежить у жовтих, найбільш яскравих променях, які, як відомо, чинять найбільш дразливу дію на сітчатку людського ока. Цієї точки зору приймалися сучасники К.А. Тимирязєва. Це була віталістична точка зору, бо відомо, що жовті промені, проходячи крізь лист, майже повністю зберігають запас енергії. Звідси висновок, що фотосинтез не підпорядкований закону збереження енергії.

Проти цього висновку виступив К.А. Тимирязєв. Він виходив із положення, що світло не дратівник, а джерело енергії для відновлення  $\text{CO}_2$  і що для того, щоб провести визначену роботу світлова енергія повинна бути поглинена. Він експериментально довів причетність закону збереження енергії до процесу фотосинтезу, показав, що максимум фотосинтезу в окремих ділянках спектру співпадає з максимумом поглинання хлорофілом променевої енергії. Максимум поглинання енергії і розклад  $\text{CO}_2$  припадає на червоні промені. Однак у спектрі хлорофілу є другий максимум поглинання, він знаходиться у синьо-фіолетових променях, проте у цій частині спектра фотосинтез завжди був трохи слабший, ніж у червоному. Інтенсивність фотосинтезу у синьо-фіолетових променях становить 54% від інтенсивності у довгохвильовій частині (тобто у червоних променях).

У синій частині спектра промені мають меншу довжину хвилі, відбувається значне поглинання енергії, тобто коефіцієнт розсіювання дуже великий. У червоній частині спектра фотосинтез протікає економніше.

Інтенсивність фотосинтезу визначається не просто величиною поглинання, а добутком цієї величини на кількість принесеної променями енергії. Оскільки червоні промені несуть в собі більше енергії ніж синьо-фіолетові, то і інтенсивність фотосинтезу у червоних променях виявляється більшою.

Сучасна теорія світла, розроблена фізиками після смерті К.А. Тимирязєва, змушує внести деякі корективи у його формулювання фотосинтезу. Фотосинтетичний ефект променів у різних ділянках спектра залежить не тільки від здібності поглинатися хлорофілом, але і від числа та величини кванта. Ефективність використання світлової енергії вимірюється квантовим виходом, яким називається відношення числа прореагувавших молекул до числа поглинених квантів. Квантовим виходом фотосинтезу називають число молекул  $\text{CO}_2$ , асимільованих листком в розрахунку на кожен поглинений ним квант світла.

Сучасні наукові уяви про фотохімічні реакції, до яких належить і фотосинтез, базуються на квантовій теорії світла. Кванти – величина постійна для кожної довжини хвилі, але змінюється із зміною довжини хвилі: чим більша довжина хвилі, тим менша величина кванту: червоним променям властиві кванти меншої величини. Продуктивність фотосинтезу

визначається виключно кількістю кванта, а не величиною окремого кванту. А так як у одній калорії червоних променів міститься у  $1\frac{1}{2}$  рази більше квант, ніж у синьо-фіолетових променях, то асиміляційний ефект у червоних променях значно більший, ніж у синіх.

Таким чином, при видозмінненні формулювання залишається непорушним основне положення К.А. Тимирязєва, що найбільшу ефективність у фотосинтезі мають саме червоні промені і притому та частина, яка найбільш інтенсивно поглинається хлорофілом.

Не слід думати, що вся поглинена хлорофілом енергія витрачається у процесі фотосинтезу. Точні визначення показали, що більша частина цієї енергії, до 90% переходить у теплову форму і або споживається у процесі транспірації, або підвищує температуру і в силу цього розсіюється у навколишньому просторі у вигляді теплових променів. Коефіцієнт використання променевої енергії у фотосинтезі виявився надзвичайно низьким і рівним приблизно 1-5%, дуже рідко 7-8%. Так, у досліджах М.І. Пурієвича листки клену використовували від 0,6 до 2,7% падаючої на лист енергії, соняшник – 4,5%, а кукурудза в період утворення максимуму листової поверхні та приросту сухої маси 150-200 кг/га використовує всього 2,3% сонячної енергії. Низький коефіцієнт використання сонячної енергії залежить почасти від того, що до складу загальної суми енергії входять невидимі промені, інфрачервоні та ультрафіолетові. На них припадає приблизно 40% у прямому сонячному світлі та 20% – у розсіяному. Цим можна пояснити той факт, що на слабкому світлі коефіцієнт використання більший, ніж на інтенсивному.

Велике значення має і внутрішня будова або внутрішні особливості хлорофілоносного апарату рослин. Встановлено, що інтенсивність фотосинтезу у рослин з жовтуватими листками більша, ніж у темно-зелених. У останніх асиміляційне число менше, а у блідо-зелених більше. Це вказує на те, що в листках знаходиться надмір хлорофілу, роль якого в тому, що він виявляється загарбником та переносником сонячної енергії, поглиненої листком.

Фотосинтез можливий при мінімальній інтенсивності світла, наприклад, при світлі вечірньої зірки, а на широті  $60^\circ$  він відбувається під час літніх білих ночей. При підвищенні інтенсивності світла до  $\frac{1}{3}$  від повного сонячного освітлення інтенсивність фотосинтезу зростає. Подалі, при більш високих інтенсивностях світла, спостерігається незначне підвищення, а при ще більших настає світлове насичення фотосинтезу. Максимальна інтенсивність світла, яка вища за світлове насичення, може зруйнувати фотосинтетичний апарат у результаті шкідливої дії фотоокислення та інактивації ферментів.

Справа в тому, що при насиченні світлом утворюється надмірна кількість збуджених молекул хлорофілу, енергія яких використовується не на фотосинтез, а на інші неспецифічні фотореакції, на фотоокислення

ферментів, зокрема карбоксилази та інших. Стан світлового насичення фотосинтезу свідчить про те, що світло не є лімітуючим фактором для здійснення фотохімічних реакцій.

Дослідженнями доведено, що коефіцієнт використання рослинами сонячної енергії незначний. Тим самим підкреслюється існування великих можливостей для подальшого збільшення ефективності використання зеленою рослиною світла. Б.А. Рубін визнає, що незважаючи на те, що ступінь використання сонячної радіації рослинним покривом у цілому невисокий, інтенсивність освітлення виявляється у певних випадках фактором, лімітуючим фотосинтез. Таке положення спостерігається, як правило, вранці і ввечері, а також у будь-який час дня при хмарному небі. Слід також врахувати, що у всіх багаторічних та чагарникових форм рослин у сприятливих умовах освітлення знаходиться лише периферійне листя, тоді як листки, розташовані усередині крони, нерідко одержують світла недостатньо. Наслідком цього є велика різниця у відношенні споживання в умовах освітлення, які зустрічаються не тільки у окремих груп рослин, але нерідко і в межах одного і того ж виду. С.К. Любименко показав, що всі рослини можна розділити на дві групи: світлолюбні та тіньотерплячі. Останні відрізняються великим вмістом хлорофілу, у них пластиди крупніші, на листках менше жилок, лист більш тонкий. Встановлено, що при одних і тих же змінах інтенсивності освітлення, зсув у фотосинтезі у різних рослин має не тільки різну величину, але й різний напрямок. В той час, як у світлових рослин інтенсивність фотосинтезу зростає паралельно підсиленню освітленості (до певної межі), у тіньових рослин оптимум фотосинтезу лежить при низькій інтенсивності світла.

Так, у світлолюбних форм (акація, береза) інтенсивність фотосинтезу зростає пропорційно збільшенню інтенсивності освітлення і досягає максимуму на прямому сонячному світлі. У тіньовитривалих (бук, тис) фотосинтез досягає максимуму при середній напруженості світла. Вельми суттєво відрізняються світлолюбні та тіньовитривалі форми рослин по положенню їх компенсаційних точок. Компенсаційна точка – це мінімальна яскравість освітлення, при якій інтенсивність фотосинтезу рівна інтенсивності дихання. У тіньових рослин компенсаційна точка нижча, ніж у світлових. Так, у світлової гірчиці вона 900 люксів, а у тіньового вівса – 300 люксів.

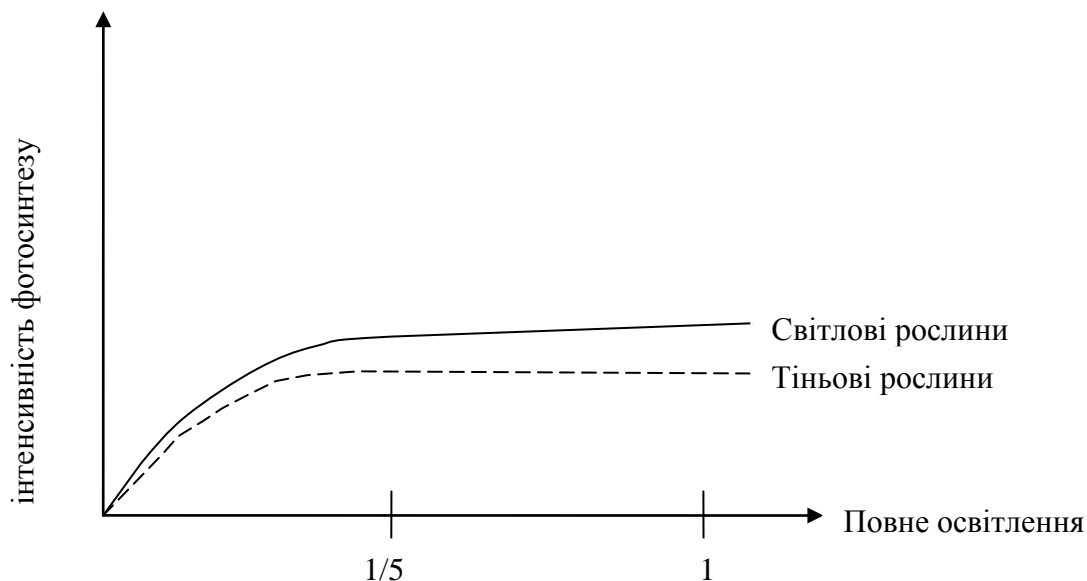


Рис. 5.1 – Залежність фотосинтезу від інтенсивності світла

**Вплив температури на інтенсивність фотосинтезу.** Температура відіграє помітну роль в інтенсивності фотосинтезу. Якби фотосинтез був тільки фотохімічною реакцією, то температура не впливала б на його інтенсивність, тому що фотохімічні реакції протікають незалежно від температури. Швидкість же хімічних реакцій, згідно з правилом Вант-Гоффа, зростає у 2-3 рази при збільшенні температури на кожні 10°C. Рослини підпорядковуються цьому правилу тільки у певних межах, між 0°C та 30-35°C, оскільки жива протоплазма є системою нестійкою і погано переносить підвищення температури більше 30-35°C.

При подальшому підвищенні температури, прискорення процесів затримується, а потім відбувається швидке падіння, при температурі 40-50°C процес фотосинтезу припиняється.

На кривій фотосинтезу є три кардинальні точки: *min* – початок процесу, *opt* – при якій процес протікає з найбільшою швидкістю і *max* – вище якої процес зупиняється.

Незалежно від культури (теплолюбні чи холодостійкі) крива має одну величину. Сходяча гілка її відносно похила, нисходяча – стрімка. Для сходячої гілки кривої справедливе правило Вант-Гоффа. Фотосинтез по суті є сумою двох процесів – хімічного і біологічного (працездатність пластид). Залежність цих двох процесів від температури неоднакова. Крива хімічного процесу відбивається у вигляді кривої сходячої.

Працездатність пластид з підвищенням температури падає. Одержана сумарна крива – результат двох процесів. Спочатку при невеликій температурі працездатність пластид велика, а процес іде повільно. Потім хімічні процеси йдуть жвавіше, а працездатність пластид зменшується.

Більшість рослин мають найбільшу інтенсивність процесу при температурі між 20-28°C. Вгору і донизу від цієї межі інтенсивність фотосинтезу зменшується. Однак є винятки із цього правила. Так бурі та червоні водорості північних морів мають оптимум, який лежить при 7-8°C. З підвищенням температури у них дуже зростає дихання і падає фотосинтез. У літературі є спірні дані про фотосинтез морозостійких рослин, який протікає ніби-то при температурі – 5°C (С.І. Лебедев), інші автори (Л.А. Іванова, П.А. Генкель, Л.С. Литвинов) заперечують це.

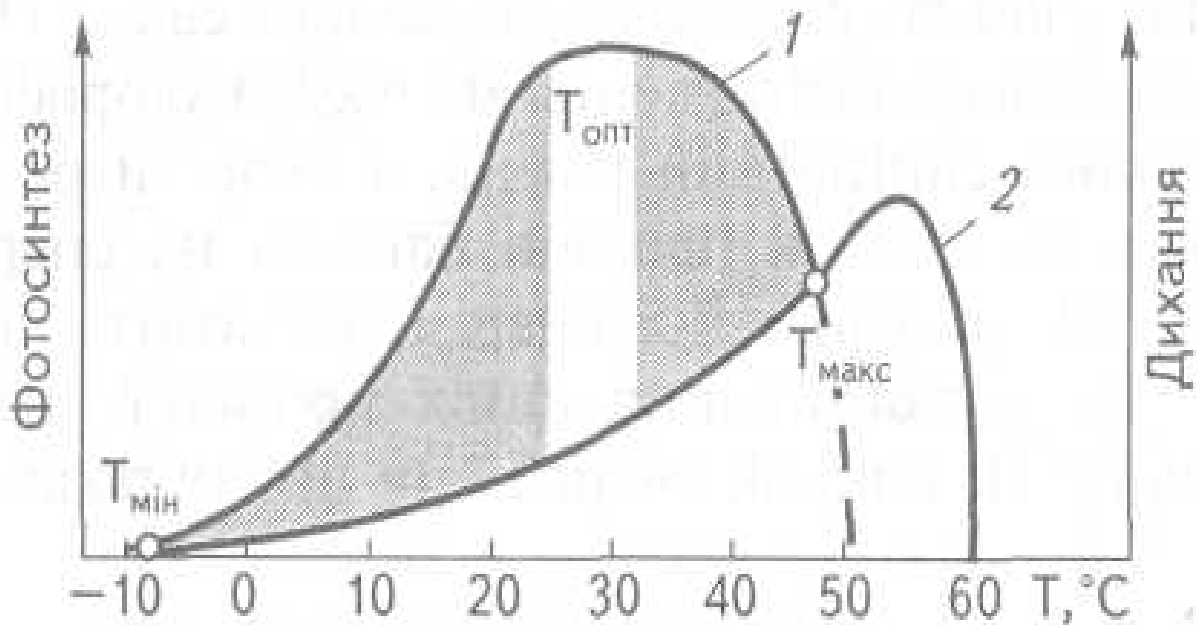


Рис. 5.2 – Вплив температури на інтенсивність фотосинтезу (1) та дихання (2)

**Вплив кількості CO<sub>2</sub> на процес фотосинтезу.** Вуглекислий газ є вихідним матеріалом для фотосинтезу, тому його концентрація має велике значення для цього процесу. Зазвичай вміст його в повітрі складає 0,03%. Якщо концентрація вуглекислого газу буде зростати до 0,2%, інтенсивність фотосинтезу різко зростає (врожай плодів збільшується майже вдвічі). З ростом концентрації вуглекислого газу до 10-25% фотосинтез росте повільно. При концентрації цього газу 70-75% відбувається різке падіння фотосинтезу, пластиди втрачають працездатність. Вміст вуглекислого газу у повітрі на рівні 0,03% не є

оптимальним, а лише мінімальним. Тому підвищення його вмісту в повітрі є дуже вигідним для рослин. Існують рослини більш чутливі до підвищення концентрації  $\text{CO}_2$ , у яких гальмування фотосинтезу починається при вмісті його біля 5%. Підвищення концентрації  $\text{CO}_2$  чинить інгібуруючий вплив у силу різних причин (наприклад, закриття продихів). В природних умовах вміст  $\text{CO}_2$  в повітрі такий малий, що може обмежувати зростання процесу фотосинтезу. Треба врахувати, що у денні часи вміст диоксиду вуглецю у повітрі навколо рослин знижується. У зв'язку із сказаним підвищення вмісту вуглекислого газу у повітрі являється одним із важливих способів підвищення інтенсивності фотосинтезу і, як слідство, накопичення сухої речовини рослиною. Однак, у польових умовах регулювання вмісту  $\text{CO}_2$  утруднюється. Частково цього можна досягнути за допомогою поверхневого внесення гною або других органічних добрив. При цьому посилюється діяльність мікроорганізмів у ґрунті і збільшується вміст вуглекислого газу; одним із резервів підвищення інтенсивності фотосинтезу являється полив рослин водою, збагаченою вуглекислим газом.

Вуглекислий газ є важким газом і значна його кількість знаходиться ближче до ґрунту. Тому велике дерево і маленька травинка перебувають в неоднакових умовах постачання вуглекислим газом. Під шатром лісу, у поверхні ґрунту, вміст  $\text{CO}_2$  може досягнути 0,08%. Цим тіньовитривалі рослини як би компенсують нестачу світла. Вони відрізняються великим вмістом хлорофілу, листки їх пристосовані до дифузного світла і не мають палісадної паренхіми.

**Вплив вмісту води на інтенсивність фотосинтезу.** Інтенсивність фотосинтезу збільшується при наявності смоктальної сили в клітині. Зменшення вмісту води викликає цілий ряд біохімічних реакцій в рослині, що природно, позначається на протіканні фотосинтезу. При незначній втраті води, як це встановила В.Н. Бриліант, відбувається деяке збільшення інтенсивності фотосинтезу. Це явище одержало назву „феномен Бриліант”. Подальше обезводнення позначається вже несприятливо на процесі фотосинтезу. Справа в тому, що при 100% оводненості клітин смоктальна сила зникає, щоб вона виникла необхідна незначна втрата води. Оптимальний ступінь насичення клітини водою становить 90-85%.

**Фотосинтез та врожай.** Фотосинтез є основним процесом, при якому утворюються сухі органічні речовини рослин. Залежність між фотосинтезом і врожаєм непроста. Л.А. Іванов запропонував таке рівняння, яке характеризує відношення між інтенсивністю фотосинтезу та накопиченням сухої маси рослиною (біологічним врожаєм).

$$M = ast - bs_1t_1, \quad (5.2)$$

де:  $M$  – суха маса рослини;  
 $a$  – інтенсивність фотосинтезу;  
 $s$  – фотосинтетична поверхня;  
 $t$  – час фотосинтезу (термін);  
 $ast$  – продуктивність фотосинтезу;  
 $b$  – інтенсивність дихання;  
 $s_1$  – поверхня клітин, здійснюючих дихання;  
 $t_1$  – час дихання (термін).

Треба врахувати, що фотосинтез здійснюється лише у зелених клітинах, а дихання – в усіх без винятку клітинах. Термін фотосинтезу також менший терміну дихання. Для того, щоб накопичити суху речовину, інтенсивність фотосинтезу повинна бути в десять разів більша від інтенсивності дихання. Не вся утворена суха речовина накопичується. Частина її витрачається у процесі дихання, частина розходиться при опаданні окремих органів. Ці втрати складають 25-30%.

В агрономічній практиці важливим є не біологічний, а господарський врожай ( $V_{\text{госп}}$ ). Це доля корисного продукту, заради якого вирощують рослини (зерно, коренеплоди, волокно і т.д.). Господарський врожай складає визначну частку біологічного врожаю.

$$V_{\text{госп}} = V_{\text{біол}} \cdot K_{\text{госп}}. \quad (5.3)$$

де  $K_{\text{госп}}$  – коефіцієнт господарського використання, він коливається від 50% (цукрові буряки) до 1% (волокно бавовни). Для одержання максимального приросту сухої маси рослин необхідно домагатися швидкого розвитку листової поверхні на початку вегетаційного періоду, але надмірний розвиток листя небажаний (бо лист – не тільки орган фотосинтезу, але ж і орган транспірації). За даними В.М. Ничипоровича оптимальна загальна площа листя повинна бути рівною 30 тис. м<sup>2</sup>/га. Доказано, що величина врожаю в значній мірі залежить від оптимальної структури посівів – архитектеніки. Оптимальна структура посівів – це такий посів, який має високий ККД фотосинтезу і забезпечує максимальний біологічний та господарський врожай.

## 5.6. Дихання та бродіння у рослин

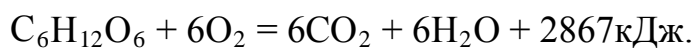
Дихання – обов'язкова умова життя. Воно забезпечує обмін речовин та енергії, який лежить в основі життєдіяльності будь-якого організму. Це процес окислення продуктів фотосинтезу, при якому споживається кисень



та виділяється вуглекислий газ. Відбувається дисиміляція – розщеплення органічних речовин з використанням замкненої в них енергії. При диханні органічні речовини перетворюються у проміжні продукти неповного окислення та кінцеві неорганічні продукти (CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O), які містять мало енергії.

Дихання є джерелом енергії, яку рослина використовує для ростових процесів, різних синтетичних реакцій, поглинення елементів мінерального живлення, пересування асимілятів. Головними субстратами дихання являються вуглеводи. При окисненні глюкози молекулярним киснем утворюють шість молекул вуглекислого газу; шість молекул води.

Сумарне рівняння хімічних перетворень при диханні:



Однак це рівняння не дає повної уяви за всю складність хімізма процесу дихання і його проміжних етапів.

Зусилля багатьох фізіологів – ботаніків були направлені на з'ясування суті окисних процесів та хімізма процесу дихання. Велике значення мали дослідження російських вчених І.П.Бородіна, А.Н.Баха, С.П.Костичева, В.І.Паладіна, які сприяють формуванню уяви про хімічну природу дихання не тільки рослин, а і взагалі всіх організмів.

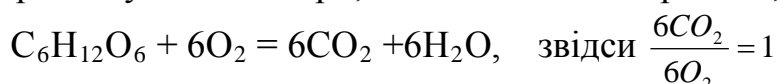
Для усіх життєвих процесів рослинам необхідна енергія, яку вони здобувають за рахунок дихання та бродіння. У хімічному відношенні процес дихання дуже складний, в нього залучаються багато речовин: вуглеводи, жири, білки. Перетворення їх у дихальному циклі супроводжується утворенням проміжних та побічних продуктів. Частина цих продуктів підлягає повному окисленню, а друга частина використовується як вихідні речовини для синтезів. Таким чином, через процес дихання та за його участю в обмін утягується багато поживних речовин. Завдяки цьому процес дихання треба розглядати не тільки як енергетичний, а як одну із сторін загального обміну речовин, який об'єднує в собі як енергетичний, так і хімічні сторони.

Інтенсивність дихання неоднакова у різних тканин, органів рослин. Так камбій дихає майже в десять раз інтенсивніше за деревину, а луб – у п'ять раз. Клітини точок росту в стані спокою дуже слабо дихають, а вже на початку ділення інтенсивність дихання їх збільшується у декілька разів. Усі органи рослин по інтенсивності дихання можна розташувати у такій послідовності, починаючи від найбільшої інтенсивності дихання: проростаюче насіння → квіти, які розпускаються → коріння, яке росте → бруньки → дорослі листки → дорослі стебла → дорослі корені. Світлові листки дихають інтенсивніше за тіньові, відповідно і світлолюбні та тіньовитривалі рослини.

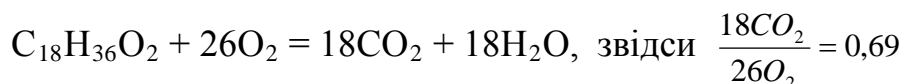
Для кількісної характеристики дихання використовують різні показники і взагалі інтенсивність дихання виражається у мг(мм<sup>3</sup>) поглиненого кисню або виділеного вуглекислого газу за одиницю часу на одиницю маси дихаючих тканин або органів.

Вивчення показало, що проростаюче насіння виділяє на добу від 50 до 125мг CO<sub>2</sub> на 1г сухих речовин, тоді як інтенсивність дихання дорослого листа у п'ять разів менша. Інтенсивність дихання змінюється у процесі онтогенезу рослин. Молода рослина дихає інтенсивніше, а з віком інтенсивність цього процесу знижується. Під час цвітіння у квітів спостерігається значне підвищення дихання, тоді як в листках та в других органах воно падає. З моменту утворення плодів та в міру їх росту дихання падає, а під час дозрівання, часто вже при зберіганні плодів, різко зростає.

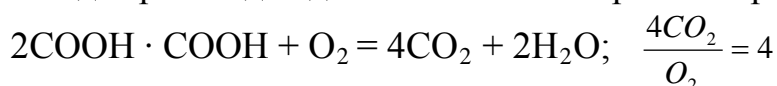
У якості дихального матеріалу рослини використовують вуглеводи, жири, органічні кислоти. Залежно від того, який матеріал використовується при диханні, знаходиться величина дихального коефіцієнта, тобто відношення виділеної вуглекислоти до поглиненого кисню  $\left(\frac{CO_2}{O_2}\right)$ . Якщо при диханні використовуються сахари, то це відношення рівне 1, таму що:



При диханні маслянистого насіння ( соняшник, конопля, бавовна, рицина і т.д.), тобто при дихальному матеріалі – жири, дихальний коефіцієнт менший за 1.



Чудовим джерелом для дихання багатьох грибів є органічні кислоти:

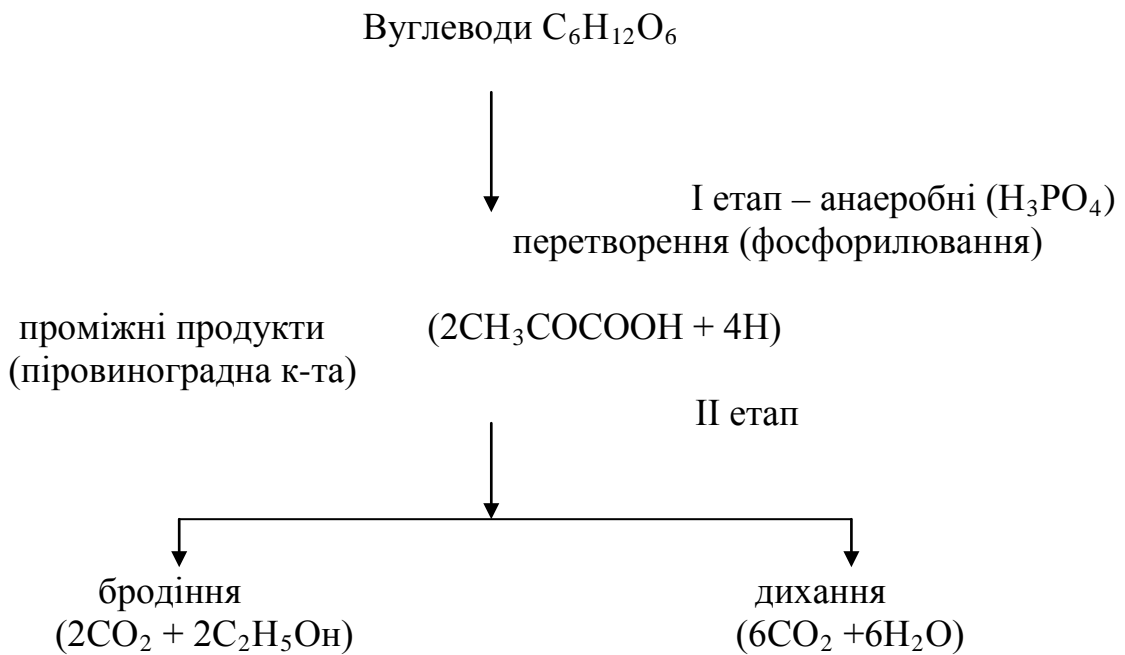


Протеїни, білки рідко використовуються у якості дихального матеріалу. Вони розкладаються до амінокислот і на цьому стані, тобто у вигляді амінокислот використовуються рослиною для повторного синтезу, тобто ресинтезу. У випадку природного старіння рослини, коли розклад органічних речовин переважає над синтезом, білки використовуються при диханні.

**Методи визначення дихання** можуть бути спрямовані на визначення втрати сухої речовини, або кількості виділеної вуглекислоти або поглиненого кисню. Залежно від цього розрізняють методи: а) ендометричний, б) просякнення – облік CO<sub>2</sub>, в) монометричний – облік O<sub>2</sub>.

### Генетична спорідненість між диханням та бродінням.

Процес дихання складається із двох основних етапів. Перший, початковий – анаеробне дихання, в результаті якого дихальний субстрат(вуглеводи) розкладається до простіших продуктів типу піровиноградної кислоти. Подальше перетворення піровиноградної кислоти може йти двома шляхами: кисневим до кінцевих продуктів  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$  або анаеробним за типом бродіння. Таким чином, встановлюється певний зв'язок між диханням та бродінням. Вчення про генетичний зв'язок між цими процесами було розроблене С.Т. Костичевим. Загальну схему зв'язку бродіння та дихання можна представити у такому вигляді:



Л. Пастер першим доказав, що вищі рослини не припиняють виділення вуглекислого газу і після того, як попадають у безкисневе середовище. Однак дихання рослин в цих умовах супроводжується накопиченням в їхніх тканинах спирту. При диханні такого типу життя зеленої рослини продовжується недовго – вона гине. Очевидно, відбувається отруєння продуктами обміну, які утворюються в цьому разі.

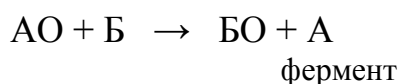
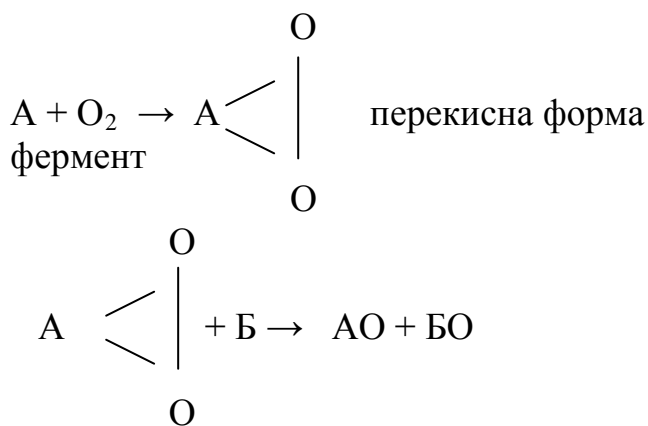
Низький енергетичний ефект бродіння також має суттєве значення. Спирт вміщає великий запас енергії, яка не використовується при анаеробному диханні, в цьому разі тканини виснажуються, бо вони позбавлені проміжних речовин, які звично утворюються при кисневому диханні.

Існує погляд на бродіння у вищих рослин як на рудиментарну функцію. Поряд з аеробним диханням в тканинах рослин в тій чи іншій мірі завжди відбуваються і процеси бродіння. В тканинах рослин, нормально забезпечених киснем, вони виявлені в багатьох випадках. Так продукти спиртового бродіння (оцтовий альдегід, етиловий спирт )

накопичуються в інтенсивно зростаючих органах рослин, в соковитих тканинах різних плодів – лимонів, яблук, мандаринів.

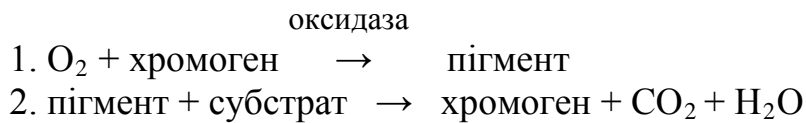
Бродіння і дихання тісно пов'язані між собою. Про це свідчить той факт, що в рослині знайдені ті ж самі проміжні речовини, які утворюються в дріжджах при спиртовому бродінні. Про єдність та найтісніший зв'язок процесів бродіння і дихання свідчить також те, що в рослинах виявлені ферменти, які каталізують спиртове бродіння. Отже, анаеробне окислення не є патологічним процесом для вищих рослин. Поряд з аеробним диханням бродіння, очевидно, - один із постійних процесів окислювального газообміну в їхніх тканинах.

**Теорія біохімічного окислювання А.М. Баха.** Дихання, в цілому, процес окислювальний. Однак молекула кисню повітря ( $O_2$ ), в якій обидві валентності взаємно насичують одне одного  $O=O$ , є інертною і сама по собі не окислює цукор. Для того, щоб кисень міг окислювати, він повинен бути активований, тобто у нього треба розірвати одну валентність:  $-O-O-$ . Виходячи з цього акад. А.М. Бах ще в кінці дев'ятнадцятого століття збудував свою теорію біологічного окислення, яка не тільки не втратила свого значення, а стала основою сучасного погляду на процес дихання. Ферменти оксидази здатні розривати валентності кисню, з'єднуватися з ним, утворюючи перекисну форму, яка здатна окислити другу речовину Б.



**Теорія дихання В.І. Паладіна.** Академік В.І. Паладін підтримував погляди академіка А.В Баха, тому що у своїй теорії дихання виходив із необхідності активування як кисню повітря, так і водню субстрату. Він висловив сміливу для того часу думку (початок ХХ століття), що в рослинах існують специфічні посередники дихання – дихальні хромогени,

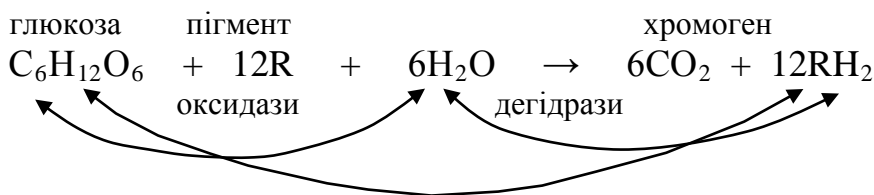
які окислюючись перетворюються на пігменти, здатні відновлювати водень субстрату.



Активований оксидазою кисень приєднується до хромогену. Утворений пігмент окислює дихальний субстрати до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ , а сам відновлюється знову до хромогену і може брати участь у подальших перетвореннях.

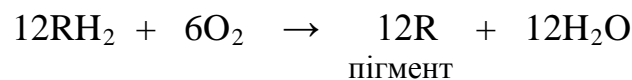
Однак пізніше академік В.І. Паладін прийшов до висновку, що хромоген активує не кисень повітря, а водень дихального субстрату за допомогою дегідраз. В результаті схема така. Процес дихання йде в два етапи: анаеробний та аеробний.

### I – анаеробний



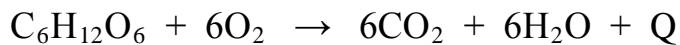
На цьому етапі бере участь вільна вода клітини, вона не просто розчинник, а окислювач і відновлювач. Під впливом дегідраз водень води і глюкози акцентується (сприймається) дихальним пігментом (R), який відновлюючись, перетворюється в хромоген ( $\text{RH}_2$ ). Окислення вуглецю глюкози (цукру) відбувається за рахунок кисню води в присутності оксидаз. Отож, кисень повітря на даному етапі в процесі дихання участі не бере.

### II – аеробний



Кисень повітря за допомогою оксидази окислює хромоген і перетворює на пігмент, при цьому ще утворюється вода. Дихальний пігмент – це по суті фермент, а ферменти були відкриті після смерті В.І. Паладіна.

Сумарне рівняння дихання



Це перша закінчена теорія дихання, у якій показано, що поряд з процесами активування кисню відбувається і активування водню. Дихання – окислювально – відновлювальний процес.

### **Вплив зовнішніх умов на процес дихання.**

**Температура.** Дихання, подібно іншим ферментативним процесам, залежить від температури. У визначених температурних межах ця залежність підкоряється правилу Вант-Гоффа (швидкість хімічних реакцій подвоюється з підвищенням температури, на кожні 10°C). В інтервалі температур від 0° до 20°C  $Q_{10}$  (температурний коефіцієнт) дихання дорівнює 2-3. При температурі, вищій за 20°C, величина  $Q_{10}$  може знижуватися. Одна з причин цього – зменшення розчинності кисню в розчинах при підвищенні температури. Ефект температури проявляється звичайно разом з іншими факторами.

Для дихання кожного виду рослин та його органів існують певні мінімальні, оптимальні та максимальні температури. На відміну від фотосинтезу дихання у зимуючих рослин спостерігається при дуже низьких температурах (у хвої сосни та ялини при -25°C). Температурний оптимум його у більшості видів помірних широт лежить в межах 35 - 40°C, тобто на 5 - 10°C вище, ніж для фотосинтезу. Максимальні температури (45 -55 °C) визначаються здатністю білків до денатурації.

У процесі еволюції рослини пристосувалися до певних температурних умов. У цьому зв'язку на характері реагування рослин позначається походження рослин, географічний ареал їх розповсюдження.

**Вологість.** Невеликий водний дефіцит зростаючих тканин збільшує інтенсивність дихання. Це пов'язане з тим, що водний дефіцит і навіть підв'янення листків підсилює процес розпаду складних вуглеводів (крохмалю) на більш прості. Збільшення вмісту цукрів, цього основного субстрату дихання, підсилює сам процес. Разом з тим при водному дефіциті порушується сполучення окислювання і фосфорилування. Дихання у цих умовах викликає безкорисну витрату сухої речовини. При тривалому зів'яненні рослина втрачає вуглеводи і інтенсивність дихання падає. Інша закономірність характерна для органів, які знаходяться у спокої. Збільшення води в насінні з 12 до 18% вже збільшує інтенсивність дихання у чотири рази, подальше підвищення її вмісту до 33% збільшує інтенсивність дихання у 100 разів. При цьому важливу роль відіграє температура, при якій зберігається насіння: при 0 - 10°C вплив вологості на інтенсивність дихання значно менший, ніж при 18 - 25°C. Різке

підняття дихання набубнявілого насіння супроводжується значним виділенням тепла, що може привести до їх перегріву (самозапалюванню) при зберіганні.

Реакція рослинних тканин на втрату води залежить також від віку, фізіологічного стану, екологічної належності організму.

**Кисень** необхідний для проходження аеробної стадії дихання, саме кисень є кінцевим акцептором електронів, які рухаються по дихальному ланцюгу. При відсутності кисню дихання поступається бродінню. При наявності кисню нижче 5% бродіння продовжується, вище цього показника бродіння пригнічується (ефект Л. Пастера) і дихальний коефіцієнт стає рівним одиниці. Збільшення вмісту кисню вище 5 – 8% вже не впливає на інтенсивність дихання.

**Концентрація вуглекислого газу.**  $\text{CO}_2$  є кінцевим продуктом як бродіння, так і аеробного дихання. При достатньо високих концентраціях вуглекислого газу, що значно перевищують ті, які звично оточують рослинний організм (вище 40%), процес дихання гальмується. Гальмування відбувається з декількох причин:

- висока концентрація  $\text{CO}_2$  може чинити загальний анестезуючий вплив на рослинний організм;
- вуглекислий газ гальмує активність ряду дихальних ферментів;
- відбувається закриття продихів, що утруднює доступ кисню і побічно гальмує процес дихання.

**Вплив світла на інтенсивність дихання** багатовидовий. Під його впливом, особливо короткохвильових синьо – фіолетових променів, інтенсивність звичного темного дихання зростає. Можливо, світло активує ферменти оксидази. Світло може чинити побічний вплив на дихання зелених рослин завдяки тому, що відбувається процес фотосинтезу. Вплив фотосинтезу на дихання може бути різним і навіть протилежним. Так, з одного боку, у процесі фотосинтезу утворюються основні субстрати дихання – вуглеводи. Разом з тим при диханні утворюються проміжні продукти і можуть затягуватися у фотосинтетичний цикл.

**Поживні соли.** Інтенсивність дихання дуже залежить від забезпечення рослини елементами мінерального живлення. Такі елементи як фосфор, залізо, сірка, марганець, мідь беруть безпосередню участь у диханні, бо є основною складовою частиною дихальних ферментів.

**Внутрішні фактори** суттєво впливають на інтенсивність дихання:

- різні види та екологічні форми рослин дихають з різною інтенсивністю;
- вік рослини впливає на інтенсивність дихання; молоді рослини дихають більш інтенсивно;
- затримка відтоку органічних речовин із листків у другі органи, підсилює інтенсивність дихання, що негативно позначається на

величині врожаю. У клітинах виникають речовини, гальмуючі другі процеси, але дихання не гальмується.

## **6. Тепло як екологічний фактор**

Сонячна радіація слугує джерелом тепла, вона регулює температурний режим поблизу Землі. Однак визначний вплив земного випромінювання й циркуляції повітря на рівень і розподіл температури зумовлюють необхідність розгляду сонячного тепла й температури повітря окремо від сонячної радіації й освітленості.

Джерелом тепла на земній поверхні є променева енергія Сонця, а також тепло надр нашої планети. Сонячна радіація, пройшовши крізь атмосферу, досягає земної поверхні й тут частково поглинається, перетворюючись здебільшого на тепло. Процес трансформації сонячної енергії досить складний і залежить від багатьох взаємозв'язаних факторів. Унаслідок цього в різних зонах, районах, в умовах різного рельєфу, в кожному конкретному типі рослинних угруповань складається свій річний, місячний і добовий радіаційний баланс, який і визначає розподіл температур у ґрунті та приземних шарах атмосфери. Частина цього тепла витрачається на нагрівання приземного шару повітря, рослин, випаровування води з ґрунту, а також рослинами, а частина – на нагрівання ґрунту.

Радіаційний баланс може бути позитивним, якщо прихід тепла переважає його витрати, або негативним, коли витрати переважають його надходження. На земній кулі, крім Антарктиди, річні суми радіаційного балансу позитивні. Місячні показники радіаційного балансу в помірних і високих широтах негативні тільки в зимовий період. Річний хід радіаційного балансу в основному відповідає ходу сумарної сонячної радіації й температурі повітря, яка поступово знижується від екватора до полюсів.

Річний і місячний радіаційні баланси впливають на температуру ґрунту і повітря, чим зумовлюють розподіл рослинності за зонами і значно впливають на життєдіяльність окремих рослин та їхніх угруповань. Не менше на життя рослин впливає також добовий хід величин радіаційного балансу. Максимальні позитивні величини добового балансу спостерігаються в полудень, тоді як мінімальні – в нічний час. На хід добового балансу впливають також погодні умови (хмарність, вологість повітря), форми рельєфу та рослинності.



## 6.1. Рослинність і добовий хід та річний хід температури

Для характеристики температурних умов життя рослин важливо знати не лише загальну кількість тепла, а й розподіл його в часі, від чого залежать можливості їхнього вегетаційного періоду. З початком формування надземних органів розвиток рослин значною мірою залежить від температури повітря. Граничні межі вегетаційного періоду визначаються тривалістю безморозного періоду, частотою та ступенем імовірності весняних та осінніх приморозків.

Залежно від забезпечення рослин теплом розрізняють тропічний, субтропічний, помірний та холодні пояси.

У тропічному поясі температура не буває нижчою за 0°C за винятком високогірних областей. Середня температура найхолоднішого місяця становить 15...20°C. Вегетаційний період у рослин цілорічний (крім посушливих областей). У субтропічному поясі мінімальні температури лише в деякі роки опускаються нижче 0°C. Можливі короткочасні морози взимку. Стійкий сніговий покрив відсутній. Для більшості культур може бути два вегетаційні сезони – літній та зимовий.

У помірному поясі чітко розрізняють літній вегетаційний період і довготривалий зимовий період вимушеного спокою рослин. Взимку характерний стійкий сніговий покрив, а весною та восени часто спостерігаються заморозки. Для холодного поясу заморозки можливі впродовж усього досить короткого (до 1,5...2місяців) вегетаційного періоду. За температурними умовами до холодного поясу примикають субальпійські та альпійські гірські області.

Для оцінки кількості тепла, яку одержує рослина за вегетаційний період чи певний його відтинок, використовують показник „суми ефективних температур”. Для його підрахунку підсумовують щоденні перевищення середньодобової температури повітря  $t_n^{\circ}$  над певною умовною величиною ( $t^{\circ}$ ), яка відповідає конкретному нижньому порогові вегетації або певній фенологічній фазі (тобто найнижчій температурі, за якої вони розпочинаються),

$$\sum t^{\circ} = (t^{\circ} - t_n^{\circ}) \cdot \text{кількість днів.} \quad (6.1)$$

Поріг вегетації, звичайно, неоднаковий для рослин із різним реагуванням на температурний фактор. Для рослин холодостійких культурних видів він умовно становить ( $t_n^{\circ}=5^{\circ}\text{C}$ ), для рослин помірної зони –  $10^{\circ}$ , тоді як для теплолюбних видів  $-15^{\circ}\text{C}$ . Загально прийнято, що для природної рослинності помірних широт порогова температура початку вегетації становить  $5^{\circ}\text{C}$ .

Від температури навколишнього середовища залежить температура тіла рослинних організмів. Своєю чергою вона визначає швидкість реакцій обміну речовин: низькі температури їх гальмують, а надто високі можуть спричинити порушення структури і денатурацію білків, у тому числі і ферментів. Унаслідок зменшення від екватора до полюсів висоти сонцестояння та кута падіння променів кількість тепла змінюється. До того ж на температурний режим даної місцевості впливають також світлопоглинальна здатність ґрунту, його теплоємність, нічне вихолодження, вологоємність, близькість теплих або холодних морських течій та інше.

Крім середньорічної температури даної місцевості, важливе значення в житті організмів мають найвища і найнижча температури (абсолютний максимум і абсолютний мінімум) даної кліматичної зони, середня температура найтеплішого й найхолоднішого місяців.

## **6.2. Тепловий режим рослин.**

Життєдіяльність будь-якого виду відбувається в певних інтервалах температур. При цьому прослідкується зона оптимуму, мінімуму та максимуму.

Оптимальним тепловим режимом вважається той, за якого впродовж усього життя, особливо в період інтенсивного росту і розвитку, кількість і тривалість періоду тепла найкращим чином забезпечують хід усіх фізіологічних процесів у даній рослині за даних умов. У зоні мінімуму або максимуму спостерігається затухання активної діяльності організмів.

Мінімальний тепловий режим – це той мінімальний термін тривалості і кількості тепла, за межами якого життя рослин у даних умовах стає неможливим через його дефіцит.

Верхня межа кількості та тривалості тепла, за якою рослина гине від високої температури, називається максимумом теплового режиму.

Як низькі температури (холод), так і високі (жара) спричиняють порушення життєвих процесів. Слід враховувати, що кожна фаза і стадія розвитку рослин має як свій оптимум, так і свій верхній та нижній поріг температурного режиму.

Рослина набуває або втрачає тепло в результаті радіаційного потоку, спрямованого на неї або від неї. Вдень, під впливом прямої та розсіяної радіації, рослина нагрівається, вночі, віддаючи тепло, - охолоджується. Ступінь нагріву окремих органів і частин рослини залежить від пори року, часу доби, розміщення тих чи інших органів відносно Сонця, від рельєфу місцевості та інших причин. Особливо впливає на температуру рослин тепловий режим ґрунту. Є дані, що рослина завжди має вищу температуру, ніж навколишнє повітря, якщо температура поверхні ґрунту вища за температуру приземного шару повітря й, навпаки, вона холодніша, якщо температура поверхні ґрунту нижча за температуру

приземного шару повітря. Тому температура рослин рідко збігається з температурою повітря. Найчастіше рослина в цілому й окремі її частини мають дещо іншу температуру, ніж температура навколишнього повітря.

Різноманітність теплових умов на Землі значною мірою зумовлює географічне поширення рослин і тварин. Для більшості організмів діапазон оптимальних значень температури становить 10.....30°C. Але в неактивному стані, наприклад, анабіозі, живі істоти здатні витримувати значно широкий діапазон температур (від -200°C до +100°C). Так спори деяких бактерій нетривалий період витримують температуру до 180°C, а цисти найпростіших, яйця круглих червів і коловерток, насіння, спори більшості прокаріот, пилок рослин після зневоднення не втрачають життєздатності за температури, близької до абсолютного нуля (-271,16°C).

Анабіоз – стан організму, за якого відсутні помітні прояви життєдіяльності внаслідок гальмування процесів обміну речовин. Він супроводжується значними втратами води (до 75%). Коли настають сприятливі умови, організми виходять із стану анабіозу і життєві процеси поновлюються.

Для багатьох організмів амплітуда коливань температур їхньої активної життєдіяльності обмежується певними межами.

За межами крайніх температур – летальна зона, де настає незворотній процес відмирання, тобто температурний фактор визначає можливі межі життя. Температурний фактор на більшості площі Землі зазнає чітко виражених добових і сезонних коливань, що зумовлює відповідний ритм біологічних явищ у природі. Разом з іншими кліматичними факторами температура визначає як широтну зональність, так і вертикальну поясність розселення організмів, насамперед, різних видів рослин.

Північна межа поширення багатьох видів рослин помірних, особливо теплих поясів, певним чином зумовлена дефіцитом тепла. Для півночі характерні тривалі зими з низькими температурами, тоді як літній вегетаційний період короткий і холодний.

За відношенням до тепла виділяють два типи організмів – **теплолюбні і холодостійкі**. Теплолюбні існують у зонах тропічного і субтропічного клімату, а в помірних поясах – у місцях існування, що добре забезпечені теплом. Види, для існування яких оптимальною є низька позитивна температура, називають холодостійкими.

Для більшості організмів оптимальними є температури від 25 до 30°C. Види, оптимум життєдіяльності яких приурочений до області високих температур, відносять до термофільних. Термофіли – це мешканці теплих кліматичних зон, наприклад, тропіків. Термофільність характерна для багатьох мікроорганізмів. Так, представник ціанобактерій осциляторія трапляється в гарячих джерелах із температурою від 85 до

93°C. Успішно витримують високі температури накипні лишайники, рослини пустель.

Чимало організмів витримують великі значення мінусових температур. Наприклад, полярні води, температура яких становить від 0 до  $-2^{\circ}\text{C}$ , населені різноманітними представниками рослинного світу. Представники рослинного світу тайги, наприклад, сосна сибірська, витримують зниження температур до  $-50^{\circ}\text{C}$ .

**Пойкілотермні** – це організми, життєдіяльність яких і температура тіла залежать від тепла, яке надходить із навколишнього середовища.

Пойкілотермія (холоднокровність) властива всім мікроорганізмам, рослинам, безхребетним і значній частині хордових. Температура їхнього тіла залежить від середовища. Саме тому екологічна роль тепла в житті названих систематичних груп рослин і тварин є першорядною.

Різні види пойкилотермних організмів характеризуються різноманітними пристосуваннями для перенесення значних коливань температури.

Евритермні види здатні переносити такі коливання в значних межах. Багато рослин і лишайників існують у широкому інтервалі температур.

Стенотермні організми існують у вузьких межах коливань температурного фактора й поділяються на теплолюбні (наприклад, орхідеї, кавові дерева) та холодостійкі (наприклад, представники рослинності тундри).

На протязі еволюції живі організми виробили пристосування до різних температурних умов, як до високих, так і до низьких.

### **6.3 Екологічні групи рослин відносно температури**

Ріст рослин безпосередньо пов'язаний з температурним фактором. За час тривалої еволюції у рослин сформувались різноманітні морфофізіологічні пристосування для захисту від несприятливого впливу температур. Це, насамперед, різні життєві форми рослин, які пристосовані до виживання за різних температур. Багато з пристосувань відіграють важливу роль і в захисті рослин від негативного впливу високих температур.

Адаптація до температурного фактора супроводжується глибокими змінами інтенсивності та спрямованості обміну речовин, які сприяють нагромадженню в клітинах рослин вуглеводів, білків та інших специфічних речовин.

Так, у рослин, мешканців тундри, високогір'я переважає низькоросле стебло, яке часто стелиться по землі. В їхньому клітинному соку накопичуються цукри, що знижують точку замерзання цитоплазми.

За відношенням до температури розрізняють такі екологічні групи рослин: теплолюбні (термофільні), холодолілюбні (криофільні) та

мезотермні. Теплолюбні рослини приурочені до місцезростань із високими температурами, холодолюбні – до холодних місць існування, мезотермні – ті, що ростуть за середніх значень температури.

Для оцінки теплових ресурсів використовують суму активних температур, яка складається з суми позитивних середньодобових температур за період, коли вона вища за 10°C. Це якісний показник для оцінки потреби рослин у теплі, що дає змогу визначити райони можливого вирощування тих чи інших культур. Так, у районах, де сума активних температур становить 1000-1400°C, можна вирощувати різні сорти картоплі, різні коренеплоди, 1400-2200°C – хлібні злаки, 4000°C – субтропічні культури.

Для рослин помірних широт важливе значення має розподіл кількості тепла в часі. Вони вимагають сезонного чергування впродовж річного циклу холодних і теплих періодів. Це явище дістало назву **сезонного термоперіодизму**. Рослини помірного поясу неоднаково пристосувалися до сезонної зміни температур. Це виражається, насамперед, у чергуванні фаз активного росту і вимушеного спокою у літньозелених та вічнозелених рослин.

Чергування денних підвищених температур із нічним її зниженням називають **добовим термоперіодизмом**.

Екологічна група літньозелених рослин – це дерева, кущі та трав'янисті рослини, що на час несприятливого зимового періоду року скидають листя. З флори України до літньозелених рослин належать дуб, клен, липа, ліщина, яблуня, груша, полуниця, конвалія та ін. Серед багаторічних трав'янистих рослин, що населяють наші степи і ліси, літньозелені складають 40-60% флори. Листопад рослин є пристосування їх до максимального зменшення випаровування води впродовж зими. Листопадні рослини поширені в помірних і холодних регіонах світу. У трав'янистих багаторічних рослин на цей період відмирають усі вегетативні органи, а зимує лише насіння.

У зимуючих органів зменшується вміст води, підвищується вміст цукрів та інших речовин з кріопротекторними властивостями.

Рослини помірних широт пристосувалися до чергування теплих і холодних періодів року.

Зимньозелені – це рослини, які в усі пори року вкриті зеленим листям. Вони трапляються в усіх кліматичних широтах земної кулі – від тропіків до тундри.

До вічнозелених відносяться хвойні рослини (крім модрини), а також значна кількість широколистих – магнолія, барвінок, брусниця, лавровишня, пальми та інші. У вічнозелених рослин листя змінюється неодноразово, а поступово, і тому рослина весь час вкрита листям. Вік окремого листка у різних вічнозелених рослин неоднаковий, наприклад, у

лимонів – три роки, у сосни – від трьох до п'яти, у тиса – від шести до десяти років.

Отже, тепло, як екологічний фактор зумовлює температуру навколишнього середовища, від якої істотно залежить температура тіла організмів і швидкість перебігу реакцій обміну речовин. Поступова зміна кількісних значень температури в часі та просторі ефективно використовується різними організмами для оптимізації свого життєвого циклу.

## **7. Вода як екологічний фактор**

### **7.1 Вода в природному середовищі**

Вода – необхідна умова існування всього живого. Без води організми гинуть, або впадають в стан анабіозу. Вся жива природа зобов'язана воді своїм походженням. Адже колискою перших організмів на нашій планеті був древній Океан. Та вода – не лише колиска життя, а й основа всього живого, його середовище. В більшості клітин вода становить 70-80% їхнього складу, вона основне середовище для багатьох реакцій у процесі обміну речовин. Блакитний колір нашій планеті надає вода, яка займає 71% території земної кулі, що в 2,5 рази більше суші. Проте основна маса її недоступна для широкого використання, бо 97,5% всіх вод – солоні. Прісної води на земній кулі значно менше. До того ж вода розподілена на поверхні земної кулі досить нерівномірно. З погляду екології вода є обмежувальним фактором як в наземному середовищі, де її кількість у різних ареалах значно коливається, так і у водному, де її висока солоність впливає на оводненість організмів.

Водний фактор середовища складається із таких складових: опадів, вологості ґрунту та вологості повітря.

Опади є основним джерелом води. Вони живлять річки, озера, ставки та інші водоймища, а також створюють певний запас вологи в ґрунті, що є основою для забезпечення водою всіх рослин.

Атмосферні опади можуть і негативно впливати на рослини. Дощ за знижених температур припиняє ріст, під час цвітіння опади змивають значну кількість пилку, негативно впливаючи на запліднення у багатьох рослин. Великої шкоди задають рослинам зливи та град.

Узимку опади випадають переважно у вигляді снігу. Сніг захищає ґрунт від сильного промерзання, а зимуючі рослини – від вимерзання. Надмірна кількість снігу спричиняє випрівання й вимокання рослин, тоді як його нестача – вимерзання, випирання, видування й висихання зимуючих рослин, утворення кірки та розтріскування ґрунту.

Для температурного режиму ґрунту в холодний період важливе значення мають не тільки середня і найбільша висота снігового покриву, а й час його утворення, а також тривалість залягання. У багатосніжні й

морозні зими, коли сніговий покрив утворюється з самого початку зими, температура ґрунту зберігає певну стабільність, що сприятливо впливає на зимуючі рослини. Температура ґрунту на глибині вузла кущіння, від якої багато в чому залежить перезимівля рослин, тісно пов'язана з середньою температурою повітря та висотою снігового покриву.

Особливо важливе значення для рослин має вологість ґрунту. Вона створюється тією частиною атмосферних опадів, яка проникає в ґрунт і утримується ним.

Здатність ґрунту утримувати воду за умови вільного відтікання її називається водоутримуючою здатністю, а кількість води, яку за цих умов утримує ґрунт, - вологемністю.

Лише завдяки опадам у ґрунті можуть накопичуватися і тривалий час зберігатися водні запаси, без яких ніяке життя в ґрунті неможливе.

Водний режим ґрунтів залежить від усіх явищ, які зумовлюють надходження вологи в ґрунт, пересування по профільних горизонтах, утримання її в них і втрати (випаровування) води. Виділяють такі форми ґрунтової вологи, що відрізняються за ступенем доступності її рослині:

- гравітаційна вода, яка заповнює великі проміжки між частками ґрунту і легко доступна для рослин;
- капілярна вода, яка заповнює капілярні пори ґрунту і утримується в них силами поверхневого натягу. Вона також доступна рослинам;
- плівкова вода, що оточує колоїдні частинки ґрунту. Чим ближче до колоїдних частинок знаходяться молекули води, тим із більшою силою вони утримуються. Така вода малодоступна для рослин;
- гігроскопічна вода, яка адсорбується сухим ґрунтом, якщо його помістити в атмосферу з 95%-вою відносною вологістю повітря. Ця форма води повністю недоступна для рослин.

Недоступна вода становить так званий мертвий запас, величина якого залежить від фізико-хімічних особливостей ґрунту та його структури. Л.Брігс та Г.Шанц запропонували називати мертвий запас коефіцієнтом в'янення рослин. Це – межа вологості ґрунту, за якою відбуваються незворотні ознаки в'янення рослин, їхній тургор не відновлюється, припиняється приріст і формування біомаси.

Водний баланс місцевості залежить від кількості опадів, які випадають протягом року, та величини, яка характеризує випаровування її. Якщо кількість води, що випаровується, перевищує річну суму опадів, то такі області носять назву аридних (сухих, посушливих). Області, достатньо забезпечені вологою, називають гумідними (вологими).

Біля третини поверхні суші зазнає дефіциту вологи ( $\sum_{оп/рік}=250-500$  мм), а половина цієї площі – вкрай посушлива ( $\sum_{оп/рік}=250$  мм, а випаровування  $<1000$  мм). Існують області з дуже високою сумою опадів – дощові тропічні ліси – це території, де випадає від 2000 до 12000

мм опадів на рік. Помірні ліси Євразії пов'язані з територіями, де сума річних опадів 500-700 мм. Дуже важливий ще й рівномірний розподіл їх за періодами. Однак, в різних кліматичних зонах спостерігається нерівномірний розподіл: є періоди дуже вологі і періоди посушливі з різною тривалістю.

## 7.2 Вода як середовище життя

Серед хімічних сполук організмів вода в кількісному відношенні займає домінуюче положення, її вміст у листках мезофітів становить до 85%, а в корені – 99% сирової маси.

Вода в біологічних об'єктах виконує наступні функції:

- водне середовище об'єднує всі частини організму, починаючи від молекул в клітинах і закінчуючи тканинами та органами, в єдине ціле. В тілі рослин водна фаза представляє собою безперервне середовище на всьому протязі від вологи, здобутої коренями із ґрунту, до поверхні розподілу рідина – газ в листках, де вона випаровується;
- вода – найважливіший розчинник й найважливіше середовище для біохімічних реакцій;
- вода бере участь в упорядкуванні структур в клітинах. Вона входить до складу молекул білків, визначаючи їх конформацію. Вилучення води із білків спричиняє їх коагуляцію та випадіння в осад;
- вода – металоболіт й безперервний компонент біохімічних процесів. Так, при фотосинтезі вода є донором електронів; при диханні вода приймає участь в окислювальних процесах. Вода необхідна для гідролізу та для багатьох синтетичних процесів;
- вода – головний компонент у транспортній системі вищих рослин;
- вода - терморегулюючий фактор, вона захищає тканини від різних коливань температури завдяки високій теплоємності;
- вода – добрий амортизатор при механічних впливах на організм;
- завдяки явищам осмосу та тургору вода забезпечує пружність клітинам та тканинам рослинного організму.

В клітинах і тканинах розрізняють дві форми води – вільну і зв'язану. Вільна вода володіє достатньою рухомістю, проникливість плазмолемі клітин для води достатньо висока. Вільної води в клітинах різних рослин міститься неоднакова кількість, але ж в середньому її вміст складає 80-90% від загальної кількості води. Цю воду рослина легко втрачає при транспірації, однак, вона також є найактивнішим учасником фізіологічних процесів рослинних організмів.

Зв'язана вода – це колоїдно зв'язана, капілярно зв'язана й структурно зв'язана. Більша частина такої води зберігає властивості чистої води, однак її досить важко виділити, вона слабо випаровується. Вода, як



складова частина протоплазми, в рослині міститься переважно в стабільному вигляді, тобто її активність знижена.

Причина стабілізації – зв'язування води шляхом гідрації та за рахунок бар'єрної функції мембран. Так створюється фракція колоїдно зв'язаної води, найстабільніший водний запас організму, що забезпечує стійкість у стресових ситуаціях.

У будь-якому рослинному організмі міститься від 80-90% води. Клітини рослин мають значно більше води, ніж клітини тварин. Цьому сприяє наявність стінки, а також спеціальних вмістилищ для води у вигляді вакуолей. Під час росту і розвитку рослин протоплазма їхніх клітин втрачає поступово воду, а при старінні знижується також здатність її колоїдів до набухання. Особливо незначну кількість води має дозріле насіння, де її вміст коливається від 3 до 15%. Сухе насіння може лежати роками, життя в ньому немовби завмирає, проте варто лише дати йому воду, як у нього розпочинається активний обмін речовин.

Після виходу рослин на сушу, в них з'явилися пристосування, які дають змогу зберігати насиченість клітин водою. Такі рослини, як лишайники, зберегли здатність поглинати воду всією своєю поверхнею, а при її нестачі впадають в анабіоз. Більшість наземних рослин в основному одержують воду з ґрунту крізь кореневу систему, однак деяку її кількість можуть поглинати з атмосфери.

Для деяких рослин атмосферна волога є основним джерелом постачання. До таких належать перед усім епіфіти, які живуть на поверхні інших рослин, проте не є паразитами. Вони мають повітряні корені, в яких багат шарова тканина із порожнистих клітин із тонкими стінками. Це надає їм можливість поглинати як пароподібну вологу, так і воду опадів. У багатьох епіфітів є різні пристосування для збирання дощової води. За певних умов здатність використовувати вологу атмосфери проявляється в листках усіх рослин.

Переважна маса води надходить у рослину крізь кореневу систему з ґрунту. Розподіл кореневої системи в певних горизонтах ґрунту часто зумовлений розподілом води в ґрунті.

### **7.3 Рослинна клітина як осмотична система**

Рослинну клітину облягає рослинна оболонка, яка володіє певною еластичністю й може розтягуватися. Вакуоль вміщує велику кількість осмотично активних речовин – сахарів, органічних кислот, солей. При вивченні осмотичних явищ в рослинних клітинах розглядається модель, в якій напівпроникною мембраною є система, яка складається із плазмалемі і тонопласту одночасно. Оскільки мембрана вибірково проникнена і вода проходить крізь неї значно легше, ніж речовини,

розчинені у клітинному соку й цитоплазмі, при зануренні клітини у воду остання за законами осмосу буде надходити всередину клітини.

Рослинна клітина являє собою осмотичну систему, в якій протопласт виконує роль напівпроникної оболонки, а осмотично діяльним розчином є клітинний сік. Якщо зовнішній розчин буде більш концентрований, ніж сік всередині клітини, то вода буде виходити із клітини. При розгляді таких клітин під мікроскопом можна спостерігати відставання протоплазми від оболонки клітини. Це явище відоме під назвою плазмолізу.

За концентрацією розчини відрізняють: ізотонічний, гіпотонічний, гіпертонічний. Зовнішній розчин, осмотичний тиск якого, рівний осмотичному тиску клітинного соку, є ізотонічним. Розчин з більшим осмотичним тиском за тиск клітинного соку, є гіпертонічним, а з меншим – гіпотонічним. При дії на рослинну клітину гіпертонічним розчином в ній відбувається плазмоліз. Залежно від ступеня в'язкості протоплазми спостерігаються й різні форми плазмолізу. За відодженням цитоплазми від стінок клітини вона утворює увігнуту поверхню (увігнутий плазмоліз), яка потім через 15-30 хвилин переходить у опуклу форму (опуклий плазмоліз). У деяких об'єктів спочатку виявляється судорожний плазмоліз. Плазмоліз можна спричинити, діючи 1-но молярним розчином роданістого калію KCNS на клітину луски цибулі. Звичайний плазмоліз дуже швидко переходить у ковпачковий плазмоліз. Розчин KCNS, вірніше йон CNS, починає проникати у клітину і викликає набухання мезоплазми. Усередину вакуолі він не проникає. Мезоплазма при цьому стає добре помітною у вигляді ковпачка на полюсах плазмалізованого протопласту. Звідси цей тип плазмолізу називають ковпачковим.

Всередині клітини виявляється осмотичний тиск, який розглядають як властивість системи, що складається із розчинника і розчину з напівпроникною перегородкою між ними. Іншими словами, осмотичний тиск – це дифузний тиск частинок розчинника, направлений із чистого розчинника в сторону розчину, відділеного напівпроникною оболонкою. Встановлено, якщо є ця оболонка, то молекули розчинника рухаються інтенсивніше із розчину меншої концентрації в напрямку розчину з більшою концентрацією.

Встановлені Вант-Гоффом математичні закони осмотичного тиску для дуже розведених (ідеальних) розчинів в дійсності аналогічні законам тиску газів. До таких розчинів (0,1; 0,2; 0,3 моля) можна застосувати рівняння, запроваджене Вант-Гоффом,

$$P = cRT_i, \quad (7.1)$$

де: P – осмотичний тиск;  
c – концентрація розчину;

R – газова константа (0,082);

T – температура від абсолютного нуля;

i – коефіцієнт електролітичної дисоціації.

Існує кілька методів визначення осмотичного тиску клітинного соку:

- **метод плазмолізу** (метод де Фріза). У скляні чашечки або металеві бюкси однакової форми наливають розчин плазмолітика певної концентрації (розчин сахарози). Розчини розташовують по зменшуваній, або зростаючій концентрації. У розчини занурюють зрізи рослинних тканин. Потім через певні проміжки часу їх розглядають під мікроскопом. Знаходять ізотонічний розчин, тобто такий, концентрація якого відповідала б розчину клітинного соку (у ньому немає ні ендоосмосу, ні екзоосмосу). Знаючи концентрацію ізотонічного розчину і кількість грам-молекул речовини, розчиненої у 1л води, можна вичислити тиск клітинного соку.
- **кріоскопічний** метод визначення осмотичного тиску заснований на пристосуванні спеціальних приладів з термометром Бекмана.

Як уже відомо, плазмоліз відбувається у результаті того, що під впливом концентрованого зовнішнього розчину вода виходить із клітини, тоді як розчинені в ній речовини залишаються у клітині. При зануренні клітини у чисту воду або слабо концентрований розчин, вона надходить у клітину. Кількість води у клітині збільшується, об'єм вакуолі зростає, клітинний сік тисне на цитоплазму, притискує її до клітинної оболонки. Під впливом внутрішнього тиску клітинна оболонка розтягується, в результаті клітина переходить у напружений стан (тургор). Клітинна оболонка розтягується обмежено, розширюючись від надходження води, вона проявляє еластичний протилежний тиск на вміст клітини. Настає така мить, коли протилежний тиск клітинної оболонки врівноважується гідростатичним тиском клітинного соку. Таким чином, завдяки осмотичному притоку води до вакуолі, у клітині виникає гідростатичний тиск клітинного соку, названий тургорним тиском. При повному насиченні клітини водою осмотичний тиск буде рівним тургорному.

$$P = T \quad \text{або} \quad P - T = 0,$$

де: P – осмотичний тиск;

T – тургорний тиск;

З випаровуванням води із клітин об'єм їх зменшується, а осмотичний тиск зростає, оскільки у меншому об'ємі вміщується така ж кількість розчинених у воді речовин. Отож, при випарюванні води із клітин осмотичний тиск вище тургорного, і у цьому випадку рівняння можна записати так

$$P = T + S, \quad (7.2)$$

де:  $S$  – тиск, який зумовлює приплив води у вакуоллю і називається смоктальною силою клітини:

$$S = P - T \quad (7.3)$$

У рослин, які починають в'янути, тургор відсутній і  $S$  дорівнює  $P$ , тобто смоктальна сила дорівнює осмотичному тиску. Таким чином, смоктальна сила клітини є величиною, яка визначає надходження води у клітину.

Рослинну клітину можна розглядати як саморегулюючий механізм, який всмоктує воду тим сильніше, чим більше її треба. При великій витраті води осмотичний тиск і смоктальна сила зростають і надходження води стає більш інтенсивним. Співвідношення між тургорним, осмотичним тиском та смоктальною силою можна відобразити графічно.

На осі абсцис – розтягнення клітини, а на осі ординат – осмотичний тиск (рис.7.1). якщо рослина знаходиться у в'ялому стані, то ступінь розтягнення оболонки клітини буде найменшим та рівним одиниці.

При насиченні клітини водою оболонка може розтягнутися тільки у півтора рази. При найменшому розтягненні клітинної оболонки смоктальна сила клітини досягає максимального значення і дорівнює осмотичному тиску, тобто при втраті тургору осмотичний тиск максимальний (він рівний величині смоктальної сили). Далі при збільшенні тургорного тиску смоктальна сила зменшується і при максимальному тургорі, при повному насиченні клітини водою, буде дорівнювати нулю.

Однак, в окремих випадках смоктальна сила клітини може бути вище осмотичного тиску. Так, при в'яненні рослин плазмоліз у клітинах не спостерігається. Протопласт у таких випадках зменшується в об'ємі в клітинах, але ж не відділяється від оболонки, а тягне її за собою. Таке явище називають циторризом. У клітинах зав'ялих рослин тургорний тиск стає меншим за нуль, тобто негативною величиною, оскільки при циторризі діють сили пружності клітинної оболонки, які у зав'ялих клітинах розтягують протопласт, а не здавлюють його. Тому смоктальна сила таких клітин дорівнює сумі тисків осмотичного та тургорного, тобто

$$S = P + T, \text{ тому що } S = P - (-T). \quad (7.4)$$

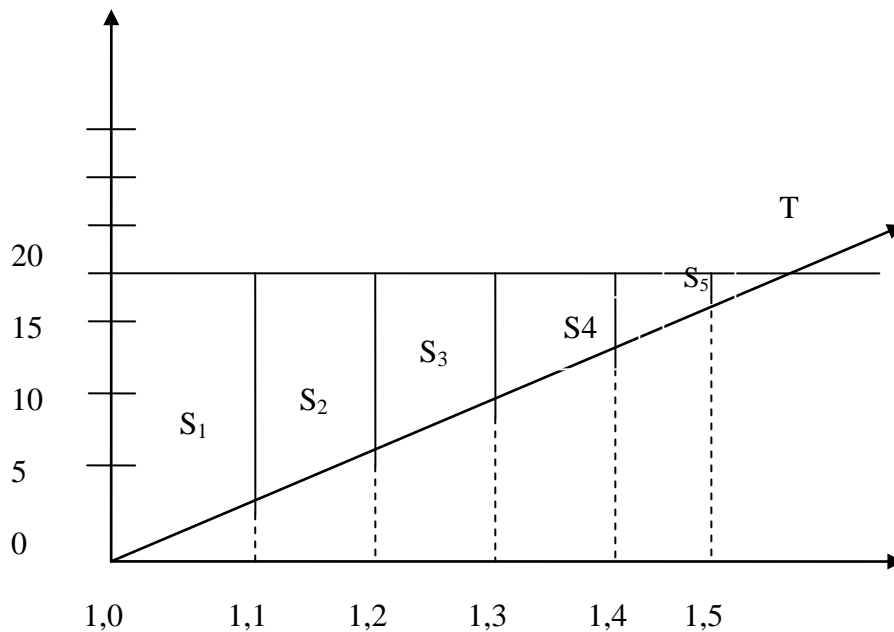


Рис. 7.1 Схема зміни осмотичних величин у клітині при переході від зав'ядання до насичення водою

### Методи визначення смоктальної сили:

- метод Уршпрунга або метод смуг. Повздовжні вирізки тканин (вузькі смуги) вимірюють, потім поміщають у розчини сахарози різної концентрації (від 0,1 до 0,9 н). Через визначені проміжки часу смуги знову вимірюють. Якщо довжина тканини (смуги) зменшилася, то зовнішній розчин був гіпертонічним, а якщо збільшилася – гіпотонічним. Треба знайти ізотонічний розчин, тобто той, при якому тканина у своїх розмірах не змінюється. Концентрація цього розчину буде відповідати концентрації клітинного соку, за якою можна визначити величину смоктальної сили:

$$P = cRTi \quad P = S, \text{ то} \quad S = cRTi \quad (7.5)$$

де: P – осмотичний тиск;  
 c – концентрація розчину;  
 R – газова постійна (0,082);  
 T – температура  $273^{\circ} + t^{\circ}$ ;  
 i – коефіцієнт дисоціації.

- метод цівок Шардакова є більш точним і використовується у дослідях зі посухостійкості та зрошування. Враховують зміну

концентрації розчинів (після занурення листків) по зміні питомої ваги розчинів, підфарбовують розчин сахару, у якому знаходиться рослинна тканина і капіляром вносять у пробірку з вихідним розчином. У Середній Азії визначають час поливу бавовни за величиною смоктальної сили.

- метод Арциховського – шматочки листка поміщують у розчин різної концентрації. Осмотичний тиск розчину, концентрація якого не змінилася, відповідає смоктальній силі листка.

#### 7.4 Водний баланс рослин

Надходження, пересування та витрати води організмом формують водний баланс рослин. У рослин він може складатися по-різному, а саме:

- надходження води перевищує її витрати;
- надходження води дорівнює витратам;
- витрати води більші, ніж її надходження.

В різний період доби і протягом вегетації витрати води можуть переважати надходження, в результаті чого в тканинах рослин виникає водний дефіцит. Він розпочинається з моменту некомпенсованої витрати води рослиною, коли поглинення її кореневою системою значно менше за інтенсивність транспірації. В формуванні водного дефіциту істотніше значення має розподіл води між різними гідрофільними компонентами клітини, а не її загальний вміст, причому в умовах дефіциту спостерігається перерозподіл води між органами.

Для водного балансу конкретного регіону важлива не абсолютна кількість опадів, а співвідношення опадів і випаровування.

Для третини поверхні суші характерне явище водного дефіциту, причому більше половини цієї площі є вкрай посушливою, з річними опадами менш як 250 мм, тоді як випаровування досягає 800 мм. Найрадикальнішим засобом боротьби із посухою в таких сільськогосподарських зонах є штучне зрошення.

Переважна маса води надходить у рослину через кореневу систему з ґрунту. Рідка фаза ґрунту – ґрунтовий розчин, активно впливає на водний режим рослин. Концентрація цього розчину зумовлює його водний потенціал. Коли ж потенціал ґрунтової води нижчий за потенціал води в клітині кореня, рослина в'яне.

Уся вода в рослині являє собою єдину взаємозв'язану систему і безпосередньо контактує з водою ґрунту та парами води в оточуючій рослину атмосфері.

Вода завжди надходить у напрямку більш від'ємного потенціалу, тобто від тієї системи, де її енергія більша, туди, де її енергія менша. Слід пам'ятати, що визначним при пересуванні води є градієнт водного потенціалу.

Різниця осмотичного потенціалу ґрунтового розчину та вакуолярного соку клітин кореня визначає напрямку потоку води з ґрунту в рослину.

Для виконання своїх основних функцій – поглинання з ґрунту води та мінеральних солей – корінь рослин має володіти здатністю орієнтуватися в просторі, реагувати на градієнти життєво важливих факторів, просуватися у відповідності з цим у ґрунтових профілях і створювати максимальну поверхню для контакту з ґрунтом.

Усі особливості структури кореня найчастіше пов'язані з виконанням таких функцій. Роль даного органа полягає насамперед у тому, що завдяки його величезній поверхні забезпечується надходження води в рослину з великого об'єму ґрунту. Так, у однієї рослини озимого жита за сприятливих умов може утворитися 143 корені першого порядку, 35 тисяч – другого, 2 млн. 300 тисяч – третього і 11,5 млн. – четвертого порядку (разом майже 14 млн. коренів). Загальна довжина їх становить 600 км, а загальна поверхня – 225 м<sup>2</sup>. на них розміщені 15 млрд. кореневих волосків, загальна довжина яких становить близько 10 тис. км, а площа – 400 м<sup>2</sup>. разом з тим надземна частина цієї самої рослини жита (всі пагони та листки) складає загальну площу приблизно 4,5 м<sup>2</sup>.

Зона найінтенсивнішого поглинання води коренем збігається із зонами його розташування та розвитку кореневих волосків. Дуже високою є адсорбційна поверхня кореневих волосків.

Д.А. Сабінін підкреслює виключно високу здатність кореня до розгалуження і ця здатність відіграє у житті рослин важливу роль. Безперервно розгалужуючись, корені здатні проникати у найдрібніші пори ґрунту та поглинати вологу і мінеральні речовини, які є у ґрунтових часточках. Характерною властивістю є також те, що у підземних коренів довжина зони, яка росте, звичайно, становить близько 10 мм, тоді як у повітряного кореня вона в 10 разів більша (коло 100мм).

Головні труднощі при поглинанні води пов'язані з тим, що вода, яка міститься в ґрунті, утримується ґрунтовими часточками з різним ступенем міцності. Для поглинання води корені повинні подолати опір сил, які зв'язують ґрунтову воду.

Який же механізм надходження води до рослин?

Коренева система рослини здатна активно пересувати воду кореневими клітинами у визначеному напрямку – через кореневі волоски, клітини кореневої паренхіми, ендодерму, перицикл та паренхіму осьового циліндра в судини кореня. Самий внутрішній шар первинної кори, який охоплює центральний циліндр – ендодерма – має частину тонкостінних клітин, які називають пропускними клітинами. Через них, як через мікроскопічні шлюзи, вода під тиском проникає із клітин кореня у центральну частину. Пропускні клітини розташовані проти елементів ксилеми, що скорочують шляхи води.

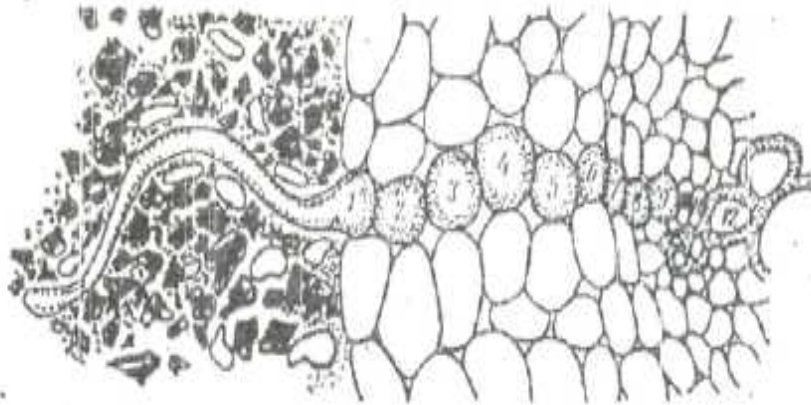


Рис.11 – Шлях води від кореневого волоска до судин кореня

Смоктальна сила корневих волосків повинна бути вищою за смоктальну силу ґрунтового розчину. У посушливих рослин смоктальна сила повинна бути дуже високою, тому що концентрація ґрунтового розчину висока й смоктальна сила його досягає десятків атмосфер.

Явище активного руху води у коренях можна спостерігати неозброєним оком. Якщо рослину зрізати біля кореневої шийки, то на поверхні зрізу з'являються краплинки. Спрямований рух водного розчину (соку) у живих клітинах кореня і виділення його у судини одержав назву „плач” рослини (при обрізанні винограду весною; на березі, на пошкоджених пагонах або надрізах). Сила, яка підіймає воду уверх по судинах, називається корневим тиском.

Окрім „плачу” рослин спостерігається ще виділення води листками, що одержало назву гутації. Це явище легко спостерігати в природних та штучних умовах. Так, у похмурий день восени або весною, коли випаровування незначне, а подача води достатня, на кінчиках листків пшениці, ячменю, вівса можна спостерігати краплини води – гутацію, тобто спрямований рух води в клітинах кореневої системи непошкодженої рослини і виділення її на поверхні через особливі клітини на кінчиках листків (гідатоди). Явище гутації можна штучно відтворити в лабораторних умовах. Для цього проростки злаків дуже добре поливають і накривають ковпаком або склянкою.

Механізм плачу та гутації пояснює Д.А.Сабінін. Якщо в клітині буде підтримуватися такий стан, коли в одній частині протопласту (А) безперервно йдуть реакції синтезу, утворення органічних речовин, внаслідок чого підвищується осмотичний тиск; а в другій частині протопласту (В) здійснюється постійне перетворення цих осмотично активних речовин на осмотично неактивні, наприклад, цукру на



крохмаль, внаслідок чого осмотичний тиск буде тут меншим. Таким чином, утворюється різниця у концентрації осмотично активних речовин у різних ділянках клітини. Припустимо, що клітина стикається з водою. У ділянках клітини, де більше осмотично активних речовин, з більшою силою буде чинитися засмоктування води у клітину. У ділянці клітин – В, де утворюються осмотично неактивні речовини, смоктальна сила рівна 0, тоді як у частині А вода весь час надходить у клітину. Тут  $S_2 > 0$ . Вода, надходячи у клітину, завдяки гідростатичній силі буде рівномірно тиснути на оболонку. Усі співвідношення, які утворюються в клітині, можна написати так:

$$P_2 > T > P_1$$

(P – осмотичний тиск; T – тургорний тиск, S – смоктальна сила).

Вода, внаслідок переважання тургорного тиску над осмотичним, буде виділятися із клітини, і настане рівновага осмотичного й тургорного тисків.

Досліди Д.А.Сабініна показали, що при погіршенні аерації середовища, в якому знаходиться коренева система, швидкість „плачу” різко знижується. При світловому голодуванні, якщо рослину витримувати у темряві один або декілька днів, також спостерігається втрата здатностей до „плачу”. Отож, нормальне дихання коренів і надходження до них із надземних органів пластичних речовин є необхідною умовою для підтримання активного поглинання води кореневою системою.

Концепція активного виділення води клітинами кореня, яка базується на утворенні осмотично активних речовин в одній частині клітини і осмотично неактивних – у другій, підтверджується і тим, що протопласт у різних ділянках клітини буває неоднаково проникним. Отож, „плач” рослин є проявою активної подачі води коренем.

Сік, який виділяється у судини та при „плачі”, називають пасокою. Зниження нагнітальної діяльності кореневої системи відбувається звичайно тоді, коли ґрунт висихає до такого ступеня, що його водоутримувальна сила дорівнює силі кореневого тиску. Зовнішньо цей момент характеризується припиненням плачу. Значно підвищується інтенсивність плачу у рослин безпосередньо після зрошення. Для демонстрації плачу рослин у лабораторних умовах беруть Фуксію, зрізають її біля основи, на пеньок надівають гумову трубку та капіляр, після чого зволожують ґрунт. За рухом пасоки у капілярі можна судити про інтенсивність плачу. Однак, не у всіх рослин однаково легко можна спостерігати плач. Є такі рослини (арахіс), у яких навіть безпосередньо після поливу плач буває незначний. Вивчення плачу у рослин показало, що кількість виділеного соку у них неоднакова і залежить від вмісту в них

води. Так, виноградна лоза виділяє біля 1 л пасоки за добу, береза – 5 л, фінікова пальма – 10 л. Тривалість плачу у рослин варіює. Він може продовжуватися від декількох днів до 5-6 місяців. Такий довгий плач спостерігається у пальм та агав. За весь період плачу агава може виділити до 1000 л пасоки. У великих за розміром рослин після їх перерізання максимальне виділення пасоки спостерігається не зразу, воно збільшується з кожним днем до визначної межі, а потім поступово знижується.

Відрізняють два види плачу – весняний та літній. Перший проходить до розпускання листків, другий – після їх розпускання. Весняний плач відрізняють від літнього великою кількістю виділеного соку. Літом при сильному випаровуванні плач зовсім не проявляється, у цей час можна спостерігати так званий негативний плач. Якщо на зрізаний пень налити води, то вона буде всмоктуватися.

Пасока складається із води і розчинених в ній мінеральних та органічних речовин. Весняна пасока відрізняється за своїм складом від літньої. В ній більше сахарів, особливо глюкози та фруктози, органічних кислот (яблучна, виноградна, лимона...) та ряд ферментів (амілаза, каталаза, пероксидаза). Загальна кількість вуглеводів у пасоці весняного плачу може бути достатньо значна. Так у пасоці берези цукру до 2%, клена – 3,5%, американської агави – до 9%. Широко відомий березовий сік одержують при весняному виділенні. За період з квітня до середини травня одне дерево берези може виділити до 60 л пасоки.

Сік гутації бідніший соку плачу як мінеральними, так і органічними речовинами. При гутації сік фільтрується крізь дрібноклітинну паренхіму, яка вистилає дно повітряної порожнини гідатод. Спостерігається добовий ритм виділення соку під час плачу, який у різних рослин проявляється по-різному і залежить від їхніх біологічних особливостей.

На швидкість надходження води у корені рослин великий вплив чинить температура ґрунту, що можна проаналізувати на такому досліді. Рослини тютюну, квасолі, гарбуза вирощують у посудинах, потім обкладають їх льодом і ведуть спостереження. При зниженні температури для кореневої системи до 0°C і створення для надземної частини рослини кімнатних умов рослини в'януть. При охолодженні ґрунту надходження води у корені уповільнюється настільки, що не покриваються витрати її під час випаровування. Зі зниженням температури надходження води у корені дуже швидко зменшується, особливо у теплолюбних рослин. Це пояснюється тим, що зі зміною температури змінюються і властивості протопласту.

При зниженні температури повітря в'язкість протопласту зростає, це і знижує швидкість проходження води. Спостереження показали, що при температурі повітря 0°C плазмоліз та деплазмоліз проходить у 4-7 раз повільніше, ніж при температурі повітря 20°C.

Зниження температури ґрунту восени при відносно високій температурі повітря утворює в рослині значний водний дефіцит. А що таке водний дефіцит? Безперервно йдучі у рослині процеси надходження і випаровування води називають водним режимом, або водним балансом рослини. Для нормального росту і розвитку необхідно, щоб витрата води приблизно відповідала припливу її, або інакше кажучи, щоб рослина зводила свій водний баланс без великого водного дефіциту. При виникненні цього явища у деревинних порід можна спостерігати скидання зеленого листя, ще непошкодженого морозом.

Деякі вчені стверджують, що холодний ґрунт є фізіологічно сухим, оскільки вода в ньому недоступна рослинам. Звідси виникло і саме поняття фізіологічної сухості вологих, але холодних ґрунтів. Так, болотні ґрунти називають фізіологічно сухими, тому що в них недостатня аерація, внаслідок чого температура повітря їх нижча від температури мінеральних ґрунтів. Згідно цієї „теорії” корені не здатні з достатньою інтенсивністю поглинати воду із холодних ґрунтів.

А. Шимпер (1898) пояснює ряд анатомо-морфологічних ознак у рослин болотних ґрунтів саме тим, що ці ґрунти є холодними. Так, лускаті листки з трохи закрученими краями у бачна, із шиловидними листками у пушиці болотної сприяють зменшенню випаровування. Крім того рослини боліт (рис, очерет, цукрова тростина) мають порожнини, крізь які повітря проникає у кореневу систему.

Дослідження наступних років показали, що тільки рослини південного походження в дійсності зменшують надходження води у корені при зниженні температури ґрунту до 5°C і нижче. Озимі культури (пшениця, жито, ячмінь) добре ростуть пізньою осінню і ранньою весною навіть при заморозках; достатнє надходження води при цих умовах підтверджується гутацією. Таким чином, А. Шимпер зробив свавільне узагальнення своїх дослідів, сформульоване в концепції про фізіологічну сухість холодних ґрунтів.

За попередні роки у зв'язку з розвитком землеробства в північних районах Росії проводили фізіологічні дослідження у Заполяр'ї. Дослідження, виконані В.П. Дадикініним, свідчать про те, що „теорія” фізіологічної сухості холодних ґрунтів не сталася. Основною причиною незадовільного росту та розвитку рослин на холодних ґрунтах є труднощі у використанні поживних речовин і, перш за все, азоту.

Другим зовнішнім фактором, що впливає на швидкість поглинення води рослиною, є кисень повітря. На щільних та затоплених водою ґрунтах рослини розвиваються погано і можуть загинути.

У лісостепах, на Поліссі України часто мікрорельєф ланів характеризується невеликими лощинами, які називають блюдцями. Під час сніготанення та в осінній період вони заповнюються водою, яка погіршує аерацію ґрунту. Рослини, які ростуть у таких блюдцях, можуть

задихнутися не від надлишку води, а від нестачі кисню. Таким чином, одним із зовнішніх факторів, які впливають на поглинання води, є постачання кореневої системи киснем повітря, утворенням нормальних умов для її дихання.

Вода може надходити у рослину не тільки через кореневу систему, а і через листя. Звичайно після дощу рослини стають свіжішими. Це не чисто механічний вплив дощу на рослину, а поглинення води листям крізь шар кутикули, внаслідок чого тургоцентний стан зростає і тканини стають пружнішими.

### **7.5. Транспірація та її залежність від зовнішніх умов.**

Транспірація – це випаровування води рослиною. Це не просте явище випаровування, а складний фізіологічний процес. Транспірація відіграє важливу роль у житті рослин, бо:

- транспірація рятує рослину від перегріву, який їй загрожує на прямому сонячному світлі. Температура дуже транспірованого листка може бути десь на 7°C нижче температури листка в'янучого, нетранспірованого. Це особливо важливо у зв'язку з тим, що перегрів, руйнуючи хлоропласти, різко знижує процес фотосинтезу (опт. температура для фотосинтезу 30-33°C). Саме завдяки інтенсивній транспірації багато рослин добре переносять підвищену температуру. Приклад з баштаними рослинами: температура коагуляції водорозчинних білків у гарбуза 60 - 63°C, а у кавуна 45°C. Але ж подача води до листка у кавуна в 7 разів більше, ніж у гарбуза. При температурі повітря 45°C і на поверхні ґрунту 54°C, температура поверхні листка гарбуза 41°C, дині 39°C, кавуна 36°C.
- Транспірація створює безперервний потік води із кореневої системи до листків, він пов'язує усі органи рослин в одне ціле. Це верхній кінцевий двигун водного току (33атм).
- З транспіраційним током переміщуються розчинені мінеральні та частково органічні поживні речовини, при цьому, чим інтенсивніше транспірація, тим швидше йде процес переміщення цих речовин.
- Завдяки транспірації у клітинах виникає смоктальна сила, а це сприяє більш кращому проходженню усіх життєвих процесів.

Транспірація буває продихова (крізь продихи), кутикулярна (крізь кутикулу) і лентикулярна (крізь сочевички).

Продихова транспірація здійснюється через продихові щілини в епідермісі, крізь які відбувається газообмін.

Звичайно, основною є продихова транспірація, але у рослин різних екологічних груп значення продихової і кутикулярної транспірації

неоднакове і залежить від умов навколишнього середовища. Загальна площа продихів коливається від 1 до 2% всієї листкової поверхні. Незалежно від такої незначної площі продихів, швидкість дифузії водяної пари крізь продихи лише в 2....5 разів менша за швидкість випаровування води з вільної водної поверхні.

Від інших клітин епідермісу листка замикаючі клітини продихового апарату відрізняються тим, що мають у собі хлорофіл. Крім того, їхні стінки потовщені неоднаково – зовнішні тоненькі, а обернені до продихової цілини – потовщені. Неоднакова будова клітинних оболонок зумовлює зміну об'єму продихів, а також їхньої форми. Встановлено, що вдень на світлі в замикаючих клітинах нагромаджуються йони калію та супутні їм аніони, які осмотично активні, тобто забезпечують надходження води, тому зовнішні стінки розтягуються і пори відкриваються. В темряві ж йони калію виходять із замикаючих клітин до оточуючих клітин епідермісу, що відповідно супроводжується відтоком води, тому пори закриваються. Значна кількість води, яка звичайно випаровується рослиною, не є необхідною для життєдіяльності рослин, тому в процесі історичного розвитку у рослин виникає ряд пристосувань до зменшення інтенсивності транспірації (добре розвинена кутикула, восковий наліт, опушення тощо).

Кутикулярна транспірація здійснюється крізь поверхню кутикули, яка вкриває епідерміс 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 забезпечує 5....10% загальної транспірації, то в молодого кутикулярна транспірація нерідко досягає 40....70%. Кутикула містить пори діаметром 0,5...1,0 $\mu$ m, крізь які вода легко не лише випаровується, а й проникає в цитоплазму клітини епідермісу. Віск кутикули може перебувати в аморфному чи кристалоподібному стані. В умовах посухи восковий наліт кутикули стає кристалоподібним, пори закриваються і кутикулярне випаровування припиняється. Природно, що молоді рослини особливо чутливі до водопостачання, легко засихають.

Лентикулярна транспірація відбувається за участю сочевичок – сукупності нещільно розташованих клітин перидерми багаторічних стебел і коренів, що випинаються на поверхню у вигляді горбочків, рисочок, крізь які й здійснюється газообмін.

Процес транспірації значною мірою зумовлюється особливостями будови листка, станом його клітин і тканин, а також гідрометеорологічними чинниками. Рослина здатна регулювати інтенсивність своєї транспірації. Закриваючи продихи, рослина знижує транспірацію і водночас підвищує температуру свого тіла. Однак при закритих продихах рослина не може засвоювати вуглекислий газ повітря

для свого живлення. К.А. Тімірязєв назвав транспірацію „необхідним фізіологічним злом”, оскільки в умовах посухи надмірна транспірація може спричинити загибель рослини, але разом із тим продихи мають бути відкритими для забезпечення проходження основних життєвих функцій рослини. Тому продиховий апарат у рослин досить складним чином реагує на зміну умов довкілля, то замикаючи, то розмикаючи продихову щілину.

Рослини випаровують воду не лише під час вегетаційного періоду крізь листки, а й упродовж усього року крізь перидерму та інші покривні тканини. Кількість витраченої рослиною води залежить від будови перидерми, проникності сочевичок, наявності тріщин у корі й інших специфічних особливостей видів.

Транспірація спричинює проходження крізь тіло рослини величезної кількості води і має пристосувальне значення, тісно пов’язане не лише з водообміном, але й з іншими метаболічними процесами, зокрема фотосинтезом, диханням, мінеральним живленням. Тому при дослідженні водного режиму різних рослин надзвичайно важливе значення має вивчення таких величин транспірації, як інтенсивність, транспіраційний коефіцієнт, продуктивність транспірації тощо.

**Інтенсивність** транспірації – це кількість води, яку випаровує рослина (в грамах) за одиницю часу (год) одиницею поверхні листка ( $\text{дм}^2$ ). Ця величина коливається в межах  $0,15 \dots 1,47 \text{ г}/(\text{дм}^2 \cdot \text{год})$ .

**Транспіраційний коефіцієнт** – кількість води (в грамах), яку випаровує рослина для накопичення 1 г сухої речовини.

Для різних видів рослин його величина становить 125 – 1000, а найчастіше – близько 300. Взагалі цей показник значно коливається залежно від умов середовища і може бути показником вимог рослин до вологи. Наприклад, для рослин пшениці він може бути в межах від 220 до 750 одиниць.

**Продуктивність транспірації** – величина, обернена транспіраційному коефіцієнтові, яка визначає кількість сухої речовини (в грамах), нагромадженої рослиною за період випаровування 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.

Отже, якщо знати показники транспірації, то можна простежити потреби рослин щодо умов водопостачання в онтогенезі та обґрунтувати агротехнічні заходи, спрямовані на забезпечення рослин водою і створення для них сприятливих умов росту, розвитку й високої продуктивності.

Транспірація – основний процес, що відображає залежність рослин від води, оскільки вона забезпечує енергетичний градієнт, який зумовлює переміщення води в рослині та її випаровування.

Транспірація з поверхні листків зумовлює переміщення води до вершини великих дерев, тому водночас має важливе значення для поповнення вологою атмосфери. Саме транспірація є причиною дефіциту вологи у рослин, що значно знижує їхній ріст і продуктивність. Тимчасовий внутрішній дефіцит вологи сповільнює процеси росту, проте вони швидко відновлюються. Так, дані про те, що ріст деяких злаків і дерев уночі інтенсивніший, ніж удень, пояснюється саме інтенсивністю транспірації. Під час транспірації вода рухається з ґрунту в епідерміс кореня, в міжклітинний простір, звідти в кореневу ксилему. Потім у ксилему пагонів, жилки листків, мезофіл, вільний простір і далі – крізь породи в атмосферу за градієнтом водного потенціалу.

Основним органом транспірації рослини є листок. Мезофіл листка складається із палисадної та губчастої паренхіми з великими міжклітинниками. Вода в клітинах знаходиться в краплинно розчинному стані.

Який механізм транспірації? Процес транспірації складається з трьох етапів. На першому етапі спостерігається перехід води із клітин мезофілу в міжклітинники або перехід води із краплинно розчинного стану у водяну пару. Цей перехід відбувається через капіляри клітинної оболонки. Другий етап – це пересування водяної пари по міжклітинникам до навколопродихової порожнини, яка обмежена оболонками сусідніх клітин і знаходиться над продихом. Третій етап – вихід водяної пари через відкриті продихові пори в навколишнє середовище, умови якого дуже впливають на інтенсивність транспірації на цьому етапі. Дефіцит вологості повітря називають смоктальною силою повітря по відношенню до транспірації. Але ж вітер, перемішуючи пари повітря, дуже сильно збільшує швидкість випаровування. Вітер впливає і на транспірацію, правда у порівнянні з випаровуванням у дещо послабленій формі. Оскільки вітер звично не проникає усередину листка, то під його впливом зростає, у основному, третій етап транспірації, тобто перенос насиченого водою повітря від поверхні листка у подальші шари атмосфери. У силу вказаних причин при вітрі посилюється раніш усього кутикулярна транспірація. Сильнішу дію вітер учиняє при суховіях. При них вітер згинає та розгинає листки і гаряче повітря уривається в міжклітинники. Цим викликається підсилення транспірації на першому етапі.

Умови вирощування рослин спричиняють великий вплив на величину транспіраційного коефіцієнту. Дослідження показали, що на не удобреному ґрунті рослини витрачають воду менш продуктивно, ніж на удобреному.

У останньому випадку кількість води, необхідної для створення одиниці сухої речовини рослиною пшениці, зменшилося майже удвічі. При великому вмісті води в рослині на добривах утворюється більша маса врожаю. Отож, при забезпеченні рослин поживними речовинами вони продуктивніше витрачають воду.

На прямому сонячному освітленні транспіраційний коефіцієнт мінімальний, а на розсіяному – набагато більший, що пояснюється слабкою інтенсивністю фотосинтезу.

## 7.6 Екологічні групи рослин за відношенням до води

Пристосування рослин до різних умов водопостачання позначилося на їхніх морфологічних, анатомо-фізіологічних та біохімічних особливостях. Залежно від екологічної ніші, яку вони займають, рослини поділяють на водяні (гідрофіти) та наземні.

Вищі рослини поділяють на гідатофіти та гідрофіти. **Гідатофіти** – рослини (валіснерія, водяний горіх, елодія, ряска), які повністю (справжні гідатофіти) або частково ростуть у воді й поза водним середовищем існувати нездатні. Вони можуть прикріплюватися до ґрунту коренями (латаття) або вільно плавати (ряска, елодія). Їхні листові пластинки тонкі, часто розсічені, без диференціювання мезофілу, з добре розвиненою тканиною – аеренхімою.

**Гідрофіти** (гідор – вода, фітон – рослина) – рослини, прикріплені до ґрунту і занурені у воду нижньою частиною (очерет, рогіз, комиш). У рослин, лише частково занурених у воду, добре виражена гетерофілія – різниця в будові надводних і підводних листків на одній і тій самій особині. Ростуть вони або у прибережній смужі, на мілководді, або рідше, на болотах. До групи гідрофітних належать рослини, які розвиваються в умовах достатнього водопостачання, – на низинних місцях із неглибоким заляганням ґрунтових вод, болотах, озерах тощо.

Водне середовище помітно відрізняється від повітряного, тому у водяних рослин є ряд специфічних анатомо-морфологічних і фізіологічних адаптивних рис. Вода відрізняється від повітря більшою густиною, що зумовлює відповідну будову тіла гідрофітів. У наземних рослин добре розвинена механічна тканина, що забезпечує їхню міцність. У гідрофітів, навпаки, механічна тканина редукована, тому що рослини підтримуються самим водним середовищем.

Осмотичний тиск у водяних рослин досить низький, бо їм не доводиться переборювати водозатримувальну здатність ґрунту. В них дуже редукована і провідна система. Коренева система цих рослин не має кореневих волосків. Деякі гідрофіти мають товсті і досить міцні кореневища, які відіграють роль „якоря”, місце відкладання та збереження запасних речовин та органа вегетативного розмноження. У занурених



рослин підводні листки без продихів, тому немає транспірації, а отже, і верхнього двигуна, що підтримує пересування води рослиною і постачає до всіх тканин поживні мінеральні елементи. Проте таке транспортування здійснюється в основному за рахунок клітин-гідатод. Плаваючі листки, як і ті, що розташовані безпосередньо над поверхнею води, характеризуються інтенсивною транспірацією, незважаючи на те, що вони розташовані в надводному, з підвищеною вологістю, шарі повітря. Їхні продихи широко відкриті і майже ніколи не закриваються повністю (крім нічних годин), як у надземних рослин. Транспіраційні втрати вологи швидко компенсуються, тому гідрофіти нездатні витримувати навіть незначне зневоднення.

Якщо рослини, що живуть на поверхні води, не відчувають дефіциту світла, то занурені, в особливості глибоководні, відносять до тіньової флори. У воді рослини часто відчувають і дефіцит вуглекислого газу. Важливим фактором у житті водяних рослин є вміст у воді необхідного для дихання кисню, який надходить із повітря і виділяється рослинами при фотосинтезі. Звичайна середня величина вмісту кисню у верхніх шарах води – 6-8 мл/дм<sup>3</sup>. За концентрації кисню нижче 0,3...3,5 мл/дм<sup>3</sup> життя аеробів у воді неможливе.

Водно-наземні трав'янисті рослини, що ростуть як у воді, так і на берегах річок, водойм, на болотах і на добре зволжених ґрунтах, належить до **гелофітів**.

Наземні рослини, які ростуть в умовах підвищеної вологості ґрунту та повітря, на болотах, берегах річок чи озер, у вологих лісах, належать до гігрофітів (гігрос - вологий). Насиченість їхніх тканин водою досягає 80% і вище.

**Гігрофіти** не витримують водного дефіциту, тому не пристосовані до обмеженої її втрати. Найтипівіші гігрофіти – трав'янисті рослини й епіфіти вологих тропічних лісів. Повітря в таких лісах перенасичене вологою, тому продихи рослин постійно відкриті, інтенсивність транспірації майже відповідає фізичному випаровуванню, надлишкова вода видалається крізь гідатоди. Листки гігрофітів тропічних лісів великі, проте їхні пластинки тонкі, ніжні, часто складаються з декількох шарів клітин, тому вони не переносять найменшого зниження вологості повітря. В наших широтах до таких тіньових гігрофітів належать тонколисті папороті, розрив-трава звичайна, квасениця звичайна, чистотіл великий та інші. Як правило, після вирубування лісу і зниження вологості повітря вони зникають.

У мангрових деревних порід формуються навіть так звані дихальні корені. **Мангровими** називається рослини, що ростуть на узбережжі тропічних морів. Двічі на добу їх, внаслідок припливів, заливає морська вода. Спираючись на дихальні корені, як на підпори, дерева утримуються в періодично затоплюваному мулистому субстраті. Нарешті, серед

гігрофітів трапляються і такі рослини, у яких листки сильно редуковані, тому функцію фотосинтезу виконують зелені стебла (хвощ річковий, ситник розлогий). Вважається, що це особлива реліктова група гігрофітів, що збереглася до наших днів.

Залежно від способу регулювання водного режиму рослини поділяють на **пойкілогідрові** (нездатні активно регулювати свій водний режим) та **гомойогідрові** (які активно регулюють процеси водообміну).

До пойкилогідрових належить значна кількість видів нижчих рослин, мохи, деякі папороті.

Абсолютна кількість вищих рослин – гомойогідрові, що мають спеціальні механізми для регулювання свого водного режиму.

За відношенням до води гомойогідрові рослини поділяють на такі екологічні групи: гідрофіти, мезофіти, ксерофіти:

- у гідрофітів, як зазначалося, вода поглинається всією поверхнею. У деяких із них міжклітинний простір складає до 70% об'єму їхнього тіла, що сприяє легкості та плавучості. Багато з водяних рослин вкриті слизом, який захищає від вимивання з них поживних солей, необхідних для нормальної життєдіяльності;
- мезофіти (мезо – середній) – рослини, що живуть в умовах середнього рівня зволоження. Трапляються у тропічних, помірних, холодних поясах. Форма цих рослин різноманітна, без чітко виражених специфічних ознак. До групи мезофітів належать переважно представники культурної флори, здатні розвиватися в умовах достатнього водопостачання. Ця група рослин дуже поширена на земній кулі і має величезне значення в житті людини. Це хлібні злакові культури, кормові трави, овочеві, технічні, олійні, плодові, волокнисті та інші.

Мезофіти поєднують різні гігоморфні та ксеноморфні риси. Тканини листка мезофітів диференційовані на палисадну та губчасту паренхіму, їх клітини і міжклітинники середніх розмірів. Вони пристосовані до перенесення більш-менш тривалої посухи. Такі мезофіти називають ксеромезофітами. У них глибока коренева система (дуб, люцерна серповидна, житняк гребінчастий).

Надлишок води негативно впливає на мезофіти через недостатній розвиток у них міжклітинного простору, тому в таких місцезростаннях вони випадають із травостою.

Залежно від кліматичних умов виділяють такі типи мезофітів:

- вічнозелені мезофіти вологих тропічних лісів;
- зимнозелені дерев'яністі мезофіти;
- літньозелені дерев'яністі мезофіти;
- літньозелені багаторічні трав'яністі мезофіти;
- ефемери та ефемероїди.

**Ксерофіти** (ксерокс - сухий) – рослини посушливих місцевостей; пристосовані до життя в умовах недостатнього водопостачання. Це – рослини пустель, посушливих степів, піщаних дюн, схилів, які дуже перегріваються. Їхні специфічні пристосування (дрібнolistкiсть, малі розміри клітин паренхіми та епідермісу, редукованість листків, зменшення кількості продихів, опушення, наявність товстого захисного шару кутикули, восковий наліт, літній листопад) перешкоджають випаровуванню води і запобігають перегріву рослин. Їхні листки часто складаються вздовж так, що продихові щілини відкриваються всередину трубки (тирса, ковила). Листки справжніх ксерофітів мають дуже високий осмотичний потенціал клітинного соку. В деяких ксерофітів дуже розвинена система головного кореня, яка досягає ґрунтових вод. Так, у верблюжої колочки довжина стержневого кореня може досягати 15 м і більше, тоді як висота наземних частин рослини не перевищує 1 м. Такі ксерофіти випаровують вологу навіть інтенсивніше, ніж мезофіти.

Характерно, що навіть найтипівіші ксерофіти не є рослинами сухолюбамі. Вони – посухостійкі й тому здатні переносити дефіцит вологи з меншою шкодою, ніж мезофіти. Влітку, в період посухи, вони припиняють ріст, навіть частково або повністю скидають листя, тоді як у весняні, вологіші місяці, набувають масового розвитку.

Загальна ознака всіх представників ксерофітів полягає в максимальному скороченні випаровуючої поверхні, що призвело до незначного розвитку надземної частини. Більшість ксерофітів являють собою трави, низькорослі кущі.

Ксерофітні рослини надзвичайно різноманітні: кактуси, сукуленти, тонколисті та жорстколисті ксерофіти, ефемери.

До **кактусів** належать рослини пустель, розвиток яких пішов по лінії максимального скорочення випаровуючої поверхні. Внаслідок цього листки втратили свої функції асимілюючого та випаровуючого органу. Коренева система кактусів добре розвинена і теж має свої особливості. Частина її заходить глибоко в ґрунт, тоді як інша частина поширена в поверхневих шарах ґрунту, що має пристосувальний характер. Таке її розташування забезпечує швидке вбирання води, що накопичується на поверхні ґрунту й швидко надходить у рослину.

Кореневі волоски під час посухи у кактусів відмирають, а решта коренів вкривається захисним корковим шаром. Особливістю кактусів є те, що тіло їх при великому об'ємі має незначну поверхню. Стебла кактусів за формою і величиною бувають дуже різноманітними. Переважають куляста та циліндрична форма, що мають найменшу поверхню випаровування. М'ясисте стебло кактусів містить багато води, має зелене забарвлення і виконує функцію листків. Листки кактусів редуковані до лусок або колючок. Майже всі природні угруповання

кактусів зосереджені в північній Мексиці, південно-західних штатах США, Аргентині, Африці та Австралії.

Досить своєрідною групою ксерофітів є сукуленти (лат. сукулентус – соковитий).

**Сукуленти** – це багаторічні рослини з соковитими м'ясистими листками (агава, алое) або стеблами (молочайні), здатними нагромаджувати в них воду. В них добре розвинена водозапасна тканина – паренхіма, де вода нагромаджується і потім повільно витрачається. Залежно від розташування такої тканини, розрізняють стеблові та листові сукуленти. Коренева система в них розміщується в поверхневих шарах ґрунту. Розвиваються вони на скелях, кам'яній огорожі, пісках і мають високу жаростійкість.

Сукуленти – характерні рослини пустель, напівпустель, інших посушливих регіонів. До них належать деякі представники таких видів рослин, як молодило, заяча капуста, очиток їдкий та інші.

**Тонколисті ксерофіти** – це група рослин із надзвичайно розвиненою кореневою системою, яка проникає в глибокі шари ґрунту й поглинає звідти воду. Тіло їхнє вкрите білими волосками, які утворюють напівпрозорий екран, що захищає хлоропласти від шкідливого впливу яскравого світла. Характерними ознаками цих рослин є шипи, колючки. В результаті специфічності процесу обміну речовин в їхніх тілах утворюються речовини з гірким смаком та інтенсивним запахом. Клітинний сік цих рослин має високу концентрацію, тому йому властива величезна всмоктувальна сила, що вбирає воду з ґрунту. Поверхня листків тонколистих ксерофітів дуже розсічена; якщо в ґрунті нестача води, то рослини впадають у стан анабіозу.

**Жорстколисті ксерофіти** – це представники степових злаків: ковила, типчак, деякі зонтичні, зокрема перекотиполе. Найважливішою ознакою їх є здатність добре витримувати тривале в'янення. У цей час їхні листки скручуються в трубочки, забезпечуючи економне витрачання води, тому що продиhi потрапляють всередину трубки, де вони ізольовані від навколишнього середовища. На відміну від сукулентів, жорстколисті ксерофіти характеризуються високою концентрацією клітинного соку.

Існує група так званих несправжніх ксерофітів, які характеризуються надзвичайно коротким вегетаційним періодом. Їхня коренева система поверхневого типу. Розвиток цих рослин триває три-чотири тижні, протягом яких вони зацвітають і дають стиглі плоди. Це відбувається напровесні, коли в ґрунті достатня кількість вологи, потрібної для розвитку їх.

За характером адаптації до дефіциту вологи рослини цієї групи поділяються на:

- ефемери – однорічні рослини з коротким періодом розвитку (що триває декілька тижнів), які уникають негативного впливу нестачі води;
- ефемероїди – багаторічні трав'янисті рослини, надземні частини яких живуть лише протягом декілька тижнів, а решту року перебувають у стані спокою у вигляді бульб, цибулин чи кореневищ;
- посухостійкі, життєздатні при значних втратах води.

Отже, вода – найважливіший екологічний фактор для всього живого на Землі. Вона є обов'язковим компонентом живої клітини, основою внутрішнього середовища організму. Необхідна умова нормальної життєдіяльності організмів – підтримання сталого вмісту в них води. Тому у живих істот виробилися різноманітні пристосування до засвоєння води з довкілля, а також до зменшення її витрат.

## 8 Ґрунт як екологічний фактор

Ґрунт – це природне тіло на Земній поверхні, основне місце зростання рослин. Ґрунтоутворювальна порода, з якої розвивається ґрунт, значно зумовлює формування певних типів рослинності.

Ґрунт – це самостійне природно-історичне тіло, матеріальна основа існування людини та потужний фактор біосфери. В.В. Докучаєв визначає ґрунт як особливе природне тіло, яке утворює верхню оболонку землі. В.І. Вернадський називає ґрунт „біокосним” тілом природи, тобто речовиною, що виникла в результаті спільної діяльності організмів і біогенних процесів з участю води, вивітрювання гірських порід, різних атмосферних явищ.

Біокосна речовина – це продукт розпаду та переробки гірських та осадових порід за участі живих організмів.

Нерідко 1 м<sup>2</sup> ґрунту може мати безліч різноманітних організмів: сотні мільйонів мікроорганізмів – бактерій, актиноміцетів, грибів, одноклітинних тварин – протистів, десятки мільйонів водоростей, здатних до фотосинтезу, мільйони нематод, коловерток, сотні тисяч кліщів, комах: десятки червів та молюсків...

Ґрунтовий покрив утворює зону максимальної концентрації життя рослин і тварин. У межах цієї зони зароджуються всі найважливіші процеси обміну речовин та енергії, що відбуваються в біосфері.

### 8.1 Ґрунт – середовище кореневого живлення рослин

Ґрунт є активним середовищем живлення рослин і складається з органічних, мінеральних і органо-мінеральних компонентів, із яких під дією абіотичних процесів продукуються доступні для рослин поживні

речовини. Саме вони – основна складова частина, що характеризує родючість ґрунту. Вона зумовлюється здатністю ґрунту забезпечувати рослини водою, повітрям (киснем), теплом (для коренів) і сприятливими фізичними та фізико-механічними умовами для росту й розвитку рослин. Родючість ґрунту – основна якісна ознака його, яка відрізняє ґрунт від гірської породи та пасивного субстрату.

Під час кореневого живлення рослини в основному поглинають із ґрунту хімічні елементи (макро-, мікро- й ультрамікроелементи), запас яких залежить від ємності вбирного комплексу твердої фази ґрунту й концентрації ґрунтового розчину.

Рослини здібні поглинати із навколишнього середовища в великих або малих кількостях практично всі елементи періодичної системи. Між тим для нормального життєвого циклу рослинного організму необхідна лише визначна група основних поживних елементів, функції яких не можуть бути замінені другими хімічними елементами. В цю групу входять 19 елементів.

Чотири елементи – С, Н, О, N – називають органогенами, усі разом вони складають 95% сухої маси тканин. Останні елементи: P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si, Na складають 5%, їх називають зольними, так як вони знаходяться у золі (попелу), який залишається після згорання органічної речовини рослини. Хімічний аналіз цих залишків дає уяву про мінеральний склад рослини.

Усі елементи, які входять до складу рослин, можна розділити на три групи:

- макроелементи складають від 10 до 0,01%; до них відносять кисень, водень, вуглець, азот, фосфор, кремній, калій, кальцій, сірка, магній, натрій, алюміній;
- мікроелементи виявляються в рослинах у кількості від 0,001 до 0,00001%. Це – марганець, бор, стронцій, мідь, цинк, бром, фтор, олово, нікель, титан, рубідій, залізо, барій, молібден, кобальт, йод, хлор;
- ультрамікроелементи виявляються в кількостях від  $10^{-4}$  до  $10^{-13}\%$ , до них відносять миш'як, германій, срібло, золото, радій, ртуть, свинець, літій.

Фізіологічна роль хімічних елементів загально відома. Із них утворюються жири, вуглеводи, білкові речовини, які складають основу живої матерії. До складу цитоплазми входять фосфор і сірка. Мінеральні речовини безпосередньо впливають на обмін речовин і внутрішню архітектоніку клітин, на будову і стан протопласту. Мінеральні речовини проявляють токсичну та антитоксичну дію на живі тканини і органи, виконують функції каталізаторів біохімічних реакцій, відіграють роль у змінюванні тургору та проникненості цитоплазми і, на кінець, служать основою електричних та радіоактивних явищ в рослинних організмах.

Біохімічна роль і фізіологічні функції мінеральних елементів такі: С, Н, О, N, P, S – це основні компоненти органічної речовини; К, Mg, Ca, Mn, Cl володіють неспецифічними функціями – беруть участь у осмотичній регуляції, балансі електронів та проникненні мембран.

Mn активує ферменти – кинази, трансферази, декарбоксилази, дегідрогенази, які можуть активувати також Mg. Cl і Mn володіють визначними функціями у фотосинтезі. Mn чинить вплив на Fe. Елементи – Fe, Cu, Zn, Mo в рослинах і ґрунті подані у формі хелатів, вони здібні витискувати одне одного із хелатів в клітинах у такому порядку: Cu > Zn > Mo > Fe, що може призвести до порушення обміну речовин при надлишку одного із цих елементів. Такі елементи як Se, Br, I, F, Al, Ni, Cr, Pt, Cd токсичні для рослин.

**Надходження елементів мінерального живлення у рослину.** Проникненість клітин – це здібність пропускати певні речовини. Одні речовини легко проникають у клітину, другі – важкопроникаючі. Довгий час вважали, що проникнення речовин у клітину кореня відбувається шляхом дифузії, яка ускладнюється осмотичними особливостями клітинної оболонки та плазматичного міхура. У цьому випадку мінеральні речовини поступають у клітину в силу різниці концентрації в клітині і ґрунтовому розчині, при цьому надходження продовжується до тих пір, поки концентрація не зрівняється. Але ж як пояснити накопичення мінеральних речовин в клітинах? Аналіз клітинного соку прісноводної водорості нінтели показав, всередині клітини концентрація калію була в 1000 разів більша, ніж в навколишньому середовищі (у воді), йону хлору в 100 раз і йону натрію в 66 разів більше і вони знаходилися в клітинах у вільному стані. В клітинах цибулі накопичується глюкоза, в стеблах лободи – селітра, це все легкорозчинні у воді речовини. В морських водоростях накопичується багато йоду і бром, а концентрація цих речовин у морській воді незначна. Отож, процес надходження і накопичення речовин в клітинах не просто фізичний процес дифузії та осмотичного проникнення, а активний фізіологічний процес, який потребує для свого здійснення витрати певної кількості енергії.

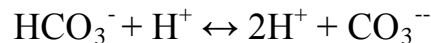
Вперше спробу пояснити проникнення речовин у клітину зробив Овертон. Він створив ліпоїдну теорію проникненості рослин. Потім він модернізував цю теорію і створив мозаїчну теорію, потім з'явилася теорія ультрафільтрів Траубе і Роланда. Але всі вони були спрощені, механістичні і не врахували життєдіяльності клітини, особливо процесу дихання.

Тим часом накопичувалися факти, які вказували на зв'язок проникнення та накопичення речовин в клітинах з процесом дихання – джерелом енергії для всіх внутрішньоклітинних процесів. Ці факти приводили до висновку, що процес проникнення та накопичення речовин в клітині залежить від зовнішнього середовища (частково від рН

грунтового розчину). Професор Д.А. Сабінін розробив нову теорію проникненості клітин і пересування речовин на основі дихання, назвав її теорією обмінної адсорбції. Дихання забезпечує енергією клітину для надходження і накопичення речовин, а також поставляє йони для обміну з зовнішнім середовищем.

Процес надходження речовин можна звести до трьох етапів:

- процес обмінної адсорбції; в процесі дихання виділяється  $\text{CO}_2$ , який розчиняється у воді, утворюючи  $\text{H}_2\text{CO}_3$  – вугільну кислоту:



Ці йони знаходяться в протоплазмі і обмінюються на йони, що знаходяться у зовнішньому розчині. Катіони  $\text{K}^+$  грунтового розчину обмінюються на катіони  $\text{H}^+$ , що знаходяться в протоплазмі. Аніони, утворені в процесі дихання ( $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ) обмінюються на аніони зовнішнього розчину ( $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ... ). Чим більша інтенсивність дихання, тим сильніше і швидше відбувається обмін. Процес адсорбції відбувається дуже швидко. Це майже чисто фізичний процес.

- Пересування поглинених йонів по товщі протоплазми; клітина має різницю потенціалів по довжині своїй. Катіони  $\text{K}^+$ , які надходять до клітини, зв'язуються з міцелами протоплазми. Однак, друга частина, маючи більшу енергію, перехоплює  $\text{K}^+$  і так він мігрує від однієї частинки до другої. Можливо також, що йони пересуваються в клітині від ділянки, більш насиченої міцелами, до менш насиченої ними. Їх пересуванню сприяє рух цитоплазми.
- Десорбція йонів. В молодих клітинах, суцільно заповнених протоплазмою надходження йонів закінчується другим етапом. В клітинах більш дорослих, де є вакуоля, відбувається десорбція йонів, виділення їх із протоплазми через тонопласт у клітинний сік. Причому і тут, мабуть в основі процесу лежить обмін йонів на  $\text{H}^+$ ,  $\text{HCO}_3^-$ , які знаходяться в клітинному соку, а також на другі аніони та катіони клітинного соку. Десорбція йонів відбувається і в сусідніх клітинах і в них такий же процес, як і в першій клітині. Так же відбувається виштовхування йонів у водопровідні судини. Десорбція відбувається швидко, це активний фізіологічний процес, тісно пов'язаний з диханням.

**Піноцитоз.** На процес поглинання йонів та молекул чинить вплив активний рух цитоплазматичних мембран клітини. Поглинання великих органічних молекул і краплин розчинів може здійснюватися за допомогою



механізму піноцитозу, за якого на плазматичній мембрані з'являються коротенькі, тоненькі вирости, які обмежують молекулу або краплину розчини. Ці ділянки плазматичної мембрани втягуються всередину, а потім відшнуровуються у вигляді бульбашки у протоплазмі.

**Коренева система як орган поглинання.** Корінь – один із основних вегетативних органів листостеблових рослин. Йому властива добре диференційована внутрішня структура. Функції кореневої системи багатовидові. Вона служить для прикріплення рослин до субстрату, для поглинення води і поживних речовин із нього, для первісного перетворення ряду поглинених сполук, синтезу органічних речовин, які потім пересуваються у другі органи рослини, і для виділення різних продуктів обміну.

Функції поглинання води, мінеральних речовин й забезпечення ними наземних органів у всіх рослин виконують одні і ті ж структурні елементи кореневої системи.

Вирости клітин поверхневої тканини – епідермісу кореня (ризодерміс) або епілеми поглинаючої зони кореня утворюють кореневі волоски.

Тонка оболонка кореневого волоску щільно склеюється з грудочкою ґрунту. Кореневі волоски служать опорою для ростучої верхівки кореня, виконують функцію поглинання води та мінеральних речовин із ґрунту. Довжина кореневого волоска 0,06 – 10 мм, загальна довжина корневих волосків, наприклад, рослини пшениці біля 20 км. Завдяки корневим волоскам поглинаюча поверхня кореневої системи зростає у 5-20 разів.

Вони виділяють у ґрунт різні речовини, які сприяють розчиненню важкодоступних сполук ґрунту і сприяють розвитку мікрофлори.

Кореневі волоски недовговічні, вони відмирають через 15-20 днів.

Таким чином, функціонально поглинаючою тканиною кореня являється ризодерма, головним чином, кореневі волоски, а первісна асиміляція йонів поживних солей відбувається у корі кореня і потім ці продукти життєдіяльності передаються через провідну систему у наземні органи.

В рослині між коренями та пагонами підтримується постійний обмін речовинами. В деяких випадках для підсилення такого обміну можуть утворюватися повітряні корені, які синтезують амінокислоти.

Увесь процес поглинання солей із ґрунту коренями рослин у значній мірі зводиться до обмінних реакцій між корневими клітинами та ґрунтовим поглинаючим комплексом за допомогою ґрунтового розчину. При контакті з ґрунтом корені рослин здатні розчинити майже нерозчинні мінерали. До того ж корені здатні виділяти у ґрунт органічні та мінеральні кислоти, солі, а також спирти, вуглеводи, амінокислоти, ферменти, нуклеїнові кислоти, фенольні сполуки. Все це є нормальною проявою їх

життєдіяльності, нормальною фізіологічною реакцією і може значно змінюватися під впливом зовнішніх факторів.

Симбіоз коренів вищих рослин з деякими грибами називають мікориза. Вона склалась історично. Це явище розвивалося на торф'яних та перегнійних ґрунтах, характерних для стародавньої рослинності. Азот на таких ґрунтах малодоступний рослинам, а гриби переводять його із білкової форми у амінокислотну. Гриби, які утворюють мікоризу, розповсюджені не всюди і розвиваються в умовах певного біоценозу. Вчені вважають, що гриби забезпечують вищі рослини елементами мінерального живлення, різними органічними сполуками, включаючи азотисті, сприяють регулюванню водного режиму. При наявності мікоризи підсилюється адсорбційна здатність кореневої системи; мікориза стимулює і активізує кореневу систему вищих рослин, виділяючи біологічно активні речовини (ферменти, вітаміни).

Оскільки гриби – аеробні організми, то існування їх можливе тільки у симбіозі з коренями рослин, які мають добре розвинуту аеренхіму. Відрізняють мікоризу ектотрофну, ендотрофну.

**Живлення рослин азотом.** Значення азоту надзвичайно велике. Без азоту не можуть синтезуватися білкові речовини, а без них не може утворюватися і протопласт живої клітини. На азот припадає лише 1-3% сухих речовин, але без достатньої кількості його в ґрунті розвиток рослин неможливий. Ось чому питання про джерела азоту для рослин являє собою велику зацікавленість.

В атмосфері кількість вільного молекулярного азоту досягає 80%. Із сполук азоту в атмосфері є незначна кількість пари аміаку, яка виділяється внаслідок гниття органічних залишків, а також оксидів азоту, які утворюються при електричних розрядах під час грози і випадають разом з опадами.

У ґрунті азот міститься у вигляді органічних та мінеральних сполук – амонійних солей та солей азотної кислоти. Органічні сполуки азоту – це переважно білкові речовини та продукти їх розпаду – амінокислоти. Різні форми сполук азоту (органічний, аміачний, нітратний) у ґрунті – основне джерело цього елемента для живлення рослин. Основна маса азоту в ґрунті це – органічний азот (малодоступний для рослин), вміст же аміачного і нітратного невеликий і протягом весняного, літнього та осіннього сезонів значно коливається. Із усіх сполук, які містяться у ґрунті, кращими джерелами азоту виявляються аміачні солі та солі азотної кислоти. Азот органічних сполук може використовуватися рослиною після того, як під дією бактерій ці сполуки перетворюються на неорганічні.

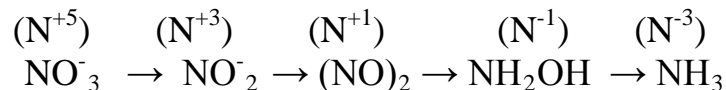
Процес розкладу білків, амінокислот, сечовини та інших органічних азотистих сполук у ґрунті називають амоніфікацією, а ґрунтові організми, які здійснюють цей процес – амоніфікаторами. Вони володіють активними

ферментами, які сприяють швидкому розкладу білків до амінокислот, а потім до аміаку.

Мінералізацію органічного азоту, почату амоніфікацією, завершує процес нітрифікації, який здійснюється хемосинтезуючими нітрифікуючими бактеріями – аеробами (*Nitrosomonas* і *Nitrobacter*). Коренева система рослин здібна безпосередньо поглинати амонійні та нітратні солі.

Коренева система рослин добре засвоює нітрати, які, поступаючи у корені рослини, підлягають ферментативному відновленню до нітритів і далі до аміаку. Цей процес відбувається головним чином у коренях, однак і клітини листків володіють цією здатністю.

Відновлення нітратів до аміаку проходить через ряд етапів. Нітрати відновлюються до нітритів під дією ферменту нітратредуктази (містить в собі Mo). Утворені нітрити відновлюються до гіпонітрита, каталізує цей процес фермент нітритредуктаза (містить Cu). Гіпонітрит відновлюється до гідроксиламіну, а він – до аміаку. Відповідними каталізаторами є гіпонітритредуктаза і гідроксиламінредуктаза (Mn).



Відновлення нітратів тісно пов'язане з дихальним газообміном. Для нормального протікання процесу дихання рослина повинна бути достатньо забезпечена вуглеводами. При напруженому надходженні нітратів вміст вуглеводів падає. При штучному зниженні вмісту вуглеводів (втримання рослини у темряві) нітрати не відновлюються, а накопичуються у всіх органах рослини. Значний вплив на відновлення нітритів чинить світло, тобто активне відновлення нітратів здійснюється у процесі фотосинтезу за рахунок первісних проміжних продуктів фотосинтезу, які утворюються внаслідок відновлення. Та частина нітратів, яка надійшла в рослину і яка за будь-якої причини не може бути відновлена в коренях, пересувається у більш багаті вуглеводами надземні органи, де і відбувається відновлення. Відновлення нітритів стимулюється при освітленні синім світлом. Можливо, це пов'язане з тим, що флавін, який входить до складу нітратредуктази, поглинає синє світло і активується ним.

Поряд з нітратами в рослину можуть надходити і нітрити, які також підлягають відновленню до аміаку, але ж нітрити при накопиченні можуть виявлятися отруйними.

Аміак також може служити джерелом азотного живлення для рослин. При цьому він надходить до рослини навіть швидше ніж нітрати. Більш швидке поглинання аміаку пояснюється тим, що до його використання на побудову органічних речовин не треба попереднього відновлювання, яке

необхідне при живленні рослин нітратами. Аміак представляє собою, очевидно, єдину сполуку, залучену у процеси азотного обміну. При цьому аміак може бути різного походження:

- безпосередньо поглинений із ґрунту;
- утворений в результаті відновлення нітратів;
- утворений в результаті повторного розкладу білків в старіючих клітинах і органах.

Накопичення аміаку в клітинах приводить до небажаних наслідків. Однак рослини володіють здібністю знешкоджувати аміак шляхом приєднання його до органічних кислот з утворенням амідів (глутаміну та аспарагіну). Цей процес аналогічний знешкодженню аміаку тваринами у вигляді сечовини.

**Засвоєння інших форм азоту.** Довгий час залишалось невирішеним питання про можливість засвоєння кореневою системою рослин органічних форм азоту. Досліди І.С.Шувалова показали, що амінокислоти можуть бути опановані рослиною, але ж цей процес дуже повільний і рослина при цьому завжди відстає в рості.

Більш цікаву групу рослин, які живляться органічним азотом, складають комахоїдні рослини. Вони були відкриті ще у XVIII столітті, але досконально вивчені Ч. Дарвіном. До цієї групи рослин належать біля 500 видів різних родин. В усіх частинах світу ці рослини пов'язані з болотистими ґрунтами і це не випадково. Незважаючи на багатство цих ґрунтів органічними речовинами, в них азот недоступний рослинам. Ці ґрунти також бідні і мінеральними солями (Р,К). Еволюція комахоїдних рослин пішла по лінії вироблення пристосувань для засвоєння комах. Ці рослини мають хлорофіл, тобто нормально здійснюють процес фотосинтезу. Мабуть, комахоїдні або зовсім не використовують вуглець комах, або його там так мало, що він не тягне за собою змін хлорофілоносного апарату і рослина шляхом використання комах задовольняє свою потребу в азоті. До комахоїдних рослин відносяться: росянка, жирянка, пухирчатка, цефалотус, сарраценсія, Венерина мухоловка, глечиконіс та інші. Листки їх забезпечені багачисленими залозними волосками, виділяють липучу рідину, до якої липнуть комахи. Пластинки листка згортаються, виділяють залозами протеолітичні ферменти та мурашину кислоту. Комахи переварюються, лист розгортається. Залишки непережарених хітинових покривів комах здуває вітер з поверхні листа.

**Засвоєння молекулярного азоту.** Відомо, що бобові рослини на відміну від усіх інших покритонасінних, засвоюють молекулярний азот повітря за рахунок живучих з ними в симбіозі бульбошкочових бактерій. На коренях бобових рослин утворюються потовщення у вигляді пухлин, або бульбашок, в яких містяться бактерії, що фіксують азот із атмосфери. Ці бактерії назвали бульбашкові. Це вільноживучі у ґрунті азотфіксатори –

аеробний Азотобактер, розповсюджений в природі в нейтральних та лужних ґрунтах. Близький до Азотобактера у більш кислих ґрунтах зустрічається Бейсринія. Анаеробний азотофіксуючий Клострідій дуже поширений в багатьох ґрунтах. Він менш енергійно фіксує азот. Фіксація азоту цими бактеріями достатньо висока. За даними Д.Н. Прянішнікова культура конюшини накопичує щорічно 150-160 кг азоту на 1 га, люцерна – 300 кг/га. Усі бобові культури у колишньому СРСР фіксували 3,5 млн тон азоту на рік.

## 8.2 Алелопатія

Різним рослинам властива специфічність корневих виділень. При цьому спостерігається однобічне виснаження ґрунту поживними речовинами і накопичення корневих виділень, проявляючих токсичну дію на вищі рослини і на мікрофлору ризосфери, внаслідок чого рослини або погано ростуть, або вимирають. Вплив корневих виділень одних видів рослин на інші називають **алелопатією**.

Термін алелопатія запропонував у 1937 р. Г. Моліш, який вивчав взаємозв'язки між вищими рослинами та мікроорганізмами. Вагомий внесок у розвиток учення про хімічну взаємодію рослин зробив Г. Моліш, М.Г. Холодний, С.П. Костичев, Г. Грюмер, Б.П. Токін, А.М. Гродзинський, Е. Райс та інші.

**Алелопатія** – це хімічна взаємодія рослин в екосистемах і фітоценозах. Хімічна природа фізіологічно активних речовин досить різноманітна: фенольні сполуки, ефірні олії, леткі терпени, глікозиди, смоли, алкалоїди, дубільні речовини. Алелопатичні агенти можуть безпосередньо або опосередковано діяти на найрізноманітніші процеси росту рослин. Вони можуть гальмувати поділ і ріст клітин, синтез білка, активність багатьох ферментів, пригнічувати фітогормональні взаємозв'язки, змінювати споживання мінеральних речовин, сповільнювати інтенсивність фотосинтезу, дихання.

За даними А.М. Гродзинського, практично кожна рослина виділяє фізіологічно активні речовини і характеризується здатністю нагромаджувати в довкіллі певну кількість цих речовин. Рослини створюють навколо власної кореневої системи власну хімічну сферу. У кожної рослини є своя алелопатична сфера. Для одних вона здебільшого шкідлива, а деяким звичним сусідам не тільки не заважає, а й корисна. Не остання роль належить алелопатії в процесі самозрідження дикорослих рослин. Алелопатична напруженість досягає такої межі, коли для одних екземплярів вміст корневих виділень ще лишається оптимальним, стримуючим, а на інші діє згубно. Алелопатія посилює диференціацію, прискорює загибель частини рослин і поліпшує ріст тих, що залишаються.

Ніякого „добровільного” відмирання окремих рослин на користь існування інших особин того самого виду не існує. Внаслідок еволюції у

багатьох рослин виробилася властивість підтримувати певний вміст колінів (речовин, які негативно впливають на ріст і розвиток вищих рослин) у середовищі. Коли вміст надто високий, рослини уповільнюють ріст, а разом з цим і продукування колінів, їхній вміст стає меншим, а ріст посилюється.

Вивчаючи хімічну взаємодію в фітоценозах, учений описав 15 різних механізмів алелопатичного впливу одних рослин на інші. Алелопатична взаємодія відбувається через ґрунт. Алелопатичний взаємовплив спричинює структурно-функціональні зміни в життєдіяльності рослинного організму.

Продукти виділення нагромаджуються в ризосфері. Тому вони можуть бути поживним субстратом для ризосферної та ґрунтової мікрофлори, тобто корені забезпечують її азотом і вуглецем в легкодоступній формі. Кореневі виділення – важливе джерело енергетичного матеріалу для процесу несимбіотичної азотфіксації. Крім того, ризосферна мікрофлора забезпечує рослину й насамперед її корені вітамінами, потреба в яких не задовольняється досить слабким синтезом і недостатнім надходженням їх із наземних органів.

Повітря навколо рослини завжди сповнене тих чи інших запахів, насичене ароматичними газами, парами. Пояснюється це тим, що є багато рослин з дуже активними у фізіологічному відношенні леткими виділеннями. Це – різні речовини, що виділяються наземними органами, не локалізовані в залозах, досить різноманітні.

У летких виділеннях виявлено низку речовин різноманітної природи: водень, синільну кислоту, ефірні олії, вуглеводні (ізопрен, етилен, пропілен, бутілен, ізобутилен), альдегіди (мурашиний, оцтовий, пропіоновий, масляний), спирти (метанол, етанол, пропанол), кетони, органічні кислоти, складні ефіри, речовини гормональної природи. Практичне значення летких виділень зумовлено їхньою біологічною дією і полягає у використанні взаємовпливу (позитивного чи негативного) рослин у фітоценозах. Наприклад, біологічне призначення парів ефірної олії, як вважають, полягає в охолодженні рослини та захисті її від надмірного випаровування води. Цілком можливо, що леткі виділення слугують для віднадження комах і травоядних тварин, а також для алелопатичного впливу на довколишні рослини. З лікувальною метою широко використовуються фітонцидні ефекти летких виділень культурних видів рослин, так і дикорослих.

Фітонциди нижчих рослин у медицині називають антибіотиками, тоді як антибіотичні речовини вищих рослин – фітонцидами.

**Фітонциди** – це біологічно активні речовини рослинного походження, які згубно діють на мікроорганізми. Це – специфічна еволюційно сформована, імунологічно сформована властивість рослин. Фітонцидними властивостями володіють усі рослини. Фітонциди, поряд з

іншими факторами, визначають склад і життєдіяльність біоценозів. Леткі виділення одного й того ж самого виду рослин можуть по-різному впливати на інші види. Деякі з них є токсичними для людини. Газоподібні виділення волоськового горіха, черемхи, мигдалю, полину, борщівника і інші згубно діють на мікроорганізми, нижчі тварини та рослини, гальмують проростання насіння, фотосинтез та інші функції рослинного організму. Крім того, леткі речовини ґрунту впливають і на смакові якості рослинної продукції. Отже, для життя і продуктивності рослин леткі виділення рослин і ґрунту мають досить важливе значення.

### **8.3 Екологічні групи рослин за субстратом місцезростань і вимогами до елементів мінерального живлення**

Залежно від екологічних умов місцезростань і потреб в елементах мінерального живлення розрізняють рослини еутрофні, мезотрофні та оліготрофні.

**Еутрофні** рослини, або етрофи – це рослини дуже вимогливі до поживних речовин, їм потрібні ґрунти, багаті на мінеральні солі.

**Мезотрофні** рослини, або мезотрофи – середньо вимогливі до поживних речовин, ростуть на середніх за родючістю ґрунтах.

**Оліготрофні** рослини, або оліготрофи – маловимогливі до поживних речовин, можуть зростати навіть на дуже бідних ґрунтах. Вони поширені на сфагнових болотах (журавлина) та в сухих соснових лісах (вереск).

Рослини свангових боліт належать до групи оксилофітів. У зв'язку з фізіологічною сухістю субстрату вони з чітко вираженими ознаками як ксерофітів так і гігрофітів. Типовими ксероморфними ознаками їх є зменшення листової поверхні, значний розвиток кутикули, часто наявність воскового нальоту або волосяного покриву, посилений розвиток механічних елементів, високий осмотичний потенціал. Як і гігрофіти, ксерофіти характеризуються значним розвитком міжклітинників, відносно низькою транспірацією. Через щорічне наростання сфангового субстрату рослини, які живуть на ньому, нарастають з року в рік, причому нижчі частини відмирають, а на новоутворених з'являються нові корені.

Видовий склад флори боліт небагатий і досить постійний в різних зонах. Найпоширеніші, крім названих сфангових мохів, вічнозелені ксеноморфні напівкущі (брусниця, вереск), літньозелені листопадні (карликова береза, шелога), ксероморфні трави (в основному представники осокових).

Специфічну екологічну групу складає рослинність узбережжя морів та океанів. Узбережна частина водойм, що в морях починається від найвищої межі припливу і закінчується її нижньою межею, а в озерах – від межі заплеску хвиль до нижньої межі поширення прикріплених до дна рослин, заселена зеленими, бурими, червоними, синьо-зеленими і

діатомовими водоростями в морях, або водяними рослинами – в озерах. Найбільшого розвитку досягає флора на каменистому дні та підводних скелях.

Особливу екологічну групу становлять рослини піщаних ґрунтів – **псамофіти**. Їхню морфологію та біологію перш за все зумовлює своєрідний механічний склад ґрунту і залежно від цього фактора екологічна ситуація. Розрізняють піски, закріплені рослинністю. Пісок має особливий тепловий режим; характеризується різким коливанням ходу добових температур, несприятливим водним режимом, дуже бідним поглинальним комплексом та незначним мертвим запасом вологи. Тому і рослинність, що росте на них, має різний вигляд і цілий ряд пристосувань для виживання на таких місцезростаннях. Це пристосування проти часткового або повного засипання піском, проти видування вітром та оголення коренів, проти захоронення рухомими пісками плодів і насіння, тощо.

Існує екологічна група рослин – **літофітів**, які в природних умовах освоїли тріщини та розколини голих скель, сухі кам'янисті осипи, скельні виступи й інші подібні екологічні ніші, де вони не відчувають істотної конкуренції вимогливіших особин. Першими там селяться автотрофні водорості, за ними – накипні лишайники, потім мохи. Під покривом моху створюється примітивний ґрунт, на якому оселяються літофіти з вищих квіткових рослин. Це – рослини **псамофіти**. Вони володіють особливою формою росту (повзуча, викривлена, карликова і т.п.), зумовленою не лише дефіцитом поживних речовин, а й екстремальним водним і тепловим режимами.

Крім того., розрізняють екологічні групи рослин, залежно від їхньої потреби у тих чи інших елементах живлення.

Рослини, для нормального росту і розвитку яких необхідна велика концентрація азоту в ґрунті, відносять до **нітрофілів**, наприклад, хміль виткий, малина, кропива дводомна, чистотіл, щиріця. При надмірному вмісті азоту, зокрема в місцях занадто концентрованого вмісту азотних добрив, можна спостерігати так зване „вигорання травостою”.

Ще один важливий складовий елемент ґрунту – кальцій. Він зумовлює структуру ґрунту, а також нейтралізує токсичну дію солей важких металів і хлоридів. Рослини карбонатних ґрунтів, що містять більш як 3% карбонатів, називають **кальцефілами**, або **кальцієлюбамі**. Сюди належать біла акація, бавовник, виноград, маслина, а також усі рослини, що ростуть на відкладах крейди. Рослинний покрив на них досить зріджений, проте тут трапляються ендемічні та древні реліктові види ще „крейдної флори”.

Рослини, що уникають вапнякових субстратів, називають **кальцефобамі**, або **кальцієнелюбамі** (береза бородавчата, сфагнові мохи, росичка, журавлина). Вони одночасно є і ацидофілами, тому що з



надлишком кальцію пов'язана лужна реакція ґрунту. Є також рослини **індиферентні**, тобто байдужі до вмісту кальцію.

За реакцією на кислотність ґрунту (рН) розрізняють такі групи рослин, як **ацидофіли**, **базифіли** та **індиферентні**.

Ацидофіли (щавель кислий, журавлина) частіше трапляються та краще ростуть і розвиваються на кислих ґрунтах. Базифіли (мати-й-мачуха) надають перевагу нейтральним, слабко лужним ґрунтам, тоді як індиферентні (костриця овеча) нормально себе почувають за будь-якої кислотності ґрунту.

Засоленість ґрунту, тобто вміст у ньому деяких легкорозчинних солей, також впливає на ріст і розвиток рослин. Надлишок солей в ґрунтовому розчині токсичний для більшості рослин. Серед різних типів засоленних ґрунтів розрізняють **солончаки** та **солонці**.

Солончаки – це ґрунти, постійно й дуже зволожені солоними водами майже до поверхні. Влітку вони підсихають, укриваючись сольовою кіркою. Концентрація солей у ґрунтовому розчині досягає кількох десятків відсотків.

Солонці з поверхні не засолені, їхній верхній шар вилугуваний, безструктурний. Нижчі горизонти ущільнені та перенасичені йонами натрію. Є також низка проміжних форм, які формують солончаково-солонцеві комплекси. В жаркому та сухому кліматі засолення трапляються дуже часто. Засолені ґрунти складають майже 25% усієї земної поверхні. Площі їх, на жаль, мають стійку тенденцію до розширення за рахунок аридизації клімату. За відношенням до цього фактора рослини поділяють на галофіти та глікофіти.

**Галофіти** добре витримують засолення, тому вони часто трапляються на узбережжях морів та океанів, на інших засоленних ґрунтах. Вони часто відчувають нестачу вологи, тому їхні тканини набули ознак ксероморфності. Деякі з галофітів мають навіть ознаки сукулентності, тобто мають товсті великі, або дрібні (тамарикс) соковиті листки.

Залежно від фізіологічних особливостей та шляхів адаптації до засолення галофітів поділяють на такі різновиди:

- **еугалофіти**, або **солянки** – це рослини кумулятивного типу, які без шкоди для себе здатні нагромаджувати в клітинах значну кількість солей (різні види солянки, солерос європейський). Деякі з них мають риси сукулентності, редуковані листки, м'ясисті стебла, центральну частину яких займає соковита водозапасаюча тканина. Висока солестійкість цитоплазми галофітів дає змогу їм поглинати та нагромаджувати значну кількість солей. Залишки рослинних опадів еугалофітів ще більше сприяють засоленню поверхневих шарів ґрунту;
- **криногалофіти** (солевидні галофіти) – групи рослин, здатних виділяти назовні велику кількість поглинутих солей у вигляді

концентрованого розчину через особливі залозки (кермек, тамарикс);

- **глікогалофіти** (соленепроникні галофіти) – галофіти регуляторного типу, осмотичний потенціал клітин яких підтримується не йонами, а органічними речовинами. Це – ксероморфні види степів, напівпустель, коренева система яких мало проникна для солей завдяки особливостям мембран корневих волосків. Вони нагромаджують у вегетативних органах різні органічні кислоти, осмотичні речовини, цукри. До глікогалофітів відносять також групу рослин, котрі уникають засолення завдяки наявній глибокій кореневій системі, всисна зона яких залягає в глибоких малозасолених горизонтах (очерет звичайний). Такі рослини інколи ще називають **псевдо галофітами**.

**Глікофіти** зростають лише на незасолених ґрунтах, оскільки навіть за слабого засолення їхній ріст різко пригнічується і вони гинуть.

Слід пам'ятати, що в природі завжди існують різні перехідні форми від однієї екологічної групи рослин до іншої.

## **9. Адаптація рослин до несприятливих умов навколишнього середовища.**

### **9.1 Типи адаптацій**

Адаптація – це сукупність морфофізіологічних, поведінкових, популяційних та інших особливостей виду, що забезпечують можливість специфічного способу життя в певних умовах довкілля. Сукупність способів адаптації надає будові та життєдіяльності організмів рис доцільності. Адаптацією називають сам процес формування пристосувань організмів до умов існування. Вони виробляються на всіх рівнях організації живої матерії – від молекулярного до біогеоценотичного під впливом основних факторів органічної еволюції – мінливості, спадковості чи штучного добору. Розрізняють генетичну адаптацію, морфологічну, фізіолого-біохімічну, аклімацію, акліматизацію та швидку адаптацію.

**Генетична** адаптація відбувається протягом багатьох поколінь, упродовж яких використовуються всі можливі стратегії пристосування, в тому числі й мутації. Інші типи адаптації проявляються лише на рівні фенотипу, тобто пристосування організму відбувається в межах інформації, яка зберігається та реалізується генотипом.

Для рослинних організмів типовими є аклімація та акліматизація.

**Аклімація** – це пристосування організму до штучно створених умов, які контролюються, наприклад, у фітотроні.

**Акліматизація** – це пристосування організмів до нових умов існування, в які вони потрапляють природним шляхом, або, частіше, переносяться навмисно чи випадково людиною. Вона забезпечує пристосування для кліматичних, фізико-хімічних і ґрунтових умов нового середовища та до нових біоценозів. Це пристосування відбувається або лише внаслідок неспадкових змін норми реакції організму, обміну речовин, або під впливом природного добору шляхом зміни генетичної структури виду. Розрізняють кілька ступенів акліматизації:

- здатність деяких однорічних тропічних рослин (баклажани, червоний перець) розвиватися і плодоносити в культурі;
- здатність переселених рослин жити постійно в нових природних умовах за ретельного догляду (магнолії, катальпа в дендраріях);
- здатність рослин (клен червоний, чорнобривець амурський) розвиватись і розмножуватися за нових умов не гірше, ніж місцеві форми;
- здатність акліматизованого виду швидше розмножуватися у новому місці проживання, аж до витіснення місцевих форм (елодея).

**Морфологічна** адаптація – пристосування, які виникають на рівні клітини. тканини й цілісного організму і забезпечують існування їх у мінливих умовах довкілля.

**Фізіолого – біохімічна** адаптація проявляється в зміні хімічного складу, інтенсивності фізіологічних процесів та їхньої стійкості.

**Швидка адаптація** – пристосування, не пов'язане зі змінами в експресії генів або значною перебудовою клітинних структур. Змінюється лише конформація деяких макромолекул, рівень активності ферментів, характер їхньої дії, спостерігаються зміни біоенергетики, рН, концентрації йонів у клітинних компарментах. Цей вид пристосувань спричинює зміну спрямованості й інтенсивності дії багатьох функціональних систем клітини.

Адаптації непостійні, оскільки змінюються в процесі історичного розвитку окремих видів залежно від змін інтенсивності дії екологічних факторів. У цілому біологічна адаптація – це видоспецифічна спадкова пристосованість організмів до умов існування, яка формується в ході еволюційного процесу і виявляється в пристосованості всіх особин даного виду до певних конкретних умов довкілля.

## 9.2. Посухо – та жаростійкість

За характером адаптації до водного стресу рослини поділяють на три групи:

-ефемери, які уникають негативного впливу водного дефіциту, вегетують лише короткий період, посуху витримують у стані спокою;

- посухостійкі, здатні використовувати запаси води з глибоких горизонтів ґрунту, або запаси води в самих рослинах типу ксерофітів;
- посухостійкі, які не втрачають життєдіяльності за значних втрат води.

Водний стрес відбувається у рослині тоді, коли транспірація суттєво перевищує поглинення води коренем.

Виділено дві великі групи видів, які відрізняються за витривалістю до посухи. Це **пойкілогідрові** рослини, не здатні регулювати свій водний режим, та **гомеогідрові**, здатні до певної міри підтримувати оводненість при водному дефіциті.

Найчутливішим до нестачі води є ріст клітин, менш чутливі – синтетичні процеси, зокрема синтез білків.

Реакція мезофітів на посуху має двофазний характер. Нетривала посуха спричинює зниження в'язкості цитоплазми, тоді як більшість фізіологічних функцій інтенсифікується на фоні сповільнених ростових процесів. Ці зміни, ймовірно, пов'язані з адаптаційними перебудовами метаболізму та структури протопласта, що сприяє виживанню в умовах стресу. Тривала та сильна посуха зумовлює деградаційні зміни, і вся направленість обміну речовин зміщується в бік розпадань та окислення. За даними Т.М.Пустовойтової та В.М.Жолкевича, посуха на різних її фазах спричинює низку змін у рослинному організмі.

На першій фазі відбуваються структурно – метаболічні перебудови, які забезпечують виживання рослин у стресових умовах.

З початком другої фази порушуються ріст, процеси трансформації енергії у фізіологічних реакціях. Поступово зміщується обмін речовин у бік розпадань й окислення важливих біологічно – активних речовин, знижується енергетична ефективність дихання.

Слід зазначити, що універсальної, однотипової фізіологічної реакції на водний дефіцит чи перегрівання немає. Реакції на стресові умови спричинюють не лише зміни в рості, а й у фотосинтезі, диханні, а також на молекулярному рівні, зокрема мембранну регуляцію. Водний стрес порушує рідинно – кристалічну структуру полярних ліпідів тилакоїдних мембран хлоропластів, зменшує її в'язкість. У період дії стресового фактора – підвищується вміст жирних кислот, знижується вміст фосфоліпідів, спостерігається перехід їх у стан гелю.

Отож, посухостійкість – це здатність рослин переносити значне обезводнення клітин, тканин, органів, а також перегрів. До найбільш посухостійких рослин відносяться ксерофіти та мезофіти, які мешкають у сухому та жаркому кліматі. Посухостійкість знижується при формуванні у рослин генеративних органів.

**Посуха** – несприятливе сполучення метеорологічних умов, при яких не забезпечується потреба рослин у воді. Відрізняють ґрунтову та повітряну (атмосферу) посуху. Ґрунтова посуха – відсутність опадів на протязі тривалого часу, випарювання з поверхні і транспірація, сильні

вітри, в підсумку – висушування шару ґрунту, де мешкають корені. При цьому вологість повітря буває пониженою.

Повітряна або атмосферна посуха – це суховії, тобто посування маси сухого й нагрітого повітря.

За будь – якої форми посухи ріст рослин пригнічується, затримується, може зупинитися зовсім, зменшується поверхня, розміри листків і, як підсумок – зниження врожаю.

Під впливом обезводнення синтетичні процеси послаблюються, підсилюються гідролітичні, тобто переважає розклад білків, змінюється колоїдний стан цитоплазми, йде розклад вуглеводів до гексоз, які є матеріальним субстратом дихання; тобто порушується енергетичний обмін у результаті послаблення фосфорилування. Отож, посухостійкість – це здатність рослин переносити посуху з найменшим збитком, з найменшим зниженням врожаю.

У рослин як би автоматично спрацьовує ряд механізмів, які захищають її від посухи. Так при нестачі вологи в ґрунті автоматично закриваються продихи, це зменшує транспірацію.

У другій половині ХІХ і на початку ХХ століття в науці панувала загальноновизнана концепція німецького фізіолога І.Шимпера, за якою між посухостійкістю та інтенсивністю транспірації існує певна залежність: чим нижче транспірація, тим вище посухостійкість. Однак, цей критерій І.Шимпера прикладений тільки до однієї групи ксерофітів – сукулентів.

Максимов Н.А. – російський фізіолог вважає, що основною ознакою посухостійкості є здатність рослин переносити тимчасове в'янення без особливих втрат, без різкого зниження врожайності. Він обґрунтував свої погляди дослідженнями, результати яких показали, що верхні листки менш страждають від посухи, так як вони відтягують воду від нижніх, довше зберігають здібність до синтезу. Вони також відтягують із нижнього листя і розчинені поживні речовини, які утворюються там в процесі гідролізу. Процеси гідролізу тут переважають над процесами синтезу. Верхнє листя може відтягувати воду і поживні речовини також із органів плодоношення, які розвиваються, і в критичний період утворення генеративних органів посуха призводить до загибелі зачатків насіння, до недорозвитку андроцею, до пустоколосиці, пізніше, при наливі зернини – до „запалу” зерна.

При обезводненні рослинних тканин змінюється спрямованість дії ферментів в сторону гідролізу. Ріст рослин призупиняється, затримується і навіть після відновлення водопостачання синтетична спрямованість ферментів поступово відновлюється.

Як підвищити, підсилити посухостійкість рослин, що сприяє цьому? В процесі філогенезу основна роль належить недостатній водозабезпеченості. В онтогенезі посухостійкість формують загартуванням рослин (проростки замочують і висушують). Мінеральні

добрива (фосфорні, калійні, цинкові, мідні) також підвищують посухостійкість. Але, азотні добрива, особливо в великих кількостях, знижують посухостійкість.

Розчини вуглеводів при інфільтрації в тканини листків також значно підвищують посухостійкість (частково стійкість до високих температур). Вони ніби „консервують” структуру мітохондрій, вона стає нечутливою до теплового впливу і зберігають свою основну функцію – процес дихання та окислювальне фосфоритування.

Посухостійкі сорти при значному водному дефіциті відрізняються тим, що ферменти їх працюють на синтез. Вони володіють більш високим порогом коагуляції білків, інтенсивним накопиченням сухої речовини, і більш стійкою до несприятливих умов пігментною системою. Це і є фізіологічна природа посухостійкості.

Одним із факторів несприятливого впливу посухи на рослинний організм є висока температура.

Тепловий режим докілья істотно впливає на метаболізм, ріст, розвиток і продуктивність рослин. Жаростійкість рослин зумовлена здатністю цитоплазми витримувати екстремальні температури, а також ефективністю захисних механізмів, які відвертають або сповільнюють розвиток пошкоджень. Нормально фізіологічні функції рослин пригнічуються при температурі 40°C і вище, у рослин відбувається відмирання клітин, такі температури спричиняють руйнування білково-ліпідного комплексу плазмалем цитоплазми, осмотичні властивості клітин втрачаються. Однак, є деякі види, які переносять достатньо високі температури. Так, у гарячих гейзерах з температурою води до 90°C живуть синьо-зелені водорості. Із вищих квіткових рослин жаростійкими є сукуленти. Деякі кактуси, товстянкові витримують нагрівання сонячним промінням до 55 - 65°C. Високою жаростійкістю володіють такі культурні рослини: бавовна, кукурудза, сорго, просо, рицина, кавуни, рис та інші. Це теплолюбні рослини південних широт.

Здатність рослин переносити високі температури зумовлена і морфологічно і фізіологічно. Так жаростійкість сукулентів обумовлена підвищеною в'язкістю цитоплазми, великим вмістом зв'язаної води в клітинах та зниженим обміном речовин. Інші рослини – ксерофіти та мезофіти переносять високу температуру внаслідок високої інтенсивності транспірації, яка знижує температуру листків. До того ж підвищена в'язкість цитоплазми та напружений синтез білка підсилює жаростійкість. В період утворення генеративних органів рослини стають уразливішими для високих температур; їх жаростійкість у цей період знижується.

### 9.3 Холодо- та морозостійкість. Загартування рослин.

Рослинний покрив більшості території земної кулі (помірні та арктичні області, високогір'я) щороку впродовж декількох місяців зазнає впливу низьких температур. Крім того, в окремих районах навіть у теплий період року рослини можуть зазнавати короткочасну дію знижених температур (нічні та ранкові заморозки).

Заморозки – це короткочасні зниження температури приземного шару повітря та поверхні ґрунту до  $0^{\circ}\text{C}$  і нижче в теплу пору року підчас вегетаційного періоду рослин. Особливо небезпечні пізні весняні заморозки, які виникають після тривалої теплої погоди, коли відбувається інтенсивна вегетація рослин.

Географічне розповсюдження різних видів рослин тісно пов'язане з температурним фактором.

Відомо, що рослини тропічного поясу не здатні витримувати навіть незначні зниження температури до  $10^{\circ}\text{C}$  -  $12^{\circ}\text{C}$ . Температурні інтервали, за яких можливе існування різних організмів, досить значні. Найвищі температури зареєстровані для бактерій ( $88^{\circ}\text{C}$ ) та синьо-зелених водоростей з гарячих джерел ( $85^{\circ}\text{C}$ ). Поряд із термофільними організмами, в районі Якутії, де температура знижується до  $-68^{\circ}\text{C}$ , флора нараховує близько 200 видів.

За положенням температурних кардинальних точок рослини поділяють на **термофільні** та **фригофільні**. Перші – теплолюбні, другі – холодостійкі, ростуть за значно нижчих температур.

Здатність теплолюбних рослин без шкоди для їхнього розвитку витримувати тривалий вплив низьких плюсових температур називають **холодостійкістю**, тоді як здатність витримувати температури нижче  $0^{\circ}\text{C}$  – **морозостійкістю**. Рослини північних районів і значна кількість рослин помірної зони є цілком холодостійкими. Рослини південних районів мають неоднакову холодостійкість, причому ті, що походять із жаркіших регіонів, характеризуються меншою холодостійкістю, ніж ті, філогенез яких відбувається при дещо нижчих температурах.

Холодостійкість рослин визначається певним напрямком обміну речовин, що забезпечує нормальний перебіг фізіологічних процесів.

Позитивні низькі температури порушують обмін нуклеїнових кислот і білків, порушують проникність цитоплазми і змінюють обмін речовин зі зміною температури довкілля (від низької до підвищеної). Вважають, що в живій тканині рослин в умовах низької температури (близько  $1^{\circ}\text{C}$ ) накопичується особливі речовини – біогенні стимулятори, які мають цілющі властивості, їх природа ще не вивчена. До того ж дослідження показали, що при несприятливих умовах в тканинах рослин

накопичуються речовини, які в незначних кількостях стимулюють, а в великих – отруюють протопласт клітин.

Підвищується холодостійкість рослин з внесенням калійних добрив, при доброму освітленні рослин і при підвищеній вологості повітря, а також при загартуванні насіння, яке проростає.

Щеплення теплолюбних рослин на холодостійкі підвої теж сприяє підвищенню холодостійкості.

**Морозостійкість** – це здібність рослин переносити температуру нижче 0°C. Різні рослини переносять зимові умови, перебуваючи у різному стані. У однорічних рослин зимує насіння, воно нечутливе до морозів; у багаторічних зимують, захищені шаром землі та снігу, бульби, цибулини, кореневища. У озимих однорічних та у деревинних і чагарникових порід тканини взимку можуть промерзнути наскрізь, але рослини при цьому не гинуть, тобто ці рослини володіють високою морозостійкістю.

Загибель рослини від морозу відбувається при обезводненні протопласту клітин внаслідок втрати води через замерзання. Тривалий час панувала думка в науці, що рослина гине внаслідок утворення кристаликів льоду в клітинах або в міжклітинниках. Однак, встановлено, що лід утворюється головним чином в міжклітинниках і клітинні оболонки залишаються непошкоджені. Але лід в міжклітинниках відтягує воду із протопласту і тому відбувається коагуляція протопласту. Крім того, на протопласт тиснуть з усіх сторін кристали льоду міжклітинників, які утворюються і ростуть. У зв'язку з цим настає незворотна денатурація колоїдів протопласту, що призводить до загибелі клітин та тканин. Якщо льоду утворюється небагато, то після його відтанення рослина може залишитися живою. При низьких температурах, у випадку без утворення льоду, тобто переохолодження рослина переносить без шкоди, а при тих же температурах з утворенням льоду – гине.

Не всі рослини однаково реагують на утворення льоду в тканинах. Так, бульби картоплі, жоржини гинуть зразу ж; капуста, цибуля переносять помірно промерзання. Рослини Північних широт, озимі злаки (жито, пшениця) витримують понижені температури до -15°C – -20°C. Ще більш витривалими являються зимуючі бруньки листяних та голки хвойних рослин.

Нечутливість до морозів досягається певними змінами в клітинах. В зимуючих бруньках, вузлах кушіння злаків накопичується цукор; крохмалю там немає. Цукри захищають білкові сполуки від коагуляції при виморожуванні, вони являються захисними речовинами. При достатку цукру в клітинах підвищуються водоутримуючі сили колоїдів протопласту, збільшується кількість міцно зв'язної води і зменшується вміст вільної води. А зв'язана з колоїдами вода при морозах не перетворюється на лід. У деяких рослин (деревинних порід) в паренхімі



вуглеводи перетворюються в жири та ліпоїди і накопичуються; вони не замерзають і захищають корову паренхіму від морозу. До того ж білки, частково гідролізуючись, переходять в амінокислоти, які при замерзанні менше підлягають денатурації.

Сучасне вчення про морозостійкість ґрунтується на тому, що ця властивість формується в процесі онтогенезу під впливом довкілля у відповідності з генотипом, зв'язана з явищем спокою і не являється постійним. У вегетуючих рослин вимерзають ростучі органи та ті, що закінчили ріст. Витривалість рослин до низьких температур у цей період незначна. Стійкість до низьких температур залежить від стану плазмолемних клітин, обміну речовин та маси цитоплазми. В клітині раніше за все гинуть від морозу внутрішні шари протоплазми. Плазмолема здатна до швидкого новоутворення за рахунок останньої маси цитоплазми, вона більш стійка до низьких температур. Але клітини слабо загартовані слабше відновлюють плазмолему.

### **Теорія І.І. Туманова про загартування рослин**

Неоднакова морозостійкість значною мірою залежить від того, в якому стані рослини вступають у зимівлю. Згідно з теорією І.І. Туманова, рослини проходять три етапи підготовки до зимівлі: перехід до стану спокою та дві стадії загартування. За першої стадії спостерігається зменшення вмісту ауксину та гібереліну і збільшення абсцизової кислоти.

Перша стадія загартування озимих злаків відбувається на світлі при температурі від  $+5^{\circ}\text{C}$  ...  $-5^{\circ}\text{C}$  протягом кількох днів, а деревних порід упродовж кількох тижнів.

На фоні поступового припинення ростових процесів метаболізм та ультраструктура цитоплазми змінюються головним чином за рахунок нагромадження розчинних вуглеводів, трансформації ферментів і мембранних білків.

Друга стадія загартування відбувається при поступовому зниженні температури до  $-10^{\circ}\text{C}$  ...  $-15^{\circ}\text{C}$  і нижче, внаслідок чого стабілізується структура цитоплазми, вода стікає до позаклітинного льоду, а клітини витримують дегідратацію макромолекул і мембранних структур.

Отже, найчутливіші до низьких температур – біологічні мембрани, причому серед молекулярних компонентів їхні білкові комплекси є найстійкішими. Глюкопротеїди та гліколіпіди займають проміжне положення, а ліпіди – найчутливіші до зниження температур.

Процеси адаптації та стійкості до низьких температур значною мірою зумовлені модифікаціями ліпідів мембран.

Висока морозостійкість у рослин спостерігається в результаті довготривалої та складної підготовки до зими в процесі загартування. Це по суті є процесом реалізації прихованої раніше генотипової ознаки – потенційної здатності підвищувати морозостійкість.

Пристосування рослинного організму до температурного фактора в процесі онтогенезу називають онтогенетичною адаптацією до низьких (або високих) температур.

#### 9.4 Солестійкість

Близько  $9 \cdot 10^8$  га всіх земель на планеті характеризуються підвищеним вмістом солей. Проблема солестійкості надзвичайно актуальна і для нашої країни, адже більшість зрошуваних земель, особливо Півдня України, зазнають засолення. За уявленнями Б.П.Строганова, поняття солестійкість слід розділити на хлоридостійкість, сульфатостійкість, карбонатостійкість тощо, тобто єдиної солестійкості не існує. По реакції на засолення ґрунту розрізняють галофіти та глікофіти.

Галофіти – рослини засолених місць мешкання. Для багатьох представників галофітної флори вміст солей у ґрунті 2%...3% нешкідливий. Більш того, відсутність певної кількості солей у ньому негативно відбивається на рості та розвитку таких рослин. Галофіти легко переносять високий осмотичний тиск засоленого ґрунтового розчину.

У одних груп галофітів високий осмотичний тиск створюється в основному за рахунок органічних речовин, зокрема вуглеводів, наприклад у полину приморського; у других осмотичний тиск обумовлюється накопиченням мінеральних солей, як у солероса.

Глікофіти – рослин прісних ґрунтів, це і культурні рослини. Вміст солей у ґрунті 0,5% діє на них негативно. Малостійкі до вмісту солей у ґрунті льон, гречка, овес. Існують рослини з проміжними властивостями, їх називають факультативні галофіти (сорго, соняшник, бавовна, люцерна, кавун, томат тощо). На засолених ґрунтах у глікофітів зменшується надходження води, змінюється водообмін, мінеральний склад, фотосинтетична активність і спрямованість обміну речовин. Деякі солі лише обезводнюють протопласт клітин, другі діють токсично. Це свідчить про те, що функціональна діяльність клітин залежить від йонів. Під впливом надмірної кількості солей в рослинах утворюються та накопичуються проміжні продукти обміну, які не властиві нормально функціонуючому рослинному організму. Вони виконують захисні функції, сприяючи виконанню захисно-приспосувальних реакцій. Це – вуглеводи, органічні кислоти, амідні кислот, амінокислоти, нуклеїнові кислоти, білки. Другі проміжні продукти діють токсично. Порушення азотного обміну приводить до зміни ультраструктури органел клітини, нормативним змінам та самоотруєнню клітин.

Основний вихід боротьби з засоленням ґрунтів – меліорація, тобто промивання ґрунту, звільнення його від помірного вмісту солей. Однак рішення багатьох питань боротьби з засоленням тісно пов'язане з проблемою солестійкості рослин.

## 9.5 Газостійкість

Надходження в атмосферу токсичних газів антропогенного походження істотно впливає на рослинний організм.

Газостійкість – це здатність рослини зберігати свою життєдіяльність за негативного впливу шкідливих газів. На ступінь газостійкості рослин впливають фізико-географічні та метеорологічні умови. Рослини не мають системи адаптації до шкідливих газів, виробленої у ході еволюції, тому здібність протистояти шкідливій дії газів засновується на механізмах стійкості їх до інших несприятливих факторів. Це пов'язано з тим, що сучасна флора формувалася в умовах, при яких вміст шкідливих газів (внаслідок вулканічної діяльності, пожеж, хімічних процесів) в атмосферному повітрі було дуже мало. Цей склад повітря сформувався бдизько 1 млрд років тому як слідство життєдіяльності автотрофів. Певно, звільнення первинної атмосфери Землі від аміаку, сірководню, метану, оксиду вуглецю та інших активно здійснювали рослини-автотрофи протерозойської та палеозойської ер, які повинні були володіти механізмами газостійкості. Але при збільшенні кисню в атмосфері та зменшенні вмісту в ній шкідливих газів ці механізми були втрачені.

Забруднення атмосфери, пов'язане з розширенням виробничої діяльності людини, зростає в таких катастрофічних масштабах, що система авторегуляції біосфери не справляється з його очисткою. В результаті різних видів діяльності людини в повітря виділяються більш як 200 різних компонентів. Це – газоподібні сполуки  $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{CO}$ , сполуки фтору, а також тверді часточки сажі, попелу, пилу, які місять токсичні оксиди свинцю, селену, цинку тощо. В промислово розвинутих країнах на 52,6% повітря забруднене діяльністю транспорту, на 18% – паливними системами, на 17% – промисловими процесами та на 1,9% і 9,5% – за рахунок згорання сміття та інших процесів відповідно.

Забруднюючі атмосферне повітря компоненти за величиною частинок, швидкістю осідання під дією сили тяжіння та електромагнітним спектром підрозділяються на: пил, пару, туман, дим.

Гази та пари, легко проникаючи у тканини рослин через продихи, можуть безпосередньо впливати на обмін речовин в клітинах, вступаючи в хімічну взаємодію вже на рівні клітинних стінок та мембран. Пил, який осідає на поверхню рослин, закупорює продихи. Цим він погіршує газообмін в листках, утруднює поглинання світла, порушує водний режим.

За зменшенням токсичної дії на рослину гази можна розташувати у такому порядку:

- $\text{F}_2 > \text{Cl}_2 > \text{NO} > \text{CO} > \text{CO}_2$ , або
- $\text{Cl}_2 > \text{SO}_2 > \text{NH}_3 > \text{HCN} > \text{H}_2\text{S}$ .

Найсильніше гази впливають на процеси в листках.

Побічний ефект забруднення атмосфери проявляється через ґрунт, де гази впливають на мікрофлору, ґрунтовий поглинаючий комплекс та корені рослин.

Кислі гази та кислі дощі порушують водний режим тканин, призводять до окислення цитоплазми клітин, зміні роботи транспортних систем мембран, накопиченню Ca, Zn, Pb, Cu. В цих умовах інтенсивність фотосинтезу знижується із-за порушення мембран хлоропластів. Крім того, на світлі швидко руйнується хлорофіл а і каротин, менше – хлорофіл в і ксантофіл. Особливо несприятливо на пігментну систему хлоропластів діють SO<sub>2</sub> і Cl<sub>2</sub>; аміак же зменшує вміст каротину і ксантофілу, мало впливаючи на хлорофіли.

Дихання в умовах забруднення атмосфери, як правило, спочатку зростає, а потім знижується по мірі розвитку пошкоджень. Усі ці зміни порушують ріст рослин, прискорюють процеси старіння в них. Дуже сильно страждають від кислих газів хвойні породи. Тривала дія кислих газів значно змінює фітоценози, відбувається втрата лісних порід, розвиток трав'янистих бур'янів. У листяних порід кислі гази спричиняють зменшення розмірів і кількості листків, в них появляються риси ксероморфності. За характером реакції на наявність токсичних газів розрізняють газочутливість та газостійкість. Газочутливість – це швидкість та ступінь проявлення патологічних процесів під впливом газів. Газостійкі організми здатні контролювати надходження газів з участю продигового апарату, вони забезпечують буферність цитоплазми та її йонний баланс, а також здійснюють детоксикацію в організмі шкідливих газів.

Регуляція поглинання газів визначається перш за все чутливістю продихів до газів; під їх впливом (особливо SO<sub>2</sub>) газостійкі види швидко закривають продихи. Стійкість до токсичних газів може бути пов'язана і з рівнем катіонів в клітині (K<sup>+</sup>, Ca<sup>++</sup>, Na<sup>+</sup>), здібних нейтралізувати ангідриди кислот. Звично рослини, стійкі до посухи, засоленню та до інших стресів, мають і більш високу газостійкість, можливо, із-за здібності регулювати водний режим та йонний склад. На це вказує підсилення сірчистим газом ознак ксероморфності листків, а хлором – ознак сукулентності. Перевірка газостійкості (по SO<sub>2</sub>) великої кількості видів рослин, дозволила розділити їх на три групи: стійкі, середньо стійкі, нестійкі. Найстійкіші до SO<sub>2</sub> деревинні породи (клен, лох, в'яз, жимолость) виявилися стійкими і до хлору, фтору, діоксиду азоту.

Газостійкість рослин підвищується за оптимізацією мінерального живлення і загартування сім'яного матеріалу. Хоч забруднення атмосферного повітря наносить великий збиток рослинності, саме рослини являють собою потужний фактор, який очищує атмосферу.

## 9.6 Стійкість до хвороб

Рослини часто бувають вражені хворобами: вірусними (мозаїчна хвороба тютюну), бактеріальними (різного типу загнивання, пухлини), грибними (головня, іржа), паразитарними (гомози, хлорози).

Який же механізм проникнення паразита у тканину рослини-хазяїна?

Перший етап – проростання спор. Спори паразитів, збудників хвороб знаходяться у будь-якому середовищі. Але ж не в кожную рослину вони проникають. Якщо тканини рослин виділяють хоч мінімальну кількість рідини у навколишнє середовище (це так названа інфекційна крапля), то спора в цій рідині проростає, її проростки за допомогою особливих присосок прикріплюються до поверхні рослини.

Другий етап – ріст гіф всередині рослини; в залежності від товщини клітинних стінок рослини та характеру оболонки клітин паразита.

Третій етап – встановлення фізіологічної взаємодії між інфекційною гіфою і цитоплазмою рослинної клітини. Якщо рослина володіє достатніми засобами захисту проти патогенного мікроорганізму, то вона переможе; у супротивному випадку відбувається зараження.

Для стійких форм рослин при зараженні їх патогенними мікробами у цитоплазмі утворюються і накопичуються темнозбарвлені продукти окислення фенолів, ними просякнутий увесь вміст клітини і оболонка. Така рослинна клітина частково захищена. Якщо гіф все-таки проникає у клітину, відбувається швидкий некроз (відмирання) клітинного протопласту разом з гіфою. Гине одна клітина і інфекція не розповсюджується.

У нестійких форм розповсюджується інфекція на сусідні клітини, тканини, органи і рослину в цілому, що приводить її до загибелі.

Гідролітичні ферменти патогенних мікробів приводять до розкладу речовин рослини-хазяїна і використовують ці речовини для живлення міцелою. Отож, у стійких форм рослин активність окислювальних ферментів висока і пригнічує активність гідролітичних ферментів мікробів, а також знешкоджує токсини, які виробляють мікроби, до нейтральних продуктів. Окислювальні ферменти сприяють відтворенню пошкоджених тканин та покровів, а це забезпечує механічну перепону на шляху проникнення інфекції. Стан рослини, умови довкілля взаємозв'язані із ступенем ураження рослини патогенними мікробами.

Стійкість рослин до хвороб – це здатність рослини застерігати, стримати їхній розвиток. Стійкість характеризує опірність рослин або ступінь ураження патогеном.

Стійкість рослин до хвороб називають **імунітет**. Він буває абсолютний та відносний. Абсолютний імунітет – це повна стійкість до даної хвороби (пшениці до пильної головні вівса). Відносний – часткове

ураження залежно від умов середовища. Існують фізіологічні показники, які обумовлюють стійкість рослин до збудника. Це – різний характер продихових посувань, кислотність клітинного соку, активність окислювальних ферментів, характер обміну речовин, ступінь проникності цитоплазми.

В рослинах часто накопичуються особливі хімічні речовини, які обумовлюють стійкість рослини до хвороб. Ці речовини відносяться до глікозидів, алкалоїдів, фенольних сполук. Така стійкість рослин називається хімічною (антибіотики, фітонциди).

Отож, відрізняють три види стійкості рослин до інфекцій:

- анатомо-морфологічна (велика щільність структур тканин, товщина клітинної оболонки, дрібні міжклітинники);
- фізіологічна;
- хімічна.

Стійкість до хвороб залежить від факторів довкілля. Це – температура повітря та ґрунту, світло, вологість повітря і ґрунту, мінеральне живлення.

Підвищують стійкість рослин до хвороб мінеральні добрива (фосфорні, калійні), а також внесені в ґрунт мікроелементи.

## 10 Ріст та розвиток рослин

Для характеристики життєвого циклу рослин користуються термінами ріст та розвиток, онтогенез.

**Онтогенезом** називають індивідуальний розвиток організму від зиготи (або вегетативного зачатку) до натуральної смерті. В процесі онтогенезу реалізується спадкова інформація організму (генотип) в конкретних умовах зовнішнього середовища, в результаті чого формується фенотип, тобто сукупність усіх ознак і властивостей даного індивідуального організму.

**Розвиток** – це якісні зміни в структурі і функціональній активності рослини та її частин (органів, тканин і клітин) в процесі онтогенезу. Виникнення якісних відзнак між клітинами, тканинами, органами одержало назву диференціювання. В поняття „розвиток” входять також і вікові зміни. Отож, під розвитком розуміють якісні фізіологічні, біохімічні, морфологічні зміни при новоутворенні елементів структури організму, які обумовлюють проходження рослиною певних етапів життєвого циклу – онтогенезу: молодості, статевої зрілості, розмноження, старіння та відмирання. Ці етапи ще називають: 1) ембріональний; 2) ювенальний (молодість); 3) репродуктивний (зрілість); 4) старість.

**Ріст** – це інтегральний процес і є результатом функціональної діяльності органів і рослинного організму в цілому. Під ростом розуміють незворотне збільшення лінійних розмірів, поверхні, об’єму, маси

рослинного організму, новоутворення структур цитоплазми (хлоропластів, мітохондрій та ін.), яке відбувається в клітинах.

Життєвий цикл рослин складається із двох періодів – вегетативного та репродуктивного. На протязі першого періоду інтенсивно утворюється вегетативна маса, натужно росте коренева система, відбувається кушіння та розгалуження, закладаються органи квітки. Репродуктивний період включає цвітіння та плодоношення. Після цвітіння у значній мірі змінюється характер фізіологічних та біохімічних процесів, зменшується вологість вегетативних органів, різко знижується вміст азоту в листках, відбувається відтік пластичних речовин до їх умістищ, припиняється ріст стебел у висоту.

**Фази росту та їх особливості.** Кожна клітина вищої рослини у процесі розвитку проходить окремі фази, які відрізняються певним обміном речовин. Спочатку спостерігається фаза ембріонального росту, потім фаза розтягу і, нарешті, настає фаза внутрішньої диференціації.

В ембріональній фазі всі клітини однаково заповнені цитоплазмою, мають крупне ядро, тоненькі целюлозні оболонки, вакуолей немає. Всі клітини діляться за мітозом. В наступній фазі – розтягнення клітин – з'являються вакуолі, починається розтягнення клітинної оболонки, клітини витягуються в декілька десятків раз у порівнянні з попередньою фазою. Тобто клітини ембріональної зони поступово переходять в клітини, які знаходяться у зоні розтягу. А далі починається зона, в якій клітини переходять внутрішню диференціацію. За цими зонами розташовані елементи постійних тканин, які вже закінчили свій ріст. В ростовій верхівці стебла або в кінчиках ростучого корінця, тобто в апікальних точках росту рослин добре виявлені ці зони або фази росту клітин.

В фазі розтягу клітини меристеми припиняють ділення, збільшуються в об'ємі, з'являються вакуолі, заповнені клітинним соком. Спочатку вакуолей багато, а потім вони зливаються в одну центральну вакуолю. Ріст клітин відбувається у результаті сильного розтягу і накопичення значної кількості води в вакуолях, оболонка при цьому не стає тоншою внаслідок новоутворення целюлози. Однак помітного потовщення оболонки теж не спостерігається.

Збільшення розмірів багатоклітинної рослини обумовлене виключно ростом клітин у фазі розтягу. Ріст клітин у цій фазі стимулюється ауксинами.

Перетворення ембріональної клітини в спеціалізовану називають диференціацією. Із меристематичних клітин утворюються клітини постійних тканин: палісадних, паренхимних, ситовидних трубок, склеренхимних волоконцець тощо.

**Типи росту органів рослин.** Ріст вищої багатоклітинної рослини складається із процесів ділення клітин, їх росту, утворення нових органів і

тканин. У дуже молодих рослин здібні рости усі клітини. Пізніше ростові процеси локалізуються у визначних частинах рослин, частіше у верхівках стебла і кореня – апікальний тип росту, а в органах, які ростуть у товщину, ще і в циліндричній зоні (камбій з молодими клітинами луба і деревини).

У багаторічних рослин стебла і корені здібні до необмеженого росту. Ріст листків завжди обмежений; спочатку ростуть усі клітини, а потім лише основа – базальний тип росту. У злакових рослин відрізняють інтеркалярний тип росту соломини. Зони росту при цьому типі розташовані над кожним вузлом – місцем прикріплення листа.

### 10.1 Вплив абіотичних екологічних факторів на ріст рослин

На ріст рослин впливають багато факторів зовнішнього середовища. Раніш за все це фізичні фактори: світло (його інтенсивність, якість, тривалість та періодичність), температура (величина та періодичність), сила тяжіння, газовий склад, магнітне поле, вологість, поживні речовини (мінеральні та органічні) і механічне діяння (наприклад, вітер).

**Світло** чинить суттєвий вплив на ріст рослини, однак, більшість з них хоч і не довго, але можуть рости у темряві. При цьому у них з'являється цілий ряд морфологічних особливостей, що відрізняють їх від рослин, які виростили на світлі. Такі рослини називають етіологованими. У них видовжені міжвузля, листові пластинки недорозвинуті, слабо розвинуті механічні тканини та продихи. Рослини позбавлені хлорофілу і мають блідо-зелений колір за присутності каротиноїдів.

Існує погляд, що світло пригнічує ріст рослини взагалі. В дійсності він обмежує тільки фазу розтягу клітин та прискорює перехід їх до диференціації. Відомо, що світло є необхідним фактором для біосинтезу рослиною біополімерів та інших органічних речовин, складаючих матеріальну основу, без якої неможливе новоутворення структур клітини та збільшення маси рослинного організму.

Формоутворюючі процеси в рослинах відбуваються під впливом визначних променів – синіх та фіолетових.

При червоному світлі рослини набувають вид етіологованих, хоч можуть цвісти та плодоносити. Особливо діє на рослину ультрафіолетове світло. Рослини, які виростили на яскравому освітленні, набувають ксероморфну структуру.

**Температура.** Як і інші процеси ріст рослин залежить від температури. Кожен вид може рости тільки за певних температурних умов. Нижня межа (мінімальна температура) для більшості наших широт дещо вища за 0°C, а для тропічних – близько 10°C, верхня межа досягає 30-35°C, а для деяких нижчих рослин, які живуть в гарячих водних джерелах, 70°C. Одна і та ж рослина реагує на різну температуру



неоднаково. Існують кардинальні точки температур: мінімум, оптимум та максимум.

Температура, оптимальна для ростових процесів, може бути несприятливою для розвитку організму. Відповідно цього відрізняють такі поняття, як „фізіологічний оптимум” і „гармонійний оптимум”. Під першим розуміють умови, які сприяють найсильнішому росту, а під другим – умови, які забезпечують гармонійний та пропорціональний розвиток структури і властивостей рослин. Отже, гармонійний оптимум – це такі температури, які благотворні і для росту, і для розвитку рослин.

**Водний режим.** Процес росту клітин рослин розтягом здійснюється шляхом вакуолізації за надходженням води в клітини. Тому недостатнє постачання клітин водою затримує ріст. Корені здібні рости тільки в достатньо вологому ґрунті. Надземні частини рослин завжди знаходяться в більш сухому повітрі з вологістю 50-70 %. Від втрати води тканини наземних органів захищені кутикулярно-епідермальним шаром. Тому у мезофілі листів пружність водяної пари звичайно не буває нижче 98-99% відносної вологості. За тривалою нестачею води в тканинах фаза розтягу закінчується швидше, що приводить до скорочення стебла і кореня, до зменшення розмірів листків, до їх дрібноклітинності. Нестача води до початку та в період стеблуння злаків особливо гостро знижує врожай.

**Газовий склад.** Для росту рослин необхідна присутність кисню. Але ж короткотермінове зниження на половину його вмісту суттєво не впливає на ріст рослин. Навіть в умовах довгої нестачі кисню в зоні коренів при затопленні ріст продовжується, хоч і повільніше. Це зв'язано з включенням адапційних механізмів, дозволяючих використовувати кисень нітратів, повітряносічних тканин і т.д.

Збиток  $\text{CO}_2$  в атмосферному повітрі приводить до збільшення розтягу клітинних стінок та короткотерміновому посиленню росту тканин. Відомо, що вплив  $\text{CO}_2$  на ріст рослини застосований на здібності знижувати рН клітинних стінок і таким чином індукувати ріст клітин.

**Мінеральне живлення.** На рості рослин благотворно позначається високий вміст у ґрунті мінеральних елементів, особливо азоту. Однак, сприяючі швидкому росту високі концентрації азоту затримують процеси диференціювання, частково при закладці квітів. Високий мінеральний фон приводить до зростання вегетативних органів і необхідний при нарощуванні зеленої маси кормових рослин. Але ж надмірні добрива знижують врожай плодів та зерна.

## 10.2 Періодичність та ритмічність росту рослин

Загальною властивістю росту являється його ритмічність. Ріст рослин не є безперервним процесом. У більшості рослин час від часу наступають періоди різної затримки і навіть майже повного припинення ростових

процесів. У деяких випадках рослинний організм може знаходитись у ростучому стані, а окремі бруньки – у стані спокою (сплячі бруньки). Перехід рослини або окремих його органів у стан спокою перш за все являється пристосуванням до перенесення несприятливих умов. У більшості районів земної кулі спостерігається періодичність у настанні пори року, несприятливої для рослин. Це – періоди низької температури або зниженої вологості. У цих випадках рослина зберігає життєздатність тільки при умовах переходу у стан спокою. Таким чином, перехід рослин до стану спокою зберігає їх від загибелі під впливом морозу або сильної посухи.

Спокій – нормальний фізіологічний стан рослин, і його слід розглядати як закріплене спадкове біологічне пристосування до перенесення неблагоприємних умов тої чи іншої пори року.

Спокій – це такий стан рослини, який характеризується відсутністю ростових явищ, крайнім ступенем пригніченості дихання та зниженням інтенсивності перетворення речовин.

Перехід у стан спокою часто супроводжується втратою (опаданням) окремих органів (листіків) або навіть цілих пагонів. Саме у такому стані багаторічні рослини переживають зимовий період.

Але ж спокій – не тільки захисна реакція проти несприятливих умов. Рослини переходять у стан спокою і при наявності всіх умов, необхідних для росту. Термінова зупинка ростових процесів характерна і для тропічних рослин, які цілий рік знаходяться в сприятливих умовах. Якщо рослина не пройшла період спокою, то подалі темпи росту її знижуються, погіршується плодоношення. Після періоду спокою ріст рослин посилюється. Таким чином, у стані спокою, мабуть, відбуваються певні зміни, які готують наступний ріст. Отже, період спокою – це не тільки пристосування до несприятливих умов, а і необхідна ланка онтогенезу рослин.

Відрізняють спокій вимушений та глибокий. Ці види спокою знаходяться у різній залежності від зовнішніх умов.

**Змушений спокій** викликають несприятливі умови. Зазвичай рослинний організм вступає в змушений спокій при відсутності якого-небудь фактора, необхідного для ростових процесів. Як тільки цей фактор змінюється у сприятливому напрямку, ростові процеси відновлюються. Сухе насіння не проростає до тих пір, поки не буде достатньої кількості води. Деякому насінню для проростання необхідне світло. Весною бруньки не розпускаються доки температура не підніметься до певної межі. Таким чином, рослина або її органи як тільки будуть забезпечені всіма необхідними умовами для росту, легко виходять із змушеного спокою.

**Глибокий спокій** – це той, при якому рослини, або їх органи, не переходять до росту навіть при наявності всіх сприятливих умов. Їз

глибокого спокою рослини виходять тільки по закінченню певних фізіолого-біохімічних змін. Які підготовлюють наступний ріст. Змушений та глибокий спокій можуть співпадати у терміні. Так, у зимовий період дерева знаходяться одночасно у змушеному і глибокому спокої. Якщо гілку дерева перенести у сприятливі умови, то вона не розпуститься. Весною, при створенні сприятливих умов гілка розпуститься, так як у цей період глибокий спокій уже закінчився. Загальною рисою для стану спокою є відсутність видимого росту. Може відбуватися потайний ріст. Спостереження показують, що взимку бруньки декілька збільшуються у розмірах. Поряд із сповільненням росту у період спокою зменшується інтенсивність усіх процесів обміну.

При переході рослини до стану спокою накопичуються запасні поживні речовини на зиму, причому одні їх форми переходять у другі; крохмаль переходить у сахари та жири. Повної зупинки життєвих відправлень немає. Дуже повільно, але все ж таки йде дихання.

У стані глибокого спокою відбувається процес відокремлення протоплазми клітини від клітинної оболонки. Плазмодесми, які з'єднують протоплазму сусідніх клітин одну з одною, втягуються усередину і цитоплазма втрачає зв'язок з оболонкою клітини та сусідніми клітинами. Поверхня цитоплазми у цей час у деревних порід покривається ліпоїдним шаром, ізолюючи плазму від надходження кисню та частково води. Ізольована таким чином цитоплазма погано пропускає воду і не здібна на набухання. Усі діяння, які руйнують ліпоїдний шар, виводять рослину із стану спокою. У трав'янистих рослин роль ліпоїдних шарів виконує багат шарова плазмолема, яка складається із ліпопротеїдів.

Існує цілий ряд заходів, які дають можливість перервати період спокою, так і викликати штучне продовження його.

Ростучі органи рослин здібні до повільного та своєрідного руху, при якому сама рослина займає визначне положення в просторі. У рослин дуже розповсюджені ростові посування, тобто звиви та переміщення ростучих органів. Серед усіх відомих у рослин посувань значне місце займають **тропізми** (tropos - поворот). Це вигин ростучих органів під впливом одностороннього діючого дратівника, яким буває світло, сила земного тяжіння, хімічні речовини, вода. Звідси назва тропізмів – фототропізми, хемотропізми, геліотропізми, геотропізми, гідротропізми. Здібність органів до позитивного або негативного тропізму не являється постійною. Це залежить від інтенсивності дії дратівника.

Відрізняють такі ростові посування, як **таксиси** (taxis – розташування по порядку). Ці посування характерні для одноклітинних організмів – бактерій, зооспор і викликаються односторонньою дією фактора. Таксиси бувають позитивні і негативні.

Слідуючий вид посувань у вищих рослин – **настії**. Ці посування не мають визначної орієнтації згідно дратівника. Стимулом настій служить не

одностороння дія на ростучі органи будь-яких факторів, а зміна їх інтенсивності. Так, при переході від світла до темряви, від холоду до тепла може розкриватися оцвітина (тюльпани). Никтинонастії – посування, викликані зміною довжини дня і ночі. Багато квітів відкриваються вранці і закриваються на ніч, а ночесвітні відкриваються увечері і закриваються вранці (духмяний тютюн, матіола, епотера, ...). Посування, пов'язані зі зміною дня і ночі, називають „сном рослин”.

Відомий такий вид посувань, як **нутації** – коливальні посування верхівок ростучих частин, які описують при цьому більш менш правильне коло. Це явище характерне для стебел звивистих рослин (хміль, тропічні ліани, ловициця, ...). Особини, у яких кругова нутація під впливом одностороннього освітлення виявляються сильнішими, більш життєстійкими; їх проростки швидше пробиваються до світла через покрив тогорічного листя або тріщини у ґрунті.

Нутації відносяться до ростових посувань, які властиві стеблам, квітконосам, кореням, листкам, вусам, столонам та іншим органам вищих рослин, а також спорангієносцям вищих рослин.

### 10.3. Поняття про фітогормони

Фітогормони – це сполуки, які беруть участь у регуляції ростових процесів в рослинах і мають такі загальні властивості:

- синтезуються в одному із органів рослини (молоді листки, бруньки, верхівки коренів та пагонів) і транспортуються до тих місць, де вони активують процеси росту і органогенезу;
- синтезуються і функціонують в рослинах в мікрокількостях;
- викликають в рослинах формативний ефект, їм властиві регуляторні функції.

**Ауксини** – це фітогормони, які синтезуються верхівками (апексами) стебел і коренів та пересуваються в зону розтягу клітин, посилюючи ріст стебел, листків, коренів.

**Гібереліни** синтезуються в листках та пересуваються в усіх напрямках в рослині; при введенні його в незначних дозах у різні сільськогосподарські рослини викликає в них інтенсивний ріст, а також значне збільшення розмірів і маси.

**Цитокініни** – фітогормони, які чинять значний вплив на поділ клітин; утворюються в коренях, звідки з пасокою пересуваються в листки, пагони, бруньки.

**Інгібітори росту** – це сполуки, які пригнічують активність фітогормонів і ріст рослин, сповільнюючи обмін речовин. Синтез фітогормонів пов'язаний з синтезом природних інгібіторів, які регулюють гармонійний розвиток рослин.

## 10.4 Поняття про онтогенез

Життєвий цикл рослинних організмів складається із етапів. Основний критерій переходу від одного етапу до іншого – виникнення зачаткових структур.

Етап індивідуального розвитку (онтогенезу) і пов'язані з ними характерні структури слідуєчі:

- ембріональний – утворення зиготи;
- ювенальний – проростання зародка та утворення вегетативних органів;
- зрілість – появлення зачатків квітів, формування репродуктивних органів;
- розмноження (плодоношення) – однократне чи багатократне утворення плодів;
- старіння – перевага процесів розпаду та малоактивних структур.

На кожному етапі новоутворення елементів структури організму випереджають відповідні фізіологічні та біохімічні процеси та перетворення.

Під індивідуальним розвитком (онтогенезом) розуміють проходження рослинним організмом нормального життєвого циклу – від запліднення яйцеклітини, наступних вегетативних процесів до природної загибелі. Онтогенез являє собою послідовну зміну вказаних вище етапів на протязі життя рослини.

По характеру свого розвитку рослини діляться на однорічні, дворічні та багаторічні, які володіють різними типами онтогенезу. Рослини, які цвітуть і плодоносять один раз в житті, називаються монокарпічними. До них відносяться однорічні рослини, а також деякі багаторічні, наприклад, бамбук, який росте 20-30 років, потім зацвітає і після плодоношення засихає. До монокарпічних відноситься мексиканська агава (*Agava americana*). На батьківщині вона зацвітає віком 8-10 років, а в Європі – в 50 років. Вона викидає суцвіття заввишки 20 м, яке має 1,5 млн. квітів. Після цвітіння надземна частина її засихає і з'являється коренева поросль. Серед монокарпічних рослин зустрічаються багато дворічних (морква, буряк, капуста), які зацвітають після перезимівлі.

Рослини, які цвітуть та плодоносять багато років, називають полікарпічними. Це багаторічні плодові культури, різноманітні кімнатні рослини – примула, бегонія, сенполія... Характерна особливість цих рослин у тому, що вони після плодоношення не гинуть.

Різниця між моно– і полікарпічними рослинами в певній мірі умовна. При зміні довкілля багато монокарпічних стають полікарпічними і навпаки.

## 11 Біосфера як середовище життя

В.І. Вернадський вперше в науковому світі показав біосферу як єдину динамічну систему, керовану життям. Він дав таке визначення біосфери: „Біосфера є оболонкою життя – область існування живої речовини, - це те, що нас оточує, та „природа”, в якій ми живемо”.

Вчений виділив три головних компоненти біосфери:

- живі організми;
- мінеральні речовини, які включені живою речовиною у біогенний кругообіг;
- продукти діяльності живої речовини, які тимчасово не беруть участі у біогенному кругообігу.

Біосфера охоплює частину атмосфери до висоти озонового шару (20..25 км), частину літосфери, кору вивітрювання і всю гідросферу. Нижня межа опускається в середньому на 2-3 км на суші і на 1-2 км нижче дна океанів.

Цілісність біосфери створюється за рахунок взаємодії великих екосистем і компонентів біосфери, які є їхнім довіллям, але являються цілісним утворенням в масштабах земної кулі. За В.І. Вернадським виділяють такі основні типи речовини біосфери, які геологічно взаємозв'язані:

- жива речовина, представлена організмами різних видів;
- біогенна речовина (створена і перероблена живими організмами; наприклад, торф, вугілля, нафта, вапняк);
- нежива речовина (косна), в утворенні якої живі організми не брали участі (гірські породи, мінерали);
- (біокосна) речовина, що утворюється за рахунок взаємодії неживої природи та живої речовини (основним типом такої речовини є ґрунт);
- радіоактивна речовина;
- космічна речовина (метеорити, космічний пил);
- розсіяні атоми.

Центральною ланкою концепції В.І. Вернадського про біосферу є уявлення про живу речовину, яка, на його думку, є величезною геологічною силою. Живі організми – це функція біосфери, яка найчастіше пов'язана з нею і матеріально, і енергетично.

### 11.1 Поняття про живу речовину, її властивості, функції

Жива речовина за В.І. Вернадським, це сукупність усіх живих організмів, що існують на даний момент в біосфері, чисельно відображених в їхньому елементарному космічному складі, вазі, енергії. Вважають, що біосфера налічує близько 2 млн. видів живих організмів,

кожний із яких, своєю чергою, вбирає в себе мільйони і мільярди особин, дисперсно розподілених у просторі.

Діяльність живих організмів і створює різноманіття навколишньої „природи” – біосфери, є гарантією збереження життя на нашій планеті.

Біосфера – саморегульована система, яка наділена властивостями гомеостазу. **Гомеостаз** стосовно біосфери – це здатність сукупності біологічних систем протистояти змінам довкілля і зберігати динамічну відносну постійність свого складу і властивостей.

Жива речовина біосфери здійснює такі функції:

- газову, що здійснюється зеленими рослинами під час фотосинтезу (рослини поглинають  $\text{CO}_2$  і виділяють  $\text{O}_2$ ), бактеріями, які відновлюють азот, водень, сірководень тощо. Завдяки газовій функції сформувався сучасний склад атмосфери;
- енергетичну – проявляється в засвоєнні сонячної енергії і переданні її трофічними ланцюгами. Рослини створюють 98% всієї первинної продукції планети;
- концентраційну – вибіркоче накопичення живими організмами елементів довкілля. Щорічно тільки рослинний покрив планети концентрує таку кількість мінеральних елементів, яку можна зіставити з їхніми запасами в літосфері взагалі;
- окисно-відновну – проявляється в окисненні речовин за допомогою організмів у ґрунті та гідросфері з утворенням солей, оксидів, а також у відновленні речовин, наприклад, сірководню;
- біохімічну – ріст, розмноження живого на планеті;
- деструктивну – розклад живого, біологічний кругообіг.

Межі біосфери визначаються, насамперед, її фізико-хімічними властивостями.

По-перше – це наявність в достатній кількості кисню та вуглекислого газу. В Гімалаях зона рослин обмежена висотою 6200 м, де парціальний тиск вуглекислого газу вдвоє нижчий, ніж на рівні океану. Там трапляються деякі комахи, які використовують органіку, занесену вітром.

По-друге – достатня кількість вологи для проходження ферментативних реакцій.

По-третє – сприятливий температурний режим (високі температури зумовлюють денатурацію білків, низькі – гальмують активність ферментів).

Ці фактори визначають „поле існування життя” за В.І. Вернадським.

Жива речовина в біосфері розподілена вкрай нерівномірно. Максимум припадає на приповерхневі ділянки суші та гідросфери, де в основному розвиваються зелені рослини, автотрофні та гетеротрофні організми.

Більш як 90% всієї живої речовини біосфери, утвореної головним чином вуглецем, киснем, азотом і воднем, припадає на наземну рослинність (97...98% біомаси суші).

Основне джерело біохімічної активності організмів – сонячна енергія, яку використовують у процесі фотосинтезу зелені рослини і деякі фотосинтезуючі бактерії. Завдяки їхній діяльності, близько 2 млрд. років тому розпочалося накопичення кисню в атмосфері, пізніше виник озоновий екран – захист від згубної дії ультрафіолету.

Поява кисню в атмосфері – один із найважливіших етапів еволюції біосфери. Живлення, дихання і розмноження організмів та пов'язані з ними процеси створення, накопичення і розпаду органічної речовини забезпечують постійний кругообіг речовини та потік енергії.

З цим кругообігом пов'язана міграція атомів хімічних елементів (перш за все біогенних: С, Н, О, N, P, S, Fe, Mg, Mn, Mo, Cu, Zn, Ca, K та інші). В ході біохімічних циклів атоми більшості хімічних елементів проходять безмежну кількість разів крізь живу речовину. Наприклад, кисень атмосфери поновлюється (здійснює повний оберт крізь живу речовину) за 2000 років, вуглекислий газ – за 200-300 років, а вся вода біосфери – за 2 млн. років. Різні організми здатні акумулювати певні елементи: залізобактерії – залізо; молюски; кишковопорожнинні – кальцій; хвощі, діатомові водорості і радіолярії – кремній; губки – йод; асцидії – ванадій тощо. Вміст вуглецю в рослинах у 200, а азоту у 300 разів перевищує їхній вміст у земній корі.

Під впливом живих організмів відбувається інтенсивна міграція атомів елементів зі зміною валентності (N, P, S, Fe, Mg, Mn, Mo, Cu, Zn, Ca) , створюються інші нові сполуки. До складу живих організмів належать різні органічні сполуки.

Завдяки живій речовині утворились ґрунти та органо-мінеральне топливо.

У процесі розвитку життя багаторазово одна група організмів змінювала інші, але при цьому завжди підтримувались більш-менш постійне співвідношення форм, які виконують відповідні геохімічні функції.

Специфічною рисою біосфери є також її обводненість. Вода без життя в біосфері практично відсутня. Вода – середовище життя. Хімічно чиста вода в біосфері – таке саме рідкісне явище, як і вода, в якій відсутнє життя. Вміст води в тканинах живих організмів у 5 разів більший, ніж у всіх річках земної кулі. В океані весь об'єм води профільтровується планктонними ракоподібними за півроку, причому, верхній шар до 100 м – за 2 дні.

Ще однією характерною рисою біосфери є її нерозривний зв'язок з Космосом, зокрема – із Сонцем. Про це зробив доповідь „ Периодическое влияние Солнца на биосферу Земли” в Московському археологічному



інституті ще в 1915 році О.Л. Чижевський, роботи якого актуальні й нині. Виявлено величезний діапазон явищ, підпорядкованих „ритму Сонця”, - від проявів масового розмноження сарани до успішності учнів тощо.

Характерною особливістю біосфери є мозаїчність її будови. Життя, будучи організоване в планетарному масштабі, функціонує в межах „окремих квантів” біосфери. Сучасне визначення таких квантів: „це комплекс взаємозв’язаних організмів різних видів та змінене ними довкілля, який здатен до саморегуляції та повного самовідновлення біоти”. Екосистемою глобального масштабу є біосфера Землі.

У сучасному розумінні біосфера Землі – це глобальна відкрита система, склад, структура і енергетика якої зумовлена сукупною діяльністю організмів.

## **12 Природно-заповідний фонд як основа збереження рослинного світу України**

### **12.1 Міжнародна та національні Червоні книги**

Світовий досвід засвідчує, що найдосконалішою і повною формою збереження генофонду біосфери, її біорізноманіття є створення заповідних територій та об’єктів. В 1948 році під егідою Організації Об’єднаних Націй з питань освіти, науки й культури організовано Міжнародну спілку охорони природи та природних ресурсів (МСОП), яка створила Комісію з дослідження рідкісних та зникаючих видів тварин та рослин, які потребують охорони. Було складено перелік зникаючих видів, які занесли до Червоного списку МСОП, на основі котрого в 1966 році видано першу міжнародну Червону книгу. Вже видано п’ять томів і робота над книгою триває.

**Червона книга** – список рідкісних видів і тих, що зникають на теренах планети.

На підставі Червоних книг розробляють наукові і практичні заходи, спрямовані на збереження, охорону, відтворення та раціональне використання цих видів. Види, занесені до Міжнародної Червоної книги, мають охоронятися на території всіх без винятку держав. Види, які потребують охорони в межах певної країни, вносять до Національної Червоної книги окремих держав.

Види, що потребують охорони на території країн Європи, вносять до Європейського Червоного списку. Кожна країна, на території якої існує вид, занесений до червоного списку МСОП, несе моральну відповідальність перед усім людством за його збереження.

Україна бере активну участь у міжнародному співробітництві з охорони біологічного різноманіття, збереження видів рослин, що перебувають під загрозою зникнення, шляхом укладання та виконання

умов відповідних двосторонніх та багатосторонніх міжнародних угод, організації біосферних заповідників, створення на територіях, суміжних з іншими державами, міжнародних заповідників, заказників та інших заповідних об'єктів.

Червону книгу України вперше було видано в 1980 році і здійснено ще два випуски, присвячені видам тваринного (1994) та рослинного (1996) світу.

Про кожний вид, занесений до Червоної книги України наведено такі дані: характерні риси будови, поширення, екологічні особливості, чисельність, ужиті або заплановані заходи охорони.

Види, занесені до Червоної книги України, залежно від стану їхньої популяції та ступеня загрози їх зникнення, поділено на такі категорії:

- зниклі (види, не виявлені в дикій природі після неодноразових пошуків, проведених у місцях їхнього можливого існування);
- такі, що зникають (види, що перебувають під загрозою зникнення, збереження яких малоймовірно, якщо триватиме вплив факторів, котрі негативно позначаються на стані їхніх популяцій);
- уразливі (види, які в недалекому майбутньому можуть бути віднесені до категорії видів, що зникають, якщо не вжити термінових заходів їх збереження);
- рідкісні (види, яким нині не загрожує зникнення, хоча внаслідок незначної чисельності або обмеженого ареалу така загроза може виникнути через несприятливі зміни середовища існування);
- невизначені (види маловідомі, які вочевидь потребують охорони, але відсутність достовірної інформації про них не дає змоги оцінити стан їхніх популяцій);
- відновлені (види, стан популяцій яких, завдяки вжитим заходам охорони, не викликає занепокоєння, проте вони не підлягають використанню й потребують постійного контролю).

## **12.2 Природно-заповідний фонд та його структура**

Збереження біологічного і ландшафтного різноманіття, охорона навколишнього середовища, розвиток природно-заповідного фонду здійснюється в інтересах не тільки нинішнього, а й майбутніх поколінь.

Створення заповідних територій забезпечує сприятливі умови для збереження генофонду видів рослинного світу надає можливість зберігати еталони природних екосистем, сприяє підтриманню екологічної рівноваги в біосфері.

**Заповідання** – це вилучення певної ділянки землі чи водного простору в природі зі сфери звичайної господарської діяльності для

підтримання екологічної рівноваги в найуразливіших місцях, збереження еталонів незайманої природи.

**Природно-Заповідний фонд** – це сукупність природних об'єктів і комплексів, вилучених із господарського чи рекреаційного використання і наділених режимом заповідання. Цей фонд охороняється як національне надбання кожної держави зі встановленням особливого режиму охорони, відновлення та використання. Він розглядається як складова світової системи природних територій, що перебувають під особливою охороною.

Загалом, природно-заповідний фонд України має в своєму складі більше 7000 територій та об'єктів загальною площею приблизно 2,5 млн. га, що становить до 4% території країни.

Природно-заповідний фонд – це:

**Біосферні заповідники** – це еталонні заповідники, тобто ті, що охороняються, найхарактерніші еталони ділянки біосфери (території, акваторії) в різних географічних зонах світу, де є режим заповідання. На планеті вже створено 350 таких заповідників.

**Національні природні парки** є природоохоронними рекреаційними, культурно-освітніми установами загальнодержавного значення, що мають особливу природоохоронну, оздоровчу, історико-культурну, наукову, освітню та естетичну цінність.

**Регіональні ландшафтні парки** є природоохоронними рекреаційними установами місцевого чи регіонального значення.

**Заказники** – це природні території, що оголошуються з метою збереження і відтворення природних комплексів чи їх окремих компонентів. Вони бувають: ландшафтні, лісові, ботанічні, загальнозоологічні, гідрологічні, палеонтологічні...

**Пам'ятки природи** – окремі унікальні природні утворення, що мають вагомим особливе природоохоронне, наукове, естетичне та пізнавальне значення.

**Заповідними урочищами** оголошуються лісові, степові, болотні та інші відокремлені цілісні ландшафти, що мають важливе наукове, природоохоронне й естетичне значення, з метою збереження їх у природному стані.

**Ботанічні сади** створюються для збереження, акліматизації, розмноження та використання типових і рідкісних видів місцевої та світової флори шляхом створення, поповнення і збереження ботанічних колекцій, а також для наукової, навчальної та освітньої роботи.

**Дендрологічні парки** створюються з метою збереження і вивчення у спеціально створених умовах різноманітних видів дерев і чагарників та їх композицій для наукового, культурного та рекреаційного використання.

**Парками-пам'ятками садово-паркового мистецтва** оголошуються найвизначніші та цінні зразки паркового будівництва з метою їх охорони і

використання в естетичних, виховних, наукових, природоохоронних і оздоровчих цілях.

В Україні вже створено 24 природних і 5 біосферних заповідників, 12 національних природних і 39 регіональних ландшафтних парків, 281 заказників, 132 пам'ятки природи, 17 ботанічних садів, 7 зоологічних і 19 дендрологічних парків, 88 парків-пам'яток садово-паркового мистецтва.

Першим заповідником в Україні ще в 1921 році став степовий біосферний заповідник „Асканія-Нова”. Це єдиний в Європі еталонний природний комплекс ковилово-типчакового степу.

У степовій зоні України створено природний заповідник „Сланецький степ” (Миколаївська область), Дунайський біосферний заповідник (Одеська область), розширено територію Чорноморського біосферного заповідника (Херсонська область).

В індустріальному регіоні Донбасу на р. Сіверний Донець створено національний природний парк „Святі гори” (Донецька область). Для збереження унікальної рослинності степової частини Криму й екваторіальних морських комплексів створено Казантипський та Опускський природні заповідники.

Для збереження корінних природних багатств Полісся, особливо флори та фауни лісових і водно-болотних угідь цього регіону, створено Рівненський природний заповідник і Деснянсько – Старогутський національний природний парк, який є основою для формування українсько-російського біосферного заповідника „Старогутські і Брянські ліси”.

В Українських Карпатах крім Карпатського біосферного заповідника в регіоні функціонують три національні природні парки (Карпатський, Вижницький та „Синевір”), регіональний ландшафтний парк „Стужиця”, низка заказників, пам'яток природи та створений в 1996 р. природний заповідник „Чоргани”.

Функціонують міждержавний польсько-словацько-український біосферний заповідник „Східні Карпати”, Яворський національний природний парк (Львівська область), який разом з природним заповідником „Розточчя” є основою для створення Ростоцького українсько-польського біосферного заповідника.

На Поділлі для охорони реліктової та ендемічної флори і фауни створено найбільший в Центральній Європі національний парк „Подільські Товтри” (Хмельницька область).

Здійснюються роботи з розробки проектів реорганізації парків-пам'яток садово-паркового мистецтва – Масандрійський, Місхорський, Лівадійський (Крим).

У 1999 році Верховна Рада України прийняла Закон „Про внесення змін і доповнень до Закону України „Про природно-заповідний фонд

України”, яким передбачено вдосконалення природно-заповідного фонду”.

## Література

1. Генкель П.А. Физиология растений. – М.: Просвещения, 1975 – 236 с.
2. Двораковский М.С. Экология растений. – М.: Высшая школа, 1983 – 192 с.
3. Жуковский П.М. Ботаника. – М.: Высшая школа, 1982 – 623 с.
4. Калинин А.В., Котик Т.С. Биология. – Запорожье: Просвита, 1997 – 79 с.
5. Курнишникова Т.В., Петров В.В. География растений с основами ботаники. – М.: Просвещение, 1987 – 544 с.
6. Лебедев С.И. Физиология растений. – М.: Высшая школа, 1988 – 544 с.
7. Мотузний В.А. Біологія. – К.: Вища школа, 1991 – 503 с.
8. Мусієнко М.М. Екологія рослин. – К.: Либідь, 2006 – 430 с.
9. Павлов И.Ю., Вахненко Д.В., Москвичев Д.А. Биология. – Минск: Интерпрессервис, 2002 – 608 с.
10. Полевой В.В. Физиология Растений. – М.: Высшая школа, 1989 – 464 с.
11. Рифлекс Р. Основы общей экологии. – М.: Мир, 1979 – 424 с.
12. Слюсарев А.А. Биология с общей генетикой. – К.: Высшая школа, 1982 – 484 с.
13. Слюсарев О.О., Самсонов О.В. Біологія. – К.: Вища школа, 2004
14. Тоцький В.М. Генетика. – Одеса: Астропринт, 2002 – 712 с.
15. Хржановский В.Г. Курс общей ботаники. – М.: Высшая школа, 1982 – 544 с.
16. Червона книга України. Рослинний світ / під ред Я.П. Дідуга – К.: Глобалконсалтинг, 2009 – 912 с.
17. Червона книга України. Тваринний світ / під ред. І.А. Алімова – К.: Глобалконсалтинг, 2009 – 624 с.