

**МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ДО ВИКОНАННЯ
САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ СТУДЕНТІВ
З ОСВІТНЬОЇ КОМПОНЕНТИ
«ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН З ОСНОВАМИ БІОХІМІЇ»**

для підготовки здобувачів
першого (бакалаврського) рівня вищої освіти

Галузь знань	Н Сільське, лісове, рибне господарство та ветеринарна медицина
Спеціальність	Н1 Агрономія
Предметна спеціальність	-
Спеціалізація	-
Освітня програма	«Тепличне господарство»
Факультет	Природничий

Укладачі: кандидат біологічних наук, доцент кафедри ботаніки,
біоресурсів та збереження біорізноманіття Людмила Перепелиця
Розглянуто та схвалено о на засіданні кафедри ботаніки, біоресурсів
та збереження біорізноманіття
Протокол від «__» серпня 2025 р. № __
Завідувач кафедри _____ Людмила КОНСТАНТИНЕНКО

Житомир 2025

УДК 581.1:577 (075.8)

*Рекомендовано до друку вченою радою Житомирського державного університету імені
Івана Франка
(протокол № 22 від 28.11.2025 року)*

Рецензенти:

Житова Олена – доктор біологічних наук, професор кафедри екології Поліського національного університету

Кратюк Олександр – доктор біологічних наук, професор кафедри лісового та садово-паркового господарства Поліського національного університету

Астахова Лариса – кандидат біологічних наук, доцент кафедри ботаніки, біоресурсів та збереження біорізноманіття Житомирського державного університету імені Івана Франка

Методичні рекомендації до виконання самостійної роботи студентів з освітньої компоненти «Фізіологія рослин з основами біохімії» / Уклад.: Перепелиця Л. О.
Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2025. 82 с.

В методичних рекомендаціях наведені основні поняття, питання для розвитку мислення та ситуаційні задачі до всіх модулів з освітньої компоненти «Фізіологія рослин з основами біохімії» для здобувачів освіти спеціальності Н1 Агрономія.

@ Перепелиця Л. О., уклад., 2025

@ Житомирський державний університет імені Івана Франка, 2025

Зміст

Пояснювальна записка	4
Модуль I. Фізіологія рослинної клітини. Біоорганічні молекули, їх роль в організації клітин і тканин. Фотосинтез	5
Тема 1. Фізіологія рослин та її місце в системі природничих наук	5
Тема 2. Обмін речовин і перетворення енергії у рослинній клітині	7
Тема 3. Взаємозв'язок будови рослинної клітини з виконанням функцій рослинного організму	9
Тема 4. Осмотичні явища в рослинній клітині	10
Тема 5. Надходження речовин у клітину	13
Тема 6. Загальна характеристика водообміну рослини	17
Тема 7. Транспірація та її значення в житті рослин	17
Тема 8. Загальна характеристика і значення фотосинтезу	22
Тема 9. Пластиди і пігменти фотосинтезуючих рослин	27
Тема 10. Біохімізм фотосинтезу рослин типу С-3, С-4	34
Тема 11. Біохімізм САМ-фотосинтезу	34
Тема 12. Екологія фотосинтезу	34
Модуль II. Енергетичні процеси в рослинних клітинах. Мінеральне живлення. Ріст та розвиток рослин	37
Тема 12. Значення дихання рослин і сутність цього процесу	37
Тема 13. Типи бродіння та значення їх для рослин	37
Тема 14. Загальна картина хімізму та енергетики дихання	42
Тема 15. Пентозофосфатний шлях дихання, хімізм, особливості, значення	46
Тема 16. Екологія дихання	46
Тема 17. Загальні питання кореневого живлення рослин	50
Тема 18. Функції кореневої системи і процес вбирання поживних речовин рослиною	50
Тема 19. Фіксація атмосферного азоту вільноживучими і симбіотичними азотфіксаторами	
Тема 20. Використання добрив як джерело поживних елементів для рослин	58
Тема 21. Загальне поняття та критерії росту рослин	65
Тема 22. Фітогормони	70
Тема 23. Рухи рослин	
Тема 24. Онтогенез вищих рослин	76
Тема 25. Фізіологічні основи стійкості рослин	76
Література	80

Пояснювальна записка

Методичні рекомендації до виконання самостійної роботи студентів з освітньої компоненти «Фізіологія рослин з основами біохімії» призначені для стандартизації змісту, організації та оцінювання позааудиторної діяльності здобувачів спеціальності НІ «Агрономія». Документ визначає мету, завдання, очікувані результати навчання, структуру завдань і критерії оцінювання, а також правила академічної доброчесності.

Мета самостійної роботи – цілеспрямоване засвоєння теоретичних положень фізіології рослин і базової біохімії та формування практичних умінь їх застосування для розв'язання типових виробничих задач у рослинництві. Завдання самостійної роботи: 1) опанування термінологічного мінімуму за модулями (глосарії основних понять); 2) розвиток аналітичного мислення через питання, спрямовані на встановлення причинно-наслідкових зв'язків у фізіолого-біохімічних процесах; 3) набуття навичок застосування теорії в практиці через ситуаційні задачі з розрахунками та інтерпретаціями; 4) підготовка до поточного, модульного та підсумкового контролю.

Очікувані результати навчання: знання фундаментальних понять і закономірностей фізіології рослин, ключових біохімічних шляхів та методів дослідження; уміння інтерпретувати показники функціонального стану рослин (зокрема SPAD, NDVI, параметри газообміну й водного режиму), обчислювати та застосовувати інтегральні агрофізіологічні індикатори (NUE, RUE, HI) і використовувати їх у прийнятті технологічних рішень; здатність до чіткої комунікації результатів і аргументації висновків; сформована автономність у плануванні навчання з дотриманням установлених вимог і строків.

Структура методичних рекомендацій відповідає робочій програмі освітньої компоненти та містить для кожного модуля: перелік основних понять (глосарій); блок питань для розвитку мислення (від репродуктивного до аналітико-синтетичного рівня); набір ситуаційних задач з варіативними вхідними даними та орієнтовним часом виконання.

Оцінювання здійснюється за прозорими критеріями: повнота й коректність термінів; логічність і наукова обґрунтованість відповідей на питання; точність розрахунків та коректність інтерпретацій у задачах; відповідність вимогам до оформлення. Поточний контроль підсумовується в межах модуля; модульний контроль передбачає узагальнювальні тести та/або кейсові завдання; підсумковий контроль – інтегральну оцінку з урахуванням виконаних робіт.

Дотримання академічної доброчесності є обов'язковим: індивідуальне виконання завдань, коректні посилання на джерела, недопущення плагіату, фабрикації чи фальсифікації даних, збереження проміжних розрахунків і вихідних файлів.

Модуль I. Фізіологія рослинної клітини. Біоорганічні молекули, їх роль в організації клітин і тканин. Фотосинтез

Тема 1. Фізіологія рослин та її місце в системі природничих наук

I. Основні поняття:

1. Фізіологія рослин
2. Біохімія рослин
3. Фізіологія рослин з основами біохімії
4. Об'єкт фізіології рослин
5. Предмет фізіології рослин
6. Життєдіяльність рослин
7. Вітальні функції рослин
8. Закономірності життєдіяльності рослин
9. Обмін речовин у рослин
10. Перетворення енергії в рослинному організмі
11. Ріст і розвиток рослин
12. Гомеостаз рослинного організму
13. Адаптація рослин
14. Стрес рослин
15. Фізіолого-біохімічні процеси
16. Клітинний рівень організації рослин
17. Організмівий рівень дослідження
18. Популяційний рівень дослідження
19. Екосистемний рівень дослідження
20. Системний підхід у фізіології рослин
21. Редукційний підхід у фізіології рослин
22. Інтегральний підхід у фізіології рослин
23. Методи фізіології рослин
24. Біохімічні методи дослідження рослин
25. Біофізичні методи дослідження рослин
26. Мікроскопічні методи дослідження рослин
27. Молекулярно-біологічні методи у фізіології рослин
28. Ізотопні методи у фізіології рослин
29. Спектрофотометричні методи у фізіології рослин
30. Фізіологічний експеримент
31. Моделювання у фізіології рослин
32. Онтогенез рослин
33. Функціональна морфологія рослин
34. Структурно-функціональні зв'язки в рослинному організмі
35. Регуляторні системи рослин
36. Фітогормональна регуляція
37. Сигнальні системи рослин
38. Фізіологія продуктивності рослин
39. Агрофізіологія
40. Екологічна фізіологія рослин
41. Еволюційна фізіологія рослин
42. Історія фізіології рослин
43. Становлення фізіології рослин як науки
44. Класичний етап розвитку фізіології рослин
45. Сучасний етап розвитку фізіології рослин
46. Українська школа фізіології рослин
47. Міждисциплінарність фізіології рослин
48. Фізіолого-біохімічні основи продуктивності культур
49. Значення фізіології рослин для агрономії
50. Значення фізіології рослин у системі біологічних наук

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому фізіологію рослин вважають «мостом» між біологією та агрономією?
2. Як змінювалися методи дослідження клітини з XIX до XXI ст.?
3. Чому дослідження фотосинтезу стали центральними для фізіології XX ст.?
4. Як вивчення фізіології пов'язане з екологією та охороною природи?
5. У чому схожість і відмінність фізіології рослин та тварин?
6. Чому фізіологію рослин називають «наукою майбутнього» для сталого землеробства?
7. Які наукові проблеми в сільському господарстві неможливо розв'язати без фізіологічних знань?
8. Як глобальні кліматичні зміни впливають на напрями розвитку фізіології рослин?

9. Які фізіологічні знання потрібні для селекції посухостійких сортів?
10. Як інтеграція фізіології з біохімією розширила розуміння життєдіяльності рослин?
11. Які методи фізіології найбільш тісно пов'язані з агрохімією?
12. Які небезпеки існують у застосуванні знань з фізіології без урахування екологічних наслідків?
13. Як роль українських учених у розвитку фізіології відрізнялася від внеску західних колег?
14. Як методологія фізіології відображає загальні принципи наукового пізнання?

III. Ситуаційні задачі

1. Ви – молодий агроном. У полі пшениця жовтіє на ранніх фазах росту. Які фізіологічні процеси варто перевірити першими?
2. У теплиці спостерігається слабе цвітіння огірків. Як пояснити ситуацію з точки зору фізіології?
3. На уроці біології учні сплутали поняття «ботаніка» та «фізіологія рослин». Як пояснити різницю простими прикладами?
4. У лабораторії бракує дорогих приладів. Які прості методи дозволять досліджувати фотосинтез?
5. Ви маєте зробити висновок: чому рослини гинуть від надлишку добрив?
6. На дослідній ділянці два сорти кукурудзи показують різний темп росту при однаковому удобренні. Які фізіологічні показники ви порівняєте?
7. Вам потрібно визначити, чи підвищує новий біопрепарат інтенсивність фотосинтезу у сої. Яку методику оберете?
8. Ви працюєте у селекційному центрі. Завдання: відібрати рослини з високою водоутримувальною здатністю. Які тести застосуєте?
9. Під час лабораторії потрібно виміряти інтенсивність транспірації. Які інструменти та умови експерименту ви визначите?
10. У журналі вийшла стаття про новий стимулятор росту. Як перевірити його ефективність на практиці?
11. У вас є завдання порівняти вплив посухи на люцерну і соняшник. Які показники ви оберете для аналізу?
12. Потрібно пояснити, чому деякі рослини можуть рости на засолених ґрунтах, а інші ні. Які фізіологічні механізми тут задіяні?
13. При розробці нових біотехнологій (тканинна культура) виявили низьку життєздатність клітин. Які фактори можуть бути причиною?
14. Вам доручили створити план експерименту для визначення впливу різних джерел світла на ріст салату. Як його побудувати?
15. У польовому експерименті рослини кукурудзи мають сильний вегетативний ріст, але низьке насінняутворення. Як пояснити це фізіологічно?
16. Ви аналізуєте роль українських учених у розвитку фотосинтетичних досліджень. Які приклади наведете?
17. На практиці виникає дискусія: що важливіше для агронома – знати морфологію чи фізіологію? Як довести необхідність обох?
18. У вас є завдання пояснити, як результати фізіології рослин інтегруються у сучасні дисципліни: ґрунтознавство, агрохімію, селекцію.

Тема 2. Обмін речовин і перетворення енергії у рослинній клітині

I. Основні поняття:

1. Метаболізм рослинної клітини
2. Первинний метаболізм
3. Вторинний метаболізм
4. Анаболізм
5. Катаболізм
6. Енергетичний метаболізм
7. Пластичний обмін
8. Клітинна компартментація метаболізму
9. Метаболічні шляхи
10. Регуляція метаболізму
11. Гліколіз
12. Дихальний ланцюг мітохондрій
13. Цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса)
14. Пентозофосфатний шлях
15. Окисне фосфорилування
16. Фотосинтетичний метаболізм
17. Темнові реакції фотосинтезу (цикл Кальвіна)
18. Фотоresпірація
19. Гліюксилатний цикл
20. Пероксисоми й гліюксисоми
21. Метаболізм у хлоропластах
22. Метаболізм у мітохондріях
23. Метаболізм у цитозолі
24. Метаболізм у вакуолі
25. Транспорт метаболітів між органелами
26. Азотний обмін у рослинній клітині
27. Вуглеводний обмін (крохмаль, сахароза)
28. Ліпідний обмін (синтез і мобілізація ліпідів)
29. Амінокислотний обмін
30. Обмін органічних кислот
31. Редокс-стан клітини (NADH/NAD^+ , $\text{NADPH}/\text{NADP}^+$)
32. АТФ як універсальний енергетичний еквівалент
33. Регуляція метаболізму фітогормонами
34. Сигнальні метаболіти (цукри, реактивні форми кисню)
35. Метаболізм вторинних метаболітів (феноли, алкалоїди, терпеноїди)
36. Метаболічна адаптація до стресу
37. Метаболічні пастки та вузькі місця (bottlenecks)
38. Інтеграція фотосинтезу й дихання
39. Вуглецевий баланс клітини
40. Азотний баланс клітини
41. Осморегуляторні метаболіти (пролін, бетайни, цукри)
42. Метаболізм у стані спокою (насіння, бруньки)
43. Метаболічне перепрограмування при онтогенезі
44. Метаболізм клітинного стінкового матриксу
45. Регуляція метаболічних ферментів (ковалентна, алостерична)
46. Просторово-часова організація метаболізму
47. Метаболічні мережі та їхньої стійкість
48. Фотодихання як особливість рослинного метаболізму
49. Роль вакуолі в зберіганні й детоксикації метаболітів
50. Метаболічні відмінності C_3 -, C_4 - та САМ-рослин

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому анаболізм і катаболізм у клітині завжди перебувають у динамічній рівновазі?
2. Як взаємопов'язаний обмін вуглеводів, білків і ліпідів у клітині?
3. Чому фотосинтез розглядають як центральний процес метаболізму рослин?
4. Які приклади регуляції метаболізму демонструють взаємодію гормонів та ферментів?
5. Чим відрізняється ферментативна регуляція від гормональної?
6. Чому зміна активності амілаз є показником життєздатності насіння?
7. Як інтеграція енергетичного та пластичного обміну забезпечує ріст і розвиток рослин?
8. Які механізми захищають клітину від накопичення токсичних продуктів метаболізму?
9. Чому ферменти локалізовані в різних органелах, а не зосереджені в одному місці?

10. Як знання про метаболізм клітини може допомогти у створенні сортів із підвищеною стійкістю до стресів?

III. Ситуаційні задачі

1. Встановіть, як дефіцит азоту в ґрунті вплине на синтез амінокислот і білків у клітині рослини.
2. Поясніть, чому надлишкове освітлення може призвести до фотоокислювального стресу та змін у метаболізмі.
3. Дайте обґрунтування, які метаболічні процеси найбільше страждають при посузі.
4. Проаналізуйте, як внесення фосфорних добрив вплине на енергетичний обмін (АТФ) у клітині.
5. Поясніть, чому проростки з високою активністю α -амілази формують сильніші сходи.
6. Визначте, як дефіцит калію позначається на транспортуванні вуглеводів у рослині.
7. Порівняйте метаболізм клітин у нормальних і стресових умовах (заморозки, перегрівання).
8. Сформулюйте заходи, які допоможуть стабілізувати метаболізм у рослин за умов ґрунтової засоленості.
9. Обґрунтуйте використання біостимуляторів у підвищенні активності ферментів при проростанні насіння.
10. Визначте, як інтегровані знання про клітинний метаболізм застосовуються для підвищення врожайності пшениці або кукурудзи.
11. У проростків вівса виявлено низьку активність α -амілази. Які фізіологічні наслідки це матиме для росту і які фактори могли зумовити пригнічення ферменту?
12. У посівів кукурудзи після внесення гербіциду спостерігалось пожовтіння листків. Аналіз показав пригнічення фотосинтетичних пігментів. Які зміни у метаболізмі клітин листка очікувані і як це позначиться на врожайності?
13. Партія насіння пшениці мала низьку схожість. При дослідженні з'ясовано, що у зародках слабо активується ферментна система, яка розщеплює крохмаль. Який фермент є ключовим у цьому процесі і як можна підвищити його активність?
14. У соняшнику, що вирощувався на засоленому ґрунті, виявлено уповільнений ріст і в'янення листків. Які зміни в клітинному метаболізмі могли викликати такі симптоми?
15. При дефіциті азоту в ґрунті у бобових культур спостерігається зменшення вмісту білків у клітинах листка. Які процеси метаболізму порушуються і яку роль відіграють бульбочкові бактерії?
16. У теплиці з огірками зафіксовано перегрів листків. В результаті активізувався синтез антиоксидантних ферментів і захисних пігментів. Поясніть, які метаболічні процеси стимулюють ці зміни.
17. У рослин томата після обробки регуляторами росту зросла інтенсивність фотосинтезу та дихання. Які клітинні процеси були активовані й яке значення це має для врожайності?
18. У лабораторії порівняли проростання насіння ріпаку в темряві та на світлі. У темряві проростки мали витягнуті стебла та низький вміст хлорофілу. Які відмінності в метаболізмі клітин лежать в основі цих результатів?
19. При нестачі калію в клітинах буряка знижується транспорт сахарози по флоємі. Яке значення має калій у метаболізмі та русі асимілянтів?
20. У картоплі після ураження фітофторою (*Phytophthora infestans*) активізувався синтез фенольних сполук. Яке значення має цей процес у клітинному метаболізмі під час інфекції?
21. На ділянці сої після посухи виявлено підвищений вміст проліну в клітинах листків. Яке фізіологічне значення такого накопичення і як це пов'язано з метаболізмом?

Тема 3. Взаємозв'язок будови рослинної клітини з виконанням функцій рослинного організму

I. Основні поняття:

- | | |
|--|--|
| 1. Клітина | 26. Рибосоми |
| 2. Клітинна теорія | 27. Вакуоля |
| 3. Прокаріотична клітина | 28. Тонoplast |
| 4. Еукаріотична клітина | 29. Лізосоноподібні структури (літичні компартменти) |
| 5. Рослинна клітина | 30. Пероксисоми |
| 6. Клітинна оболонка | 31. Гліоксисоми |
| 7. Клітинна стінка | 32. Цитоскелет |
| 8. Первинна клітинна стінка | 33. Мікротрубочки |
| 9. Вторинна клітинна стінка | 34. Мікрофіламенти (актинові філаменти) |
| 10. Середня пластинка | 35. Проміжні філаменти |
| 11. Плазмалема (плазматична мембрана) | 36. Плазмодесми |
| 12. Цитоплазма | 37. Симпласт |
| 13. Цитозоль | 38. Апопласт |
| 14. Ядро | 39. Субклітинна компартментація |
| 15. Ядерце | 40. Мембранний транспорт |
| 16. Ядерна оболонка | 41. Пасивний транспорт |
| 17. Хроматин | 42. Активний транспорт |
| 18. Хромосоми | 43. Канальний білок |
| 19. Мітохондрії | 44. Транспортер (переносник) |
| 20. Пластиди | 45. Осмотичний потенціал |
| 21. Хлоропласти | 46. Тургор клітини |
| 22. Хромопласти | 47. Мембранний потенціал |
| 23. Лейкопласти | 48. Клітинний цикл |
| 24. Ендоплазматична сітка (гранулярна і агранулярна) | 49. Мітоз |
| 25. Апарат Гольджі (диктіосоми) | 50. Цитокінез |

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому клітину вважають елементарною одиницею життя, і чи існують винятки з цього правила?
2. Як можна довести зв'язок будови клітинних органел із їхніми функціями?
3. Чому клітинна стінка у рослин є одночасно і перевагою, і обмеженням?
4. Якби клітина не мала ядра, чи могла б вона здійснювати основні функції?
5. Які особливості будови мембран забезпечують вибіркову проникність?
6. Чим пояснити наявність власної ДНК у мітохондріях та пластидях?
7. Як різні типи пластид відображають пристосувальну здатність рослин до умов середовища?
8. Яке значення мають вакуолі для виживання рослин у посушливих регіонах?
9. Як будова цитоскелета забезпечує транспорт речовин у клітині?
10. Чому рибосоми називають «фабриками білка» і що було б із клітиною без них?
11. Яким чином апарат Гольджі впливає на секрецію та ріст клітини?
12. Чому рух цитоплазми (циклоз) можна вважати показником життєдіяльності клітини?
13. Як взаємодія органел забезпечує єдність обміну речовин у клітині?
14. Чому рослинні клітини здатні до тотипотентності, на відміну від більшості тваринних?

15. Як еволюційні процеси вплинули на ускладнення будови клітини від прокаріотів до еукаріотів?
16. Які сучасні методи дослідження будови клітини найбільше змінили наше уявлення про неї?
17. Чому клітина є не просто «сукупністю органел», а цілісною саморегульованою системою?
18. Як знання про будову клітинних мембран використовуються у біотехнології та фармацевтиці?
19. Які клітинні особливості рослин пояснюють їх здатність синтезувати вторинні метаболіти (алкалоїди, ефірні олії)?
20. Яке значення має будова хлоропластів для ефективності фотосинтезу?
21. Як клітинна будова обумовлює потенціал рослин у генно-інженерних технологіях (трансгенні культури, клітинна селекція)?

III. Ситуаційні задачі

1. У препараті клітин епідермісу цибулі ви помітили щільну оболонку та велику вакуолю. Поясніть, як саме ці структури впливають на форму і тургор клітини.
2. У клітині елодеї після додавання розчину NaCl вакуоля зменшилась, цитоплазма відокремилась від клітинної стінки. Який процес відбувся і яке значення він має для рослини?
3. При спостереженні під мікроскопом виявлено рух зелених включень у клітині. Що це за структури і чому вони рухаються?
4. Дві групи рослин вирощували у різних умовах: одна при світлі, інша – у темряві. Які зміни у будові пластид ви очікуєте побачити і чому?
5. При аналізі клітини виявлено порушення роботи рибосом. Які процеси будуть найбільше порушені та як це вплине на клітину в цілому?
6. У деяких клітин виявили надзвичайно розвинену ендоплазматичну сітку та апарат Гольджі. Яку функціональну спеціалізацію цих клітин можна припустити?
7. У старих клітинах виявили численні лізосоми, заповнені продуктами розпаду. Яке значення такого процесу для клітин і для організму?
8. При експерименті видалили ядро з клітини. Які зміни відбудуться у клітині протягом перших годин та днів?
9. Вакуолі клітин деяких пустельних рослин заповнені слизистими речовинами. Яке функціональне значення цієї особливості?
10. Під час тканинної культури рослин у стерильних умовах окремі клітини здатні відновлювати весь організм. Як це явище пояснюється з точки зору клітинної будови і функцій?

Тема 4. Осмотичні явища в рослинній клітині

I. Основні поняття:

- | | |
|---|--------------------------------|
| 1. Осмос | 8. Напівпроникна мембрана |
| 2. Осмотична система | 9. Плазмалема |
| 3. Осмотичний тиск | 10. Аквапорини |
| 4. Осмотичний потенціал (Ψ_s) | 11. Осмотично активні речовини |
| 5. Водний потенціал (Ψ_w) | 12. Осмолярність |
| 6. Потенціал тиску (тургорний потенціал, Ψ_p) | 13. Осмотична концентрація |
| 7. Осмотичний градієнт | 14. Гіпотонічний розчин |
| | 15. Ізотонічний розчин |

- | | |
|---------------------------------------|--|
| 16. Гіпертонічний розчин | 34. Масовий потік |
| 17. Ендоосмос | 35. Потенціал матриксу (матричний потенціал) |
| 18. Екзоосмос | 36. Клітинна стінка як осмотичний каркас |
| 19. Тургор клітини | 37. Вакуоля як осмотичний компартмент |
| 20. Тургорний тиск | 38. Тонoplast |
| 21. Плазмоліз | 39. Клітинна гідратація |
| 22. Деплазмоліз | 40. Точка втрати тургору |
| 23. Еластичність клітинної стінки | 41. Потенціал в'янення |
| 24. Водотримувальна здатність клітини | 42. Осмоліз (надмірне набухання клітини) |
| 25. Водно-осмотичний стан клітини | 43. Іонний баланс і осмос |
| 26. Осморегуляція | 44. Осмотичні властивості протопласту |
| 27. Осмопротектанти | 45. Осмотичні криві рослинної клітини |
| 28. Осмотичний стрес | |
| 29. Потенціал зв'язаної води | |
| 30. Вільна і зв'язана вода в клітині | |
| 31. Водний баланс клітини | |
| 32. Апопластний транспорт води | |
| 33. Симпластний транспорт води | |

II. Питання для розвитку мислення

1. Які переваги і обмеження має підхід через водний потенціал Ψ порівняно з тріадою π – T – S для інтерпретації стану клітини?
2. Як зміниться осмотичний тиск клітин за добу у листку СЗ-рослини за сонячної погоди, якщо вуглеводи акумулюються у вакуолі? Обґрунтуйте через C та i .
3. Чому у галофітів підвищення внутрішньоклітинного π не руйнує метаболізм, а у глікофітів призводить до стресу? Поясніть через сумісні/несумісні осмоліти.
4. У чому фізіологічний сенс нульової сисної сили $S \approx 0$ у повністю насичених клітинах? Які ризики для транспірації й механіки тканин?
5. Як пояснити, що одна й та сама молярність різних солей викликає різний тип плазмолізу? Роль валентності і специфічної дії іонів.
6. Чому «початковий плазмоліз» у методі де-Фріза вважають кращою точкою для оцінки ізотонії, ніж «повний плазмоліз»?
7. Обґрунтуйте, коли зручніше працювати з неелектролітами (сахароза, манітол) замість електролітів у діагностиці π .
8. Як вплине зниження температури середовища з 25 °C до 5 °C на оцінений π і на спостережуваний тургор? Розведіть термодинамічний і біофізичний ефекти.
9. Чи можливий плазмоліз у клітин із дуже товстою вторинною стінкою (склеренхіма)? Поясніть через механіку стінки та доступність вакуолі для спостереження.
10. Як ушкодження мембрани (наприклад, заморожуванням) спотворює оцінку ізотонічної концентрації?
11. Чому у корневих волосках S зазвичай вища, ніж у мезофілі листка? Зв'яжіть із градієнтом поглинання води з ґрунту.
12. Які експериментальні прийоми дозволяють розрізнити «справжній деплазмоліз» і просте розбавлення плазмолітика в препараті?
13. Коли застосування ізотонічного коефіцієнта і як постійного може суттєво помилити? Наведіть механістичне пояснення.
14. Чому при високій солоності ґрунтового розчину рослина може в'янути навіть за високої вологості повітря?
15. У чому сенс «осмотичного налаштування» під час посухи, і які сполуки зазвичай накопичуються?

16. Як ви перевірили б, що мембрана вибірково проникна саме для води, а не для низькомолекулярних розчинених речовин, на мікропрепараті?
17. Чи завжди зростання π в клітинному соку підвищує T ? Опишіть умови, коли ні.
18. Які зміни у співвідношенні π , T і S очікувані у продигових клітинах під дією абсцизової кислоти?
19. Чому ізотонічний ряд для епідерми цибулі не можна безпосередньо переносити на листок злаків?
20. Обґрунтуйте, як різна валентність іонів (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) впливає на форму плазмолізу і на ефективний π .
21. Які біофізичні передумови того, що плазмоліз – ознака життєздатності, а відсутність деплазмолізу – індикатор смерті клітини?

Формуляр постійних і довідкових значень

- Осмотичний тиск $\pi = iCRT$, тургорний тиск T , сисна сила $S = \pi - T$, водний потенціал $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$, де Ψ_s (осмотична складова, зазвичай від'ємна), Ψ_p (тиск, додатна).
- Газова стала: $R = 0,08314 \text{ л} \cdot \text{бар} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$
- T (температура) – у Кельвінах: $T(K) = t(^{\circ}C) + 273$
- Ізотонічний коефіцієнт i : неелектроліти $\sim 1,0$; $NaCl \sim 1,8$; $KCl \sim 1,8$; $CaCl_2 \sim 2,6$ (для навчальних розрахунків).
- Визначення: ізотонічна концентрація – інтервал/точка концентрації плазмолітика, за якої спостерігається *початковий плазмоліз* у $\approx 50\%$ клітин (метод де-Фріза).

III. Ситуаційні задачі

1. *Ізотонія для епідерми.* У ряді сахарози 0,30; 0,35; 0,40; 0,45; 0,50 М «початковий плазмоліз» у 50% клітин між 0,40–0,45 М при 298 К. Обчисліть π для $C_{izo} = 0,425 \text{ М}$, прийнявши $i = 1,00$ і $R = 0,08314 \text{ л} \cdot \text{бар} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$. Зробіть висновок про S і T у стані ізотонії.
2. *Електроліт або неелектроліт.* Для 0,30 М $NaCl$ і 0,30 М сахарози при 298 К оцініть співвідношення π_{NaCl}/π_{Suc} , прийнявши $i_{NaCl} = 1,8$, $i_{Suc} = 1,0$. Поясніть, у якому розчині плазмоліз настане раніше.
3. *Валентність іонів.* Порівняйте π для 0,20 М KCl і 0,20 М $CaCl_2$ при 298 К з $i_{KCl} = 1,8$, $i_{CaCl_2} = 2,6$. У якому випадку очікувати сильніший плазмоліз за однакової молярності?
4. *Добова динаміка.* Вранці $C_{izo} = 0,36 \text{ М}$ (сахароза), опівдні – 0,44 М, увечері – 0,40 М при 298 К. Обчисліть π для кожного часу; обговоріть тенденцію T і S .
5. *Температура.* Для $C = 0,40 \text{ М}$ сахарози оцініть π при 293 К і при 308 К. Який відсоток зміни π на 15 К різниці температур?
6. *Два неелектроліти.* Ліворуч 10% глюкоза ($\approx 0,55 \text{ М}$, $i = 1,0$), праворуч 10% сахароза ($\approx 0,29 \text{ М}$, $i = 1,0$), $T = 298 \text{ К}$. Куди рухатиметься вода крізь напівпроникну мембрану? Обґрунтуйте числово π .
7. *Солонуватий ґрунт.* Розчин ґрунтового розчину еквівалентний 0,25 М $NaCl$ (298 К). Клітинний сік молодих кореневих клітин має $S_{vak} = 0,30 \text{ М}$ еквівалента неелектроліта. Оцініть напрямок потоків води і стан T у кореневих волосках.
8. *Осмотична настройка.* Після 5 діб посухи C_{izo} листка зросла з 0,35 до 0,48 М (сахароза). Обчисліть приріст π (298 К). Поясніть, як це змінює S і здатність підтримувати T за низького Ψ ґрунту.
9. *«Струминки» Шардакова.* Для розчину, де «струминка» не змінює густину, знайдено еквівалент 0,42 М сахарози при 298 К. Оцініть S клітин, якщо середній T за тиском клітинної стінки дорівнює 2,0 бар.
10. *Вплив ушкодження.* Після легкого заморожування частина клітин деплазмолізу не зазнає. Запропонуйте план перевірки: які вимірювання C_{izo} , витоку електролітів і

- мікроскопічні критерії ви застосуєте, щоб відділити осмотичний ефект від мембранної деградації?
11. *Продихи*. У продихових клітинах накопичено K^+ до еквівалента 0,60 М, у сусідніх – 0,30 М; $i_{KCl}=1,8$, $T=298$ К. Оцініть різницю π і передбачте зміну T та відкривання продихів.
 12. *Змішаний розчин*. Вакуоля містить 0,20 М сахарози + 0,10 М KCl . Обчисліть загальний π при 298 К (використати $i_{Suc}=1,0$, $i_{KCl}=1,8$).
 13. *Товщина зрізу*. При товстому зрізі епідерми «50% початкового плазмолізу» фіксують на 0,38–0,43 М, при тонкому – 0,41–0,44 М. Як стандартизувати підготовку, щоб зменшити дисперсію C_{iso} ? Запропонуйте числовий критерій якості.
 14. *Іон-специфіка*. В 0,8 М KNO_3 спостерігають «ковпачковий» плазмоліз, у 0,8 М $NaNO_3$ – переважно ввігнутий. Сформулюйте гіпотезу про роль K^+ у мезоплазмі та перевіряльний експеримент.
 15. *Конкуренція осмолітів*. У клітинах нагромаджуються 100 мМ проліну ($i \approx 1$), 200 мМ сахарози ($i=1$), 50 мМ KCl ($i \approx 1,8$) при 298 К. Оцініть долю внеску кожного компонента у π і зробіть висновок про осмотичний профіль.
 16. *Після підживлення*. Локальна концентрація розчину добрив біля кореня – 0,40 М еквівалента $NaCl$ (298 К). Кореневі клітини мають $\pi_{внутр}=10$ бар і $T=3$ бар. Чи збережеться приплив води в корінь? Оцініть через зовнішній Ψ .
 17. *Оцінка i*. Для 0,20 М розчину « XCl » експериментально знайдено $\pi=3,0$ бар при 298 К. Оцініть i солі XCl . Зіставте з очікуваним діапазоном для 1:1 електролітів.
 18. *Температурна похибка*. Студент рахував π при 25 °С, а експеримент проводив при 20 °С. Для 0,45 М сахарози оцініть абсолютну похибку в барах, якщо $i=1$.
 19. *Дилуція плазмолітика*. При перенесенні препарату з 0,50 М у 0,40 М сахарози «деплазмоліз» стався за 90 с. Як відрізнити справжнє відновлення тургору від розбавлення середовища під покривним склом? Які контрольні вимірювання додати?
 20. *Механічна роль тургору*. Клітини паренхіми мають $T \approx 4$ бар. Оцініть, як зниження T до 1 бар вплине на жорсткість тканини і опір поляганню пагонів; запропонуйте експеримент із вимірюванням модуля пружності сегмента листка.
 21. *Перехід до Ψ* . Для клітини з $S_{вак}=0,50$ М сахарози при 298 К і виміряним $T=3$ бар обчисліть Ψ_s і Ψ_w (у барах), вказавши знак кожної складової, і зробіть висновок про напрямок руху води при контакті з розчином 0,30 М сахарози.

Тема 5. Надходження речовин у клітину

Основні поняття:

- | | |
|--|--|
| 1) Пасивне надходження речовин: дифузія та полегшена дифузія | 9. Аквапорини (PIP/TIP) |
| 1. Закон Фіка (градієнт концентрації) | 10. Пасивні витікні (leak) канали |
| 2. Коефіцієнт дифузії (D) | 2) Механізм транспорту йонів через мембрану |
| 3. Проникність мембрани (P) | 11. Уніпорт (пасивний переносник) |
| 4. Ліпідний бішар (гідрофобність/гідрофільність) | 12. Симпорт (H^+ /субстрат) |
| 5. Проста дифузія | 13. Антипорт (обмінник, напр. Na^+/H^+ , K^+/H^+) |
| 6. Полегшена дифузія | 14. Котранспорт (вторинно-активний) |
| 7. Переносник а насичуваність (V_{max} , K_m) | 15. Електронейтральний електрогенний перенос |
| 8. Іонний канал (селективність, гейтинг) | |

16. Градієнт протонів (ΔpH) як рушійна сила
17. Мембранний потенціал ($\Delta\psi$) як рушійна сила
18. Термодинаміка переносу (електрохімічний потенціал $\tilde{\mu}$)
19. Транспортери сімейств NRT/PHT/SULTR/NAK/HKT
20. Топологія транспортерів (орієнтація доменів у мембрані)
- 3) Активний транспорт: протонна помпа, Ca^{2+} -насос, значення
 21. H^+ -АТФаза плазмалеми (Р-тип)
 22. V-АТФаза тонопласту
 23. H^+ -пірофосфатаза (H^+ -PPase)
 24. Ca^{2+} -АТФаза (ЕР/плазмалема)
 25. Протонний рушійний потенціал ($\Delta p = \Delta\psi - 59\Delta pH$ мВ)
 26. Вторинно-активний транспорт (H^+ -симпорт/антипорт)
 27. SOS1 (Na^+/H^+ -антипортер плазмалеми)
 28. NHX (Na^+/H^+ -антипортер тонопласту)
 29. Енергетична вартість транспорту (АТФ/пірофосфат)
 30. Осморегуляція і підтримання тургору (функціональне значення)
- 4) Вибіркове нагромадження поживних елементів
 31. Селективність мембрани (фільтрація йонів)
 32. Доннан-рівновага (непроникні аніони)
 33. Ендодерма та Каспарієві смужки (бар'єр апопласту)
 34. Симпластний апопластний транспорт
 35. Компартментація (цитозоль/вакуоля/апопласт)
 36. Хелатування мікроелементів (фітосидерофори, органічні кислоти)
 37. Тонопластна секвестрація (іонні депо)
 38. Високоафінні транспортери K^+ (NAK), NO_3^- (NRT2), PO_4^{3-} (PHT1)
 39. Регуляція експресії транспортерів (дефіцит/надлишок)
 40. Іонна гомеостаза K^+/Na^+ та співвідношення K^+/Na^+
- 5) Мембранний електрохімічний потенціал
 41. Мембранний потенціал спокою ($\Delta\psi$)
 42. Рівняння Нернста ($E_{\text{іона}}$)
 43. Рівняння Гольдмана–Годжкіна–Катца
 44. Протонний рушійний потенціал (Δp)
 45. Ємність мембрани (C_m) та струм іонів
 46. Провідність іонних каналів ($g_{\text{іона}}$)
 47. Електрогенний/електронейтральний транспорт
 48. Потенціал рівноваги K^+ , Cl^- , Ca^{2+}
 49. Енергетика переносу ($\Delta G = zF\Delta\psi + RT \ln C_{\text{out}}/C_{\text{in}}$)
 50. Осмотичний вклад у ψ_w (зв'язок електро- та осморегуляції)
- 6) Транспортні АТФ-ази
 51. Р-тип АТФази (H^+ -, Ca^{2+} -помпи)
 52. V-тип АТФаза (вакуолярна протонна помпа)
 53. F-тип АТФ-синтаза (мітохондрії/хлоропласти)
 54. АВС-транспортери (АТФ-залежні експортери)
 55. H^+ -пірофосфатаза (H^+ -PPase)
 56. Ауторегуляція Р-АТФази (фосфорилування, 14-3-3 білки)
 57. Чутливість до інгібіторів (ортованадат, бекфіломіцин)
 58. Стехіометрія транспорту (іони/АТФ)
 59. Локалізація: плазмалема/тонопласт/ЕР/апарат Гольджі
 60. Роль у стрес-реакціях (солоність, посуха, рН-гомеостаз)
- 7) Піноцитоз. Екзоцитоз. Ендоцитоз
 61. Клатрин-опосередкований ендоцитоз (СМЕ)
 62. Ендосоми (ранні/пізні) та мультивезикулярні тіла
 63. Транс-Гольджі мережа (TGN) як ендосомний вузол
 64. Екзоцитоз (секреція компонентів клітинної стінки)
 65. SNARE-комплекси (злиття мембран)
 66. Rab GTPази (везикулярний трафік)
 67. COPII/COPI-везикули (ЕР $\leftrightarrow$ Гольджі)
 68. Перерозподіл переносників (наприклад, PIN для ауксину)
 69. Флюїд-фазна ендоцитоза (аналог «піноцитозу»)
 70. Інгібітори трафіку (BFA) та їхні ефекти

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому в рослин відсутня Na^+/K^+ -АТФаза тваринного типу, але є виразна здатність виводити Na^+ ? Який енергетичний «двигун» це забезпечує і чому так еволюційно вигідніше?
2. Аквапорини прискорюють рух води, але не змінюють напрямок осмотичного потоку. Чому? Що саме визначає напрямок?
3. У чому принципова різниця між каналом і переносником (carrier) з погляду кінетики та селективності? Наведіть наслідки для поглинання NO_3^- і K^+ .
4. Коли простіше накопичити іон у цитозолі: коли $\Delta\psi$ більш негативний чи коли ΔpH більший? Для яких аніонів/катионів це критично?
5. Доннан-рівновага: як наявність великих аніонів у цитоплазмі «підтягує» катіони і «відштовхує» аніони? Чому це корисно для тургору.
6. Чи можна «підвищити» активність симпорту сахароза/ H^+ , просто закисливши апопласт? Де межа корисності й коли почнуться побічні ефекти для клітинної стінки.
7. Продихи як логічна схема: які «входи» (сигнали/градієнти) керують станом виходу (відкр./закр.) і які елементи схеми – H^+ -АТФаза, K^+ -канали, аніонні канали – тут «логічні ворота».
8. Чи може клітина одночасно мати високий тургор і низький водний потенціал? Поясніть на рівні $\psi_w = \psi_s + \psi_r$.
9. АВС-транспортери часто «виносять» ксенобіотики. Чому саме АТФ-залежний механізм тут вигідний у порівнянні з вторинно-активним?
10. Чому в осмотичному стресі рослини накопичують сумісні осмоліти (пролін, бетаїн) замість масового накопичення NaCl у цитозолі?
11. Які механізми можуть зменшити витрати АТФ на контроль іонного гомеостазу в посуші: на рівні тканин, органів, цілого рослинного організму?
12. Дві клітини з однаковим ψ_w , але різним ψ_s : у якої більший тургор і чому це важливо для росту?
13. Коли інгібітор V-АТФази вплине сильніше: у клітинах з великою вакуолею чи в меристемних дрібних клітинах? Обґрунтуйте.
14. Чому відключення протонної помпи плазмалемі швидко «ламає» вторинний транспорт фосфату і нітрату, але не одразу зупиняє дифузію CO_2 у міжклітинниках?
15. Які експериментальні спостереження переконують вас, що переносник працює у режимі насичення (Michaelis–Menten), а не як канал із майже лінійною провідністю?

III. Ситуаційні задачі

1. *Розрахунок водного потенціалу.* Клітина має $\psi_s(\text{внутр}) = -0,9$ МПа та тургор $\psi_r = +0,5$ МПа. Зовнішній розчин має $\psi_w(\text{зовн}) = -0,6$ МПа.
 - Завдання: обчислити $\psi_w(\text{внутр})$ і спрогнозувати напрямок потоку води.
 - Орієнтир: $\psi_w(\text{внутр}) = -0,4$ МПа; вода рухається назовні (до більш негативного ψ_w).
2. *Ізотонічна точка для епідермальних клітин цибулі.* У серії розчинів сахарози (0,20; 0,25; 0,30; 0,35; 0,40 М) частка клітин у плазмолізі: 5%; 20%; 50%; 80%; 95%.
 - Завдання: оцінити ізотонічну концентрацію та ψ_s розчину ($t = 25^\circ\text{C}$).
 - Орієнтир: $C_{50} \approx 0,30$ М; $\psi_s \approx -0,74$ МПа ($R \cdot T \approx 2,48$ Л·МПа·моль $^{-1}$ при 298 К; $i \approx 1$).
3. *Нерст для K^+ .* $[\text{K}^+]_{\text{зовн}} = 1$ мМ, $[\text{K}^+]_{\text{внутр}} = 100$ мМ, $T = 298$ К.
 - Завдання: розрахувати E_K (мВ) і визначити напрямок пасивного струму при $\Delta\psi = -120$ мВ.
 - Орієнтир: $E_K \approx -118$ мВ; при -120 мВ пасивний струм K^+ назовні дуже малий.

4. *Нернст для Cl^-* . $[Cl^-]_{\text{зовн}} = 20 \text{ мМ}$, $[Cl^-]_{\text{внутр}} = 2 \text{ мМ}$.
 - Завдання: обчислити E_{Cl} та пояснити, чи сприяє $\Delta\psi = -90 \text{ мВ}$ входу Cl^- .
 - Орієнтир: $E_{Cl} \approx -59 \text{ мВ}$; при -90 мВ вхід Cl^- електрично вигідний.
5. *Др і вторинний транспорт*. $\Delta\psi = -120 \text{ мВ}$, ΔpH (зовн–внутр) = 1,0.
 - Завдання: оцінити приблизну «вартість» у мВ протонного рушійного потенціалу Δp та пояснити, чому симпорт H^+/NO_3^- підсилюється.
 - Орієнтир: $\Delta p \approx -120 - (59 \text{ мВ}) \approx -179 \text{ мВ}$ на протон.
6. *Ефект інгібіторів*. Додаємо 100 $\mu\text{М}$ орто ванадату до суспензії протопластів. Поглинання фосфату падає у 3 рази, дифузія манітолу не змінюється.
 - Завдання: інтерпретація механізмів і тест-контроль, який підтвердить висновок.
 - Орієнтир: ванадат гальмує Р-АТФази $\rightarrow$ менший $\Delta p \rightarrow$ слабше вторинне поглинання $H_2PO_4^-$; манітол – пасивний маркер.
7. *Продихова відповідь*. Виміряно діаметр продихової щілини: контроль – 7,2 $\mu\text{м}$; +50 мМ KCl – 9,0 $\mu\text{м}$; +ABA (50 $\mu\text{М}$) – 3,5 $\mu\text{м}$.
 - Завдання: запропонувати іонні механізми кожної зміни та зобразити схему потоків.
 - Орієнтир: активація H^+ -АТФази $\rightarrow K^+$ -uptake $\rightarrow$ відкриття; ABA $\rightarrow$ аніонні канали, вихід K^+ $\rightarrow$ закриття.
8. *Солоність і вибірковість*. Корінці гороху «Грегор»: у 50 мМ NaCl вміст K^+ знизився на 30%, Na^+ зріс у 4 рази.
 - Завдання: запропонуйте 2 стратегії підвищення K^+/Na^+ (молекулярні мішені).
 - Орієнтир: підсилення H^+ -насоса; активація SOS1 (Na^+/H^+ на плазмалемі), NHX (тонопласт), високоафінні переносники K^+ (НАК).
9. *Кислотний ріст*. Сегменти колеоптилів: pH 4,5 $\rightarrow$ +22% довжини за 60 хв; pH 6,5 $\rightarrow$ +5%.
 - Завдання: пояснити зв'язок з H^+ -АТФазою і екзоцитозом компонентів стінки; назвати контроль для відсікання осмотичних артефактів.
 - Орієнтир: закислення стінки $\rightarrow$ розслаблення; контроль: осмотично вирівняні буфери/манітол.
10. *Тонопласт і V-АТФаза*. Після додавання бефіломіцину pH у вакуолі зростає на 0,8 одиниці.
 - Завдання: наслідки для накопичення органічних аніонів і детоксикації.
 - Орієнтир: втрата ΔpH послаблює антипортери H^+ /катиони; знижується секвестрація у вакуолі.
11. *Екзоцитоз і стінка (BFA-тест)*. Під дією BFA ріст корінців знижується на 40% без значної втрати тургору.
 - Завдання: інтерпретація, який процес гальмується.
 - Орієнтир: блок трафіку Гольджі $\rightarrow$ плазмалема; менша доставка полісахаридів/експансинів.
12. *Аквапорини і Hg^{2+}* . Осмотичне набухання зрізів уповільнилося після додавання $HgCl_2$, повернулося до норми після комплексоутворювача.
 - Завдання: зробити висновок про роль РІР у гідравлічній провідності.
 - Орієнтир: специфічна, оборотна інгібіція аквапоринів.
13. *Три режими поливу*. ψ_w ґрунтового розчину: $-0,2$; $-0,6$; $-1,2 \text{ МПа}$.
 - Завдання: передбачити стан тургору листків і активність продихів у кожному режимі; запропонувати корекцію живлення.
 - Орієнтир: при $\leq -1,0 \text{ МПа}$ – закриття продихів, осмопротекція; корекція – кальцій, калій, сумісні осмоліти.
14. *Конкуренція аніонів*. Внесення 2 мМ $H_2PO_4^-$ знижує поглинання NO_3^- на 25%.
 - Завдання: пояснити на рівні спільних H^+ -залежних переносників і регуляції експресії.
 - Орієнтир: конкуренція за Δp та котранспортери; транскрипційні перемикавання.

15. *Переносник чи канал?* Швидкість поглинання сахарози насичується при 3–5 мМ і чутлива до ΔpH .
 - Завдання: класифікація транспортеру та ключова перевірка.
 - Орієнтир: SUT (carrier), кінетика Michaelis–Menten; перевірка – лініаризація Едді–Гофсті.
16. *Моделювання симпорту.* При $\Delta\psi = -100$ мВ і $\Delta pH = 0,5$ швидкість поглинання NO_3^- умовно дорівнює 1,0. Оцініть відносну швидкість при $\Delta\psi = -150$ мВ і $\Delta pH = 1,0$ (припустимо експоненційну чутливість до $\Delta p \sim mV/\text{протон}$).
 - Орієнтир: суттєве зростання (пояснити якісно), бо зростає як електрична, так і хімічна складова.
17. *Пошкодження мембран.* Після гіпертонічної обробки провідність ексудату зросла в 1,8 раза.
 - Завдання: зробити висновок про цілісність плазмалеми й запропонувати спосіб відрізнити апопластний витік від цитолізу.
 - Орієнтир: маркерні ферменти (наприклад, цитозольні апопластні), барвники життєздатності.
18. *Fe-перенесення.* У кислому ґрунті (pH 5,0) засвоєння Fe різко падає після інгібіції H^+ -АТФази кореня.
 - Завдання: пояснити механізм стратегії I (закислення ризосфери, редуктаза Fe^{3+}) і прогноз для фосфату.
 - Орієнтир: без закислення – менше розчинного Fe^{2+} ; фосфат може випадати в осад при змінах pH.
19. *Тонопластний антипорт Na^+/H^+ .* При $\Delta pH(\text{тонопласт}) = 1,5$ і внутрішньому $\Delta\psi \sim +40$ мВ оцініть, чи енергетично вигідне закачування Na^+ у вакуолю.
 - Орієнтир: так, значний хімічний градієнт H^+ «оплачує» протиелектрохімічний рух Na^+ у вакуолю.
20. *Сумісні осмоліти.* Додавання 50 мМ манітолу в живильне середовище відновило тургор без збільшення внутрішнього Na^+ .
 - Завдання: пояснити, чому це краще за накопичення солей у цитозолі.
 - Орієнтир: осмозахист без ферментних інгібіцій іонною силою.
21. *Дизайн експерименту «канал переносник» для K^+ -входу.*
 - Завдання: спроектуйте серію тестів (залежність від $[K^+]$, насичуваність, напругозалежність, специфічні блокатори) і визначте критерії ухвалення рішення.
 - Орієнтир: лінійна провідність і чутливість до напруги $\rightarrow$ канал; насичення і чутливість до $\Delta p \rightarrow$ переносник.

Тема 6-7. Загальна характеристика водообміну рослини. Транспірація та її значення в житті рослин

I. Основні поняття:

1) Фактори життя зелених рослин і їх незамінність

- | | |
|--|--|
| 1. Світловий потік (PAR) | 7. Радіаційний баланс листка |
| 2. Вода (ψ_w) | 8. Дефіцит насичення пари (VPD) |
| 3. Вуглекислий газ (CO_2) | 9. Ґрунтова волога (польова вологомісткість) |
| 4. Температурний оптимум | 10. Солоність ґрунту (ЕС) |
| 5. Мінеральне живлення (NPK, мікроел.) | 11. pH ґрунту/ризосфери |
| 6. Кисень (аеробний метаболізм) | 12. Інсоляція/затінення |
| | 13. Вітер (межовий шар) |
| | 14. Фотоперіод |

15. Лімітуючий фактор (закон мінімуму)
- 2) Значення води в житті рослини**
1. Тургорний тиск (ψ_r)
 2. Осмотичний потенціал (ψ_s)
 3. Розчинник/транспорт середовище
 4. Теплоємність/охолодження випаровуванням
 5. Гідrataція макромолекул
 6. Масоперенесення в ксилемі/флоемі
 7. Кавітація/емболія
 8. Осморегуляція
 9. Пластичний ріст (кислотний ріст)
 10. Гідроліз/конденсація (реагент)
 11. Водний баланс рослини
 12. Аквапорини (PIP/TIP)
 13. Водний потенціал тканин
 14. Сховище у вакуолі
 15. Водний стрес
- 3) Розвиток вчення про водообмін у рослин**
1. Теорія когезії-тензії
 2. Капілярна теорія
 3. Концепція водного потенціалу
 4. Продихова регуляція
 5. Кавітаційні криві вразливості (P_{50})
 6. Метод прес-камери
 7. Порометрія/ g_s
 8. Лізіметрія/водний баланс
 9. Мікротемпературні листові градієнти
 10. Роль аквапоринів
 11. Моделі $E-VPD$
 12. Ізогідризм/анізогідризм
 13. Гутація/кореневий тиск
 14. Доннан-ефект у клітинах
 15. Сучасні сенсори ψ і потоку соку
- 4) Поглинання води коренем: шляхи і механізми**
1. Апопластний шлях
 2. Симпластний шлях
 3. Трансмібранний шлях
 4. Ендодерма
 5. Смуги Каспарі
 6. Екзодерма/суберинизація
 7. Аквапорини кореня (PIP)
 8. Гідравлічна провідність кореня (L_{pr})
 9. Мукігель/ризосфера
 10. Кореневі волоски
 11. Апопластний блок
12. Осмотичний градієнт ґрунт→ксилема
 13. Кореневий тиск
 14. Рамки Мюнха (гідравлічні аналогії)
 15. Гідравлічні архітектури кореня
- 5) «Плач» та гутація. Склад пасоки і гутти**
1. Кореневий тиск
 2. Ксилемний сік («плач»)
 3. Гідатоде (гутація)
 4. Електропровідність (ЕС) рідини
 5. РН ксилемного соку/гутти
 6. Катиони (K^+ , Ca^{2+} , Na^+)
 7. Аніони (NO_3^- , Cl^- , $H_2PO_4^-$)
 8. Органічні кислоти (малат, цитрат)
 9. Сахариди слідів (сахароза)
 10. Мікроелементи (Fe, Mn, Zn)
 11. Нічне виділення/висока вологість
 12. Рани/обрізка (канали «плачу»)
 13. Замикання продихів (умови гутації)
 14. Діагностика живлення по складу
 15. Ризики патогенів/солей на краях листка
- 6) Листок як орган транспірації**
1. Епідерма
 2. Кутикула (восковий шар)
 3. Продиховий апарат (зімикаючі клітини)
 4. Мезофіл (палісадна/губчаста паренхіма)
 5. Міжклітинники
 6. Жилки (ксилема/флоема)
 7. Межовий шар повітря
 8. Стовпчастий градієнт водяної пари
 9. Температура листка
 10. Листкова орієнтація/кут
 11. Опушення (трихоми)
 12. Щільність продихів
 13. Адаксіальна/абаксіальна сторона
 14. Спад провідності вздовж жилок
 15. Тепловий баланс листка
- 7) Види транспірації: продихова, кутикулярна, лентикулярна**
1. Продихова транспірація
 2. Кутикулярна транспірація
 3. Лентикулярна транспірація
 4. Двобічна/однобічна продихова система

5. Внесок кутикули у молодих листках
6. Густота/розмір продихів
7. Лентицели (стебла/плоди)
8. Енергетична вартість випаровування
9. Добова динаміка E
10. Водопровідність кутикули (g_{cut})
11. Пластичність у онтогенезі
12. Антидесиканти/воски
13. Вітер і межовий шар
14. Структурні адаптації (ксероморфія)
15. Співвідношення $E_{prod}/E_{cut}/E_{len}$

8) Регуляція відкривання/закривання продихів

1. H^+ -АТФаза замикаючих клітин
2. Inward K^+ -канали (KAT1/2)
3. Аніонні канали (SLAC/SLAH)
4. АВА-сигналізація
5. Ca^{2+} -сигнал
6. Малат/сахароза як осмоліти
7. Світло синє (фототропіни)
8. CO_2 -сенсинг (HT1/CA)

9. ROS/NO як месенджери
10. Аквапорини замикаючих клітин
11. Тургор замикаючих/супровідних клітин
12. Деполяризація/гіперполяризація
13. Гормони (цитокініни, етилен)
14. Водний статус (ψ листка)
15. Гідралічний фідбек

9) Параметри транспірації та водокористування

1. Інтенсивність транспірації (E)
2. Провідність продихів (g_s)
3. Відносна транспірація
4. Транспіраційний коефіцієнт (TK)
5. Продуктивність транспірації (ПТ)
6. Листовий водний статус (RWC)
7. Водний потенціал листка (ψ_{leaf})
8. Добове водоспоживання
9. LAI (листяний індекс)
10. Водна ефективність (WUE)
11. VPD (кПа)
12. Потік соку (sap flow)
13. Евапотранспірація (ETo)
14. Ізогідрична поведінка
15. Агрономічна вода-прибуток

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому вода здатна одночасно бути рушієм росту (тургор) і обмежувачем фотосинтезу (закриття продихів)? Де лежить оптимум керування водою?
2. Як зміниться добова крива транспірації в ізогідричній анізогідричній рослині за однакових погодних умов і чому?
3. Що важливіше для потоку по ксилемі – когезія чи адгезія? Наведіть наслідки для дерев із різним діаметром судин.
4. Чому капілярних сил недостатньо, щоб забезпечити водопідйом у високих дерев без випаровування листками?
5. Чому VPD іноді кращий предиктор транспірації, ніж відносна вологість? Поясніть фізичний зміст.
6. Як солоність ґрунту може одночасно зменшувати надходження води та підвищувати ризик кавітації?
7. Чому гутація не є «міні-транспірацією», і в яких умовах вона найбільш імовірна?
8. Як зміни товщини кутикули й щільності продихів по градієнту світла впливають на водокористування в листків різного віку?
9. Чому рослини з C4-фотосинтезом зазвичай мають вищу продуктивність транспірації (ПТ), ніж C3 – навіть за однакового VPD?
10. Навіщо рослинам «дорого» підтримувати відкриті продихи в умовах дефіциту ґрунтової вологи, якщо CO_2 теж потрібен?
11. Як аквапорини кореня й листка можуть змінювати форму добової кривої E без змін у щільності продихів?
12. Чому вітряна погода інколи підсилює, а інколи послаблює транспірацію? Роль межового шару й температури листка.
13. Як співвідносяться поняття «коефіцієнт в'янення» та «польова вологомісткість» при плануванні поливу?

14. Чому «плач» дерев навесні не суперечить теорії когезії-тензії?
15. Яким чином Ca^{2+} і K^+ живлення по-різному впливають на поведінку продихів і водний режим?
16. Чому листок може мати високий RWC, але низьку провідність продихів (g_s)? Назвіть два сценарії.
17. Чи можливе «перепасмоване» зменшення E , що знижує приріст більше, ніж економить воду? Де межа користі антидесикантів?
18. Як архітектура кореневої системи (глибина, густина) змінює стійкість до періодів високого VPD?
19. Чому вразливість ксилеми до кавітації (крива вразливості) – ключ до селекції посухостійкості?
20. Які компроміси між високою швидкістю масопереносу (великі судини) і безпекою від емболії (малі судини)?
21. Як інтерпретувати пізньоденну «депресію» E при сталому світлі: роль VPD, гідравлічної провідності й сигнальних молекул (ABA)?

III. Ситуаційні задачі

1. **Розрахунок VPD і E .** $T_{\text{пов}} = 30^\circ\text{C}$, $RH = 40\%$. Насичений тиск пари при $30^\circ\text{C} \approx 4,24$ кПа.
а) Обчисліть VPD. б) Якщо $g_s = 0,25$ моль H_2O $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ і Δw пропорційний VPD, оцініть відносну зміну E при зростанні RH до 60% .
2. **Транспіраційний коефіцієнт (ТК) і продуктивність транспірації (ПТ).** За сезон рослина витратила 210 кг води і утворила 0,7 кг сухої речовини.
а) Обчисліть ТК. б) Обчисліть ПТ. в) Поясніть, що ефективніше покращувати для підвищення врожайності – ТК чи ПТ.
3. **RWC.** Листок: $FW = 2,30$ г; після насичення $TW = 2,85$ г; $DW = 0,45$ г.
а) Обчисліть RWC. б) Інтерпретуйте статус водозабезпечення.
4. **Добова крива E .** Виміряні E (ммоль $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$): 8:00 – 2,1; 11:00 – 5,6; 14:00 – 4,2; 17:00 – 2,5 при зростанні VPD від 0,9 до 2,3 кПа опівдні.
а) Поясніть падіння о 14:00. б) Запропонуйте два фізіологічні маркери для перевірки причини.
5. **Відбитки продихів.** Щільність продихів: абаксіальна – 280 шт/мм²; адаксіальна – 35 шт/мм².
а) Який бік листка дає більший внесок у продихову транспірацію і чому? б) Як це врахувати у вимірах E ?
6. **Порівняння онтогенетичних стадій.** Молодий листок: кутикулярна $E = 0,6$ ммоль $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$; старий – 0,2 ммоль $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$; g_s однакове.
а) Чому різниця? б) Який простий експеримент підтвердить гіпотезу?
7. **ABA-індуковане закриття.** Діаметр продихової щілини зменшився з 8,0 до 3,5 μm після 30 хв у 50 μM ABA.
а) Назвіть ланцюжок іонних подій. б) Який ефект очікувати у показниках E та g_s ?
8. **Гутація «плач».** Уночі на краях листків з'явилися краплі. Електропровідність крапель – 1,8 мСм/см; $pH = 6,1$. Ксилемний «плач» (після зрізу) має 3,5 мСм/см; $pH = 6,8$.
а) Ідентифікуйте явища. б) Поясніть різницю у складі.
9. **Розрахунок водоспоживання.** Горщик із рослиною герметизовано по ґрунту. Маса зменшилася на 32,4 г за 2 год, площа листків = 0,095 м².
а) Обчисліть середнє E (ммоль $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). (1 ммоль $\text{H}_2\text{O} = 18$ мг). б) Як зміниться E , якщо VPD зріс на 30% ?
10. **Кореневий шлях води.** За умов швидкого зволоження ендодерма ще не здерев'яніла.

- а) Який шлях (апопластний/симпластний) домінуватиме й чому? б) Як це вплине на швидкість надходження води?
11. **Кавітація/емболія.** Для гілки отримано точку на кривій вразливості: при водному потенціалі $-1,6$ МПа втрата провідності 50 % (P_{50}).
а) Що означає нижче/вище P_{50} для ризику емболії? б) Який тип середовища (сухий/вологий) сприятиме добору до нижчого P_{50} ?
 12. **Температурний ефект.** За $20 \rightarrow 30$ °C насичений тиск пари зростає з 2,34 до 4,24 кПа; RH незмінна 50 %.
а) Як зміниться VPD? б) Який тренд очікувати для E і чому слід контролювати нагрів листка?
 13. **Вітер і межовий шар.** В експерименті «вентиляція/без вентиляції» E зросла з 2,8 до 4,1 ммоль $m^{-2} s^{-1}$.
а) Який механізм? б) Назвіть анатомічну рису листка, що пом'якшить ефект.
 14. **Солоність ґрунту.** Після внесення 75 mM NaCl RWC впало на 10 %, g_s – на 35 %, E – на 28 %.
а) Чому падіння g_s випереджає падіння RWC? б) Який внесок осмотичного іонного компонентів?
 15. **ТК у двох технологіях.** Варіант А (мульча): витрати води 140 кг/ m^2 , урожай сухої речовини 0,62 кг/ m^2 . Варіант В (без мульчі): 170 кг/ m^2 і 0,60 кг/ m^2 .
а) Обчисліть ТК та ПТ для обох. б) Який варіант водоефективніший і чому?
 16. **Відновлення тургору.** При вологості ґрунту 12 % (мас.) полив на 1 год не відновив тургор; при 15 % – відновився.
а) Оцініть польовий «коефіцієнт в'янення». б) Як часто варто поливати, якщо добова втрата 2 % (мас.)?
 17. **Площа листків та E.** Дві рослини мають однакове E (на площу), але різну LAI: 2,1 і 3,0.
а) У кого вищі сумарні водовитрати на площу ґрунту? б) Як це перевести у план зрошення?
 18. **Світловий спектр і продихи.** Під синім світлом g_s зростає на 40 % при сталому VPD.
а) Поясніть механізм. б) Як це вплине на ПТ за умов достатнього CO_2 ?
 19. **Аквапорини і гідраліка.** Інгібування аквапоринів знизило гідралічну провідність листка на 30 %, але g_s зменшився лише на 10 %.
а) Чому E впав між цими значеннями? б) Яку компенсацію організм може ввімкнути?
 20. **Порометр проти гравіметрії.** Порометр показує $E = 3,6$ ммоль $m^{-2} s^{-1}$, гравіметрія на тій же рослині дає 2,8 ммоль $m^{-2} s^{-1}$.
а) Назвіть три джерела розбіжності. б) Який метод «правильніший» для ухвалення польового рішення і чому?
 21. **Капілярний підйом (оцінка межі).** Капілярна висота $h \approx 2\gamma \cos\theta / (\rho g r)$. Візьміть $\gamma = 0,072$ Н/м, $\theta \approx 0$, $r = 15$ μm , $\rho = 1000$ кг/ m^3 , $g = 9,81$ м/ s^2 .
а) Обчисліть h. б) Поясніть, чому без випаровування цього не вистачить дереву 30 м.

Тема 8. Загальна характеристика і значення фотосинтезу

I. Основні поняття:

1) Історія відкриття та вивчення фотосинтезу

1. Ян ван Гельмонт
2. Джозеф Прістлі
3. Ян Інгенгауз
4. Жан Сенеб'є
5. Ніколя-Теодор де Соссюр
6. Юліус Сакс
7. Роберт Майєр (закон збереження)
8. Блекман (лімітуючі фактори)
9. Рубен і Кеммен (O_2 з H_2O)
10. Мелвін Кальвін (цикл Кальвіна)
11. Реакція Хілла
12. Ефект Емерсона (підсилення)
13. Арнон (фотофосфорилування)
14. Флуоресценція
Фосфорисценція
15. Квантний вихід
16. Фотосистема I (PSI)
17. Фотосистема II (PSII)
18. Сплітінг-центр Mn_4CaO_5
19. Фотодихання
20. Розвиток РАМ-флуориметрії

2) Значення фотосинтезу у природі, космічна роль

1. Первинна продукція
2. Біогеохімічні цикли C/O
3. Киснево-атмосферна революція
4. Озоновий екран
5. Біомаса та харчові мережі
6. Фіксація CO_2
7. Енерговклад у біосферу
8. Карбонатний насос
9. Секвестрація вуглецю
10. Нетто-первинна продуктивність (NPP)
11. Глобальна зміна клімату
12. Лісові «вуглецеві стоки»
13. Фотосинтетична ефективність
14. Водокористування й ПТ/ТК
15. Альbedo рослинних покривів
16. Пилок та аерозолі–світлорозсіяння
17. Трофічні рівні
18. Евфотична зона океану
19. Ціанобактерії–піонери O_2
20. Агросистеми і врожай

3) Типи асиміляції CO_2 як адаптації ($C_3/C_4/CAM$)

1. Рубіско (RuBisCO)
2. Цикл Кальвіна–Бенсона
3. C_3 -п шлях
4. Фотодихання
5. C_4 -концентрування CO_2
6. Кранс-анатомія
7. PEP-карбоксилаза
8. Маловий/аспарагіновий шляхи
9. Декарбоксилази (NADP-ME/NAD-ME/PEP-CK)
10. CAM-метаболізм
11. Нічне фіксування CO_2 (CAM)
12. Вакуолярне запасання малату
13. Водоефективність (WUE)
14. Термотолерантність C_4
15. Ізотопний підпис $\delta^{13}C$
16. Регуляція продихів у CAM
17. Перемикання $C_3 \leftrightarrow CAM$
(факультативний CAM)
18. Екологічні ніші типів
19. Енергетичні витрати C_4/CAM
20. Еволюційні багаторазові виникнення

4) Фоторедукція. Фотоавтотрофи – фоторедуктори

1. Фотоавтотрофія
2. Некислородний фотосинтез
3. Донори електронів (H_2S , Fe^{2+})
4. Бактеріохлорофіли
5. Пурпурні бактерії
6. Зелені сіркобактерії
7. Циклічний транспорт електронів
8. Некциклічний транспорт
9. Ферредоксин
10. ФНАДФ (NADPH)
11. Фотоліз води
12. Кисневий еволюційний комплекс
13. Фотоінгібування
14. Квантна ефективність
15. Антени LHC
16. NPQ (нефотохімічне гасіння)
17. Стейт-транзієнс (перерозподіл енергії)
18. Забарвлені реакційні центри
19. Фотохімічний крос-ток із мітохондріями

20. Редокс-гіомеостаз строми
5) Поняття про хемосинтез. Праці С. М. Виноградського

1. Хемолітотрофія
2. Нітрифікуючі бактерії
3. Сіркобактерії
4. Залізобактерії
5. Автотрофна фіксація CO_2 без світла
6. Енергія окиснення неорганіки
7. Ґрунтові біогеохімічні цикли
8. Концепція «мікробних екосистем»
9. Колони Виноградського
10. Хемоавтотрофи фототрофи
11. Роль у ґрунтовій родючості
12. Проміжні акцептори електронів
13. Фіксація азоту і зв'язок із С
14. Біоплівки і градієнти
15. Екологічні ніші хемосинтезу
16. Гідротермальні джерела
17. Сульфід/сульфатні цикли
18. Енергоефективність процесів
19. Еволюційне значення
20. Метаболічні шляхи (Кальвін/рев. ТКК)

6) Листок – основний орган фотосинтезу

1. Епідерма
2. Продиховий апарат
3. Палісадний мезофіл
4. Ґубчастий мезофіл
5. Міжклітинники
6. Жилки (ксилема/флоема)
7. Кутикула
8. Межовий шар повітря
9. Листкова орієнтація
10. Хлоропластна щільність
11. Світлорозсіювання в тканинах
12. Листкова товщина (LMA)
13. Гідравлічна провідність листка
14. Відбивання/поглинання/пропускання
15. Тіньові сонячні листки
16. Фоторецептори (фітохроми/крипто/фототропіни)
17. Температурний баланс листка
18. Адаптації ксероморфії
19. Листкова площа (SLA/LAI)
20. Хлорофіл-вміст (SPAD/CCI)

7) Дифузія CO_2 в листок до місць карбоксилювання

1. Концентрація CO_2 атмосфери
2. Продихова провідність (g_s)
3. Межовий шар (g_b)
4. Мезофільна провідність (g_m)

5. Міжклітинна CO_2 (C_i)
6. Стінкова дифузія
7. Плазмалема/цитозоль
8. Стромальна CO_2 (C_s)
9. Гідратація CO_2 (карбоангідраза)
10. Опір шляху CO_2
11. Довжина дифузійного шляху
12. Водний статус і g_s
13. Світло та відкривання продихів
14. Листкова температура
15. Фотореспірація вплив
16. Тиск пари VPD ефект
17. Листкові «вени» і розподіл CO_2
18. Хлоропластне розташування
19. Анатомічні обмеження C_4/CAM
20. Моделі $A-C_i$ (Фархар–фон Кеммерер)

8) Хлоропласти – мікроструктури для самостійного фотосинтезу

1. Двомембранна оболонка
2. Строма
3. Тилакоїдні мембрани
4. Грани
5. Стромальні ламели
6. Нуклеоїд (cpDNA)
7. Рибосоми 70S
8. Імпорт білків (TOC/TIC)
9. АТФ-синтаза CF_0CF_1
10. LHC-комплекси
11. PSI/PSII суперкомплекси
12. ФОТОфосфорилування
13. Фотодихання зв'язки
14. Редокс-регуляція (тредоксин)
15. Крохмальні гранули
16. Ліпідні тіла (пластоглобули)
17. Фотоаклімація
18. Хлоропластні сигнали (retrograde)
19. Геном-проекція білків (ядерні/пластидні)
20. ROS-детокс системи

9) Субмікроскопічна будова хлоропластів

1. Тилакоїдний люмен
2. Мембранні білки D1/D2
3. Цит b_6f комплекс
4. Пластоціанін
5. Пластохінон (PQ) пул
6. ФНАД-редуктаза (FNR)
7. LHCII тримери
8. P700/P680 реакційні центри
9. Мікродомени мембран
10. Фосфорилування LHCII
11. Кипінг PSI/PSII у гранах/строми
12. Протонний градієнт ($\Delta p\text{H}/\Delta \psi$)

13. Ніксті (NPQ) локалізація
 14. Супрамолекулярні комплекси
 15. Циклічний електронний транспорт PSI
 16. NDH-комплекс хлоропластний
 17. Структурна пластичність тилакоїдів
 18. В'язкопружні властивості мембрани
 19. Зв'язок із пластоглобулами
 20. УЗ-візуалізація/електронна мікроскопія
- 10) Хімічний склад хлоропластів**
1. Хлорофіл a
 2. Хлорофіл b
 3. Каротиноїди (β-каротин)
 4. Ксантофіли (лютеїн, віолаксантин, зеаксантин)
 5. Ліпіди (галактоліпіди MGDG/DGDG)
 6. Фосфоліпіди
 7. Білки LHC/ферменти
 8. Рубіско (RBCL/RBCS)
 9. ФНАД-редуктаза, АТФ-синтаза
 10. Крохмаль
 11. Нуклеїнові кислоти (cpDNA, mRNA, rRNA)
 12. Іони Mg^{2+} , Mn^{2+} , Fe-S центри
 13. Вітамін E (токофероли)
 14. Пластоціанін (Cu-білок)
 15. Пластохінон (PQ)
 16. Глутатіон/аскорбат
 17. Флавоноїди (частково)
 18. Пластидні білки імпорту
 19. Пластоглобули (каротиноїд-резерв)
 20. Вода/йонний пул люмена
- 11) Походження і онтогенез хлоропластів**
1. Ендосимбіотична теорія
 2. Пропластиди
 3. Етіопласти
 4. Протохлорофілід
 5. POR (редуктаза Pchlide)
 6. Озеленення (граніогенез)
 7. Пластидна диференціація (аміло/хромо)
 8. Барспластиди/леукопласти
 9. Поділ пластид (FtsZ)
 10. Насіннєві пластиди
 11. Retrograde-сигналінг до ядра
 12. Контроль світлом (фотоморфогенез)
 13. Імпорт транзит-пептидами
 14. Пластидна біогенеза ліпідів
 15. Стрес-ремоделювання тилакоїдів
 16. Вік-залежні зміни
 17. Аутофагія пластид
 18. Нуклеоїдна організація
 19. Відновлення після фотоінгібіції
 20. Пластидна спадковість
- 12) Напівавтономність хлоропластів**
1. cpDNA кільцевий геном
 2. Пластидні рибосоми 70S
 3. Транскрипція/трансляція in situ
 4. Ядерно-кодовані білки
 5. ТОС/ТІС транспортери
 6. Двонаправлений обмін метаболітів
 7. Фотодихання–пероксисома–мітохондрія
 8. Ретроградна сигналізація
 9. Редокс-контроль експресії
 10. Пластидні РНК-полімерази (PEP/NEP)
 11. Стромальна протеостаза (Clp)
 12. Тилакоїдна вставка білків (Sec/Alb3)
 13. Сигнали ROS
 14. Власний поділ пластид
 15. Кальцієві імпульси строми
 16. Обмін АТФ/НАДФН
 17. Спільний метаболічний пул
 18. Контроль якості білків (FtsH)
 19. Синхронізація з циклом клітини
 20. Енергетична автономія часткова
- 13) Хлоропласти – «депо ферментів»**
1. Рубіско (карбоксилаза/оксигеназа)
 2. Фосфорибулокіназа
 3. Тріозофосфатізомераза
 4. Гліцеральдегід-3-ФДГ
 5. Фруктозо-1,6-бісфосфатаза
 6. Седогептулозо-бісфосфатаза
 7. Рубілуозо-5-фосфатізомераза
 8. ФНАД-редуктаза
 9. АТФ-синтаза
 10. Цит b₆f комплекс
 11. Ферредоксин-НАДФ редукція
 12. Глутатіонредуктаза
 13. Аскорбатпероксидаза
 14. Карбоангідраза
 15. POR (пластидна)
 16. Синтез галактоліпідів (MGDG-синтаза)
 17. Крохмальсинтаза
 18. Грануло-протеїни (LHC)
 19. Фотосистемні ремонтні протеази (FtsH)
 20. Транслокази ТОС/ТІС
- 14) Рух хлоропластів**
1. Accumulation-відгук (накопичення)
 2. Avoidance-відгук (уникнення)

- | | |
|-------------------------------------|--|
| 3. Фототропіни (BL-сенсори) | 13. Топологія хлоропластів у мезофілі |
| 4. Актинові філаменти | 14. Швидкість переміщення |
| 5. Міозинові мотори | 15. Регуляція Ca^{2+} -сигналом |
| 6. Мікротрубочки (допоміжно) | 16. Енергетичні витрати руху |
| 7. Інтенсивність синього світла | 17. Відновлення після стресу |
| 8. Перерозподіл світла в клітині | 18. Мутації рухових білків |
| 9. Захист від надлишкового світла | 19. Зв'язок із фотоефективністю |
| 10. Добовий ритм рухів | 20. Мікроскопічні методи спостереження |
| 11. Локальний зсув спектра | |
| 12. Тургор і цитоплазматичний струм | |

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому співвідношення Chl a/b зазвичай вище у «сонячних» листків, ніж у «тіньових», і що це каже про архітектуру LHC-комплексів?
2. Навіщо рослині каротиноїди, якщо хлорофіли вже поглинають світло? Поясніть баланс між збором енергії та фотозахистом.
3. Коли збільшення загального вмісту хлорофілу не веде до зростання чистої продуктивності фотосинтезу? Наведіть два сценарії.
4. Чому деградація хлорофілу при старінні часто випереджає деградацію каротиноїдів? Який у цьому фізіологічний сенс?
5. У чому полягає «ціна» низького Chl a/b для тіньових листків з погляду азотного бюджету рослини?
6. Які пігментні зрушення очікуєте при стресі високого світла/тепла? Згадайте NPQ і ксантофільний цикл.
7. Як фосфорилування LHCP і «state transitions» допомагають оптимізувати використання світла при змінному спектрі/інтенсивності?
8. Чому у C_4 -рослин співвідношення пігментів і розподіл ФС можуть відрізнятися між обкладинними і мезофільними клітинами?
9. Чим відрізняється етіопласт від хлоропласту за пігментним складом і чому «озеленення» настільки залежить від світла?
10. Які обмеження у висновках дає оцінка «загальні каротиноїди за A_{470} » без хроматографії?
11. Чому SPAD-індекс може брехати на товстих/сукулентних листках, і як це перевірити лабораторно?
12. Як дефіцит азоту магнію відобразиться на пігментному профілі та співвідношенні Chl a/b?
13. Коли низький Fv/Fm не означає незворотне пошкодження ФСII? Розрізніть фотопригнічення і фотодеструкцію.
14. Чому рослини змінюють пігментний профіль при вирощуванні під «синім» «червоним» LED, хоча PPFD однаковий?
15. Який сенс мати рух хлоропластів (accumulation/avoidance) у різні години дня?
16. Як зміна співвідношення Chl a/b впливає на спектральну відбивну здатність листка у видимому діапазоні (і чому це важливо для дистанційного моніторингу)?
17. Які ризики помилки виникають при перерахунку «мг пігментів на г сирої маси» «на площу листка»? Коли що краще?
18. Чому формули Арнона/Ліхтенгалера різні для ацетону й етанолу – і що трапиться, якщо їх переплутати?
19. Чому для оцінки «антиоксидантного щита» краще дивитися не лише на суму каротиноїдів, а й на співвідношення VAZ і динаміку NPQ?
20. Дайте аргументи «за/проти» твердження: «Високий Chl a/b – це завжди ознака стресу».

21. Які висновки про «сонце/тінь», живлення та стрес можна зробити, маючи лише три числа: Chl a, Chl b, Car?

III. Ситуаційні задачі

У всіх задачах із спектрофотометрією використовуйте (якщо не вказано інше) формули Ліхтенгалера для 80% ацетону:

$$\text{Chl a} = 12.25 \cdot A_{663} - 2.79 \cdot A_{647};$$

$$\text{Chl b} = 21.50 \cdot A_{647} - 5.10 \cdot A_{663};$$

$$\text{Car} = (1000 \cdot A_{470} - 1.82 \cdot \text{Chl a} - 85.02 \cdot \text{Chl b})/198.$$

Розраховуйте $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$ у кюветі, далі – перерахунок на зразок ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сирової маси) з урахуванням розведення та маси тканини.

- Базові розрахунки (сонячний листок).** $A_{663}=0,812$; $A_{647}=0,325$; $A_{470}=0,410$; об'єм екстракту 10,0 мл; взято 0,200 г листка.
а) Обчисліть Chl a, Chl b, Car ($\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$); б) перерахунок у $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ FW; в) Chl a/b.
- Тіньовий листок.** $A_{663}=0,590$; $A_{647}=0,410$; $A_{470}=0,355$; інше як у (1).
а) Розрахуйте пігменти; б) порівняйте Chl a/b із (1) – поясніть різницю.
- Вплив розчинника.** Той самий зразок виміряли в 96% етанолі ($A_{664}=0,640$; $A_{648}=0,400$; $A_{470}=0,360$).
а) Розрахуйте пігменти формулами для етанолу ($\text{Chl a}=13.36 \cdot A_{664}-5.19 \cdot A_{648}$; $\text{Chl b}=27.43 \cdot A_{648}-8.12 \cdot A_{664}$; $\text{Car}=(1000 \cdot A_{470}-3.27 \cdot \text{Chl a}-104 \cdot \text{Chl b})/229$).
б) Поясніть, чому не можна змішувати набори коефіцієнтів.
- Стрес світлом (NPQ).** Після темної адаптації $F_0=300$, $F_m=1450$. На робочому світлі $F_s=420$, $F_m'=900$.
а) Обчисліть F_v/F_m , $Y(II)=(F_m'-F_s)/F_m'$ та $\text{NPQ}=(F_m-F_m')/F_m'$.
б) Інтерпретуйте – чи є фотопригнічення і як воно корелює з Car?
- Онтогенез.** Три листки одного виду: молодий ($A_{663}=0,42$; $A_{647}=0,20$; $A_{470}=0,18$), зрілий (0,78; 0,34; 0,32), старіючий (0,50; 0,28; 0,30).
а) Розрахуйте Chl a/b і Car/Chl(total) для кожного; б) побудуйте словесний тренд «старіння».
- Дефіцит N Mg (демо-дані).** У варіанті N–: Chl(total)=1,85 $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$, Chl a/b=1,25; у варіанті Mg–: Chl(total)=1,10 $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$, Chl a/b=1,45.
Поясніть різницю в картинах хлорозу і пігментних показниках.
- Ксантофільний цикл.** До і після 20 хв дуже яскравого світла Car зросли з 0,35 до 0,52 $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$, NPQ – з 0,4 до 1,5.
Зв'яжіть ці зміни з V–A–Z-перетвореннями та фотозахистом.
- SPAD-калібрування.** Для 10 листків: середній SPAD=39, середній Chl(total)=1,65 $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$; стандартні відхилення 3 і 0,18 відповідно; кореляція $r=0,86$.
Як побудувати робочу лінійну модель $\text{Chl} = a \cdot \text{SPAD} + b$ і перевірити її придатність?
- ТШХ.** Для екстракту отримані Rf: 0,18; 0,30; 0,50; 0,72. Стандартна система (петролейний ефір:ацетон 7:3).
Зіставте плями з імовірними пігментами (Chl b, Chl a, лютеїн, β -каротин) і поясніть логіку.
- Сонце тінь у тій самій рослині.** «Сонячний» листок: Chl a/b=2,3; Car/Chl=0,28. «Тіньовий»: 1,6; 0,18.
Зробіть 3 висновки про ЛНС і фотозахист.
- Етіюляція → озеленення.** Етіюльований проросток: $A_{663} \approx 0$; піку Pchl_{ide} ~630–635 нм в етіопластах. Через 48 год світла $A_{663}=0,52$; $A_{647}=0,22$.
Поясніть перетворення Pchl_{ide}→Chl і роль ферменту POR.
- Помилка розведення.** Студент помилково помножив розраховані « $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$ » на об'єм вихідного екстракту 50 мл замість використаних 10 мл.
Поясніть, як виявити/виправити помилку на рівні протоколу та математики.

13. **Температурний стрес.** Після 10 хв при 45 °C Chl(total) знизився на 12%, Car – без змін, Fv/Fm впав із 0,80 до 0,72 і відновився до 0,78 за годину в темряві.
Чи є незворотні пошкодження ФСII? Який механізм відновлення?
14. **Світловий спектр.** Після 48 год під синім LED Chl a/b зменшився на 0,2, Car/Chl зріс на 0,05 порівняно з «червоним» LED (PPFD однаковий).
Поясніть, що це значить для збору енергії та фотозахисту.
15. **Перерахунок на площу.** З листка площею 25 см² отримано 8,0 мл екстракту;
Chl(total)=1,60 мг·мл⁻¹.
Обчисліть вміст хлорофілу на площу (мг·м⁻²) і поясніть, коли такий підхід корисніший, ніж «на г сирої маси».
16. **Міжвидове порівняння.** Вид А (C₃): Chl a/b=2,4; Car/Chl=0,30. Вид В (C₄): 3,0; 0,35.
Які фізіологічні припущення можна зробити щодо їх «сонячності», гідравліки та фотозахисту?
17. **Локальний хлороз.** На листку плями з Chl(total) у 2 рази нижчим за фон, Car/Chl незмінне; Fv/Fm у плямах 0,75, фон 0,80.
Назвіть 2–3 імовірні причини та як перевірити (мікроаналіз N/Mg, патогени, механічні пошкодження).
18. **DCMU-тест.** Після обробки DCMU Fv/Fm майже не змінюється, але Y(II)→0, NPQ↑.
Поясніть, що блокується і чому NPQ зростає.
19. **Відтворюваність.** У трикратних повторностях CV для Chl a – 5%, Chl b – 12%, Car – 18%.
Що оптимізувати в методиці, щоб зменшити дисперсію для каротиноїдів?
20. **«Дешевий» проксі-фотозахисту.** Є лише спектрофотометр. Запропонуйте простий індикатор на основі A₄₇₀ і співвідношень Chl, який приблизно відбиває силу фотозахисту (з урахуванням обмежень).
21. **Польова діагностика.** Маєте SPAD, портативний флуориметр і можливість взяти один зразок на спектрофотометрію. Яку мінімальну панель показників оберете, щоб за 1 день відрізнити «азотний дефіцит» від «світлового стресу», і чому?

Тема 9. Пластиди і пігменти фотосинтезуючих рослин

I. Основні поняття:

1) Пластидні пігменти: хлорофіли, каротиноїди, фікобіліни, їх фізичні, хімічні та оптичні властивості

- | | |
|--|--|
| 1. Хлорофіл a | 11. Фікоціанін (фікобіліновий білок) |
| 2. Хлорофіл b | 12. Фікоеритрин (фікобіліновий білок) |
| 3. Хлорофіл c | 13. Молярна екстинкція (ε) |
| 4. Хлорофіл d | 14. Спектр поглинання |
| 5. Хлорофіл f | 15. Флуоресценція хлорофілу (червона) |
| 6. Порфіринове (хлоринове) кільце | 16. Розчинність
(полярність/ліпофільність) |
| 7. Фітол (спиртовий залишок хлорофілу) | 17. Тонкошарова хроматографія (ТШХ – тонкошарова хроматографія) |
| 8. Каротини (вуглеводневі каротиноїди) | 18. УФ-Вид спектрофотометрія (UV-Vis – ультрафіолетово-видима спектрофотометрія) |
| 9. Ксантофіли (кисневмісні каротиноїди) | 19. Стоксів зсув |
| 10. Фікобіліни (водорозчинні тетрапірольні пігменти) | 20. Фотостабільність/фотодеструкція |

2) Біосинтез хлорофілів, каротиноїдів, фікобілінів; залежність від факторів

1. 5-амінолевулінова кислота (ALA – 5-амінолевулінова кислота)
2. Протопорфірин IX
3. Mg-хелатаза (фермент вставляння магнію)
4. Протохлорофілід оксидоредуктаза (POR – протохлорофілід редуктаза, світлозалежна)
5. Хлорофілід
6. Етерифікація фітом (утворення хлорофілу)
7. МЕР-шлях (2-С-метил-D-еритритол-4-фосфатний шлях)
8. MVA-шлях (мевалонатний шлях)
9. Геранілгеранілдифосфат (GGPP – геранілгеранілдифосфат)
10. Фітоенсинтаза (PSY – фітоенсинтаза)
11. Фітоендесатураза (PDS – фітоендесатураза)
12. Зета-каротин десатураза (ZDS – зета-каротин десатураза)
13. Лікопін β -циклаза (LCYB – лікопін β -циклаза)
14. Віолаксантин-зеаксантиновий цикл (VAZ-цикл)
15. Фенілаланінамоніаліаза (PAL – фенілаланінамоніаліаза)
16. Кальконсинтаза (CHS – кальконсинтаза)
17. Світлова індукція транскрипції
18. Дефіцит азоту (вплив на тетрапірольний шлях)
19. Дефіцит магнію (вплив на хлорофіл)
20. Дефіцит заліза (вплив на перенос електронів)

3) Непластидні пігменти: антоціани, флавори, флавоноли

1. Антоціани (вакуолярні пігменти)
2. Антоціанідин (аглікон антоціанів)
3. Ціанідин (антоціанідин)
4. Пеларгонідин (антоціанідин)
5. Дельфінідин (антоціанідин)
6. Флавори (клас флавоноїдів)
7. Флавоноли (клас флавоноїдів)
8. Кверцетин (флавонол)
9. Кемпферол (флавонол)
10. Аглікон/глікозид (форма сполуки)
11. Копігментація
12. Залежність кольору від pH
13. Вакуоля (локалізація)

14. Ультрафіолетовий екран (флавоноли)
15. Глікозилтрансфераза (фермент)
16. Метилування/ацилювання флавоноїдів
17. Антиоксидантна активність
18. Полімерні конденсати (таніни)
19. Світлозалежна індукція біосинтезу
20. Фотозахисна роль у молодих листках

4) Роль пігментів у пристосуванні до освітлення

1. Антенний комплекс (LHC – антенний комплекс)
2. LHCP (комплекс збору світла фотосистеми II)
3. LHCI (комплекс збору світла фотосистеми I)
4. Нефотохімічне гасіння (NPQ – нефотохімічне гасіння)
5. Зеаксантин (учасник NPQ)
6. Віолаксантин (VAZ-цикл)
7. Антероксантин (VAZ-цикл)
8. Співвідношення хлорофіл a/b
9. Фотоінгібіція (пригнічення фотосистем II)
10. Ремонт білка D1 (цикл PSII-repair)
11. Перерозподіл станів
12. Товщина палисадної тканини (сонячні/тіньові листки)
13. Фотоаклімація (довготривала)
14. Короткочасна фотозахиста (qE-компонента NPQ)
15. Пул пластохінону (PQ – пластохінон)
16. Пластоціанін (PC – пластоціанін)
17. Баланс АТФ/НАДФН (енергетичне співвідношення)
18. Світловий спектр (червоний/синій/зелені ділянки)
19. Градієнт pH у тилакоїдах
20. Квантовий вихід фотосинтезу

5) Енергетика і хімізм фотосинтезу

1. Хеміосмоз
2. Протонний рушійний потенціал (Δp – протонний рушійний потенціал)
3. Мембранний потенціал ($\Delta \psi$ – мембранний потенціал)
4. Градієнт pH (ΔpH – градієнт pH)
5. АТФ-синтаза (CF₀CF₁-АТФ-синтаза)
6. Електронтранспортний ланцюг (ЕТЛ)
7. Z-схема (роль двох фотосистем)
8. Редокс-потенціал (E₀')
9. Квантовий вихід (Φ – квантовий вихід)

10. Квантові витрати (мінімум фотонів/продукт)
 11. Фотоліз води (ОЕС – кисневиділяючий комплекс)
 12. Цикл Q (в цитохромному комплексі b₆f)
 13. Пластохінон/пластохінол (PQ/PQH₂)
 14. Пул переносників електронів
 15. Строма/просвіт тилакоїдів
 16. Осмотичне зчеплення (протонна помпа)
 17. Енергетичні рівні хлорофілу
 18. Триpletні стани й їх гасіння
 19. Синглетний кисень (¹O₂)
 20. Теплове розсіювання
- 6) Фотосинтез як поєднання світлових і темнових реакцій**
1. Цикл Кальвіна–Бенсона (темнова стадія)
 2. Рибulozo-1,5-бісфосфат (RuBP – рибulozo-1,5-бісфосфат)
 3. Рубіско (RuBisCO – рибulozo-1,5-бісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа)
 4. Гліцеральдегід-3-фосфат (GAP – гліцеральдегід-3-фосфат)
 5. Тріозофосфат-фосфатний переносник (TPT – переносник тріозофосфат–фосфат)
 6. Редокс-регуляція (ферредоксин-тіоредоксинова система)
 7. Баланс АТФ/НАДФН
 8. Регенерація RuBP
 9. Експорт тріозофосфатів (до цитозолу)
 10. Синтез сахарози (цитозоль)
 11. Синтез крохмалю (строма)
 12. Фотодихання (оксигеназна реакція RuBisCO)
 13. Активація ферментів світлом
 14. РН-зсув строми (луження)
 15. Малатний клапан (redox shuttle)
 16. Адаптація до зміни освітлення
 17. Інтермедіати фосфатів (3-ФГА, 1,3-БФГ)
 18. Обмеження CO₂ (концентраційні ефекти)
 19. Температурна залежність темнових реакцій
 20. Світло-темнове зчеплення швидкостей
- 7) Фотосистеми, реакційні центри та фотосинтетичні одиниці**
1. Фотосистема I (ФСІ – фотосистема I)
 2. Фотосистема II (ФСІІ – фотосистема II)
 3. P700 (спеціальна пара ФСІ)
 4. P680 (спеціальна пара ФСІІ)
 5. Реакційний центр (RC – реакційний центр)
 6. Антенний комплекс (LHC – антенний комплекс)
 7. QA (первинний акцептор ФСІІ)
 8. QB (вторинний акцептор ФСІІ)
 9. Цитохромний комплекс b₆f (b₆f – цитохром b₆f)
 10. Пластоціанін (PC – пластоціанін)
 11. Ферредоксин (Fd – ферредоксин)
 12. Ферредоксин-НАДФ редуктаза (FNR – ферредоксин-НАДФ редуктаза)
 13. Кисневиділяючий комплекс (ОЕС – кисневиділяючий комплекс)
 14. Фотосинтетична одиниця (антена + RC)
 15. Суперкомплекс PSII-LHCII
 16. Тилакоїдна мембрана (грани/строма-ламели)
 17. D1/D2 білки (ядро RC ФСІІ)
 18. CP43/CP47 (антенні білки ФСІІ)
 19. Ремонтний цикл PSII (turnover D1)
 20. Z-схема (послідовність ФСІІ→b₆f→ФСІ)
- 8) Фотофізичний етап; участь хлорофілу; рівні збудження**
1. Синглетне збудження (S₁)
 2. Триpletне збудження (T₁)
 3. Внутрішньомолекулярна конверсія (IC – внутрішня конверсія)
 4. Міжсистемний перехід (ISC – міжсистемний перехід)
 5. Флуоресценція (радіаційна релаксація)
 6. Резонансне перенесення енергії (FRET – передача Ферстера)
 7. Екситон (делокалізоване збудження)
 8. Час життя збудженого стану (τ)
 9. Квантовий вихід флуоресценції
 10. Коефіцієнт Стокса (Stokes shift)
 11. Молярна екстинкція (ε)
 12. Спектр збудження/випромінювання
 13. Гасіння енергії каротиноїдами
 14. Енергетичні пастки в RC
 15. Фотоблічінг (вицвітання)
 16. Конформаційна мобільність білка
 17. Диполь-дипольна взаємодія
 18. Радикальні стани RC
 19. Квантові переходи (S₀→S₁, S₁→S₀)

20. Температурна залежність флуоресценції
- 9) Квантові витрати та квантовий вихід**
 1. Квантовий вихід (Φ – молекул продукту/квант)
 2. Квантові витрати (мінімум фотонів/молекулу продукту)
 3. Квантова ефективність (QE – квантова ефективність)
 4. Актинометрія (вимірювання потоку фотонів)
 5. Фотонний потік (PPFD – щільність потоку фотонів)
 6. ФАР (фотосинтетично активна радіація, 400–700 нм)
 7. Квантова продуктивність O_2 (~1/8 O_2 /квант)
 8. Квантові втрати (тепло, флуоресценція)
 9. Насичення світлом (світлова крива)
 10. Обмеження CO_2 (концентраційний фактор)
 11. Ефект грідиентів протонів (Δp)
 12. Коефіцієнт використання світла
 13. Спектральна ефективність (червоне/далечервоне)
 14. Індукційні криві флуоресценції
 15. Коефіцієнт варіабельності F_v/F_m (максимальна ефективність ФСII)
 16. Енерговитрати на 1 триозофосфат
 17. Фотохімічна ефективність ФСII
 18. Нефотохімічне гасіння NPQ
 19. Коефіцієнт відбиття/поглинання
 20. Калібрування світла (квантові сенсори)
- 10) Ефект Емерсона та його значення**
 1. Ефект Емерсона (підсилення продуктивності)
 2. Червоне світло (~650–680 нм)
 3. Дальночервоне світло (~700–730 нм)
 4. Кооперація ФСII і ФСI
 5. Нециклічний ланцюг електронів
 6. Співвідношення аденозинтрифосфат/відновлена форма нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату
 7. Спектральна синергія
 8. Вимірювання виділення O_2
 9. Фотосинтетична швидкість (P_n – чиста фотосинтез)
 10. Перерозподіл антен
 11. Z-схема (послідовне збудження)
12. Монокроматор (джерело монохроматичного світла)
13. Комбінаційне освітлення (червоне+далечервоне)
14. Квантова продуктивність у змішаному спектрі
15. Оптимальна інтенсивність
16. Фотохімічне насичення
17. Переваги двофотонної моделі
18. Енергетичне узгодження P680/P700
19. Спектральні криві дії
20. Методика імпульсного освітлення
- 11) Фотохімічний етап: циклічний транспорт; фотосинтетичне фосфорилування; утворення АТФ**
 1. Циклічний транспорт електронів (навколо ФСI)
 2. Нециклічний транспорт (ФСII→ФСI)
 3. АТФ-синтаза (CF_0CF_1 -комплекс)
 4. Протонний градієнт (ΔpH)
 5. Мембранний потенціал ($\Delta \psi$)
 6. PGR5/PGRL1-шлях (циклічний ET через ФСI)
 7. NDH-шлях (хлоропластний NDH-комплекс)
 8. Q-цикл (в b_6f)
 9. Пластохінол (PQH_2)
 10. Пластоціанін (PC)
 11. Ферредоксин (Fd)
 12. Ферредоксин-НАДФ редуктаза (FNR)
 13. Баланс АТФ/НАДФН
 14. Фотосинтетичне фосфорилування (світлозалежний синтез АТФ)
 15. Протонна стехіометрія (H^+ /АТФ)
 16. Роль інтенсивності світла
 17. Регуляція pH просвіту тилакоїдів
 18. Нефотохімічне гасіння (NPQ)
 19. Термодинаміка спряження потоку H^+
 20. Інгібітори b_6f (антибіотики класу)
- 12) Локалізація, будова і функціонування фотосистеми II**
 1. PSII-суперкомплекс (ядро RC + LHCII)
 2. D1/D2 (реакційні білки)
 3. CP43/CP47 (антенні білки)
 4. P680 (спеціальна пара)
 5. QA/QB (акцепторні сайти)
 6. Кисневиділяючий комплекс (ОЕС; Mn_4CaO_5 -кластер)
 7. Тирозин-Z (TyrZ – донор до P680⁺)
 8. Грани (стоси тилакоїдів)
 9. Стромальні ламели

10. Екструзійні білки ОЕС (PsbO, PsbP, PsbQ)
11. Turnover D1 (ремонт фотопшкоджень)
12. Фотодеструкція при надсвітлі
13. Індукційна крива флуоресценції (OJIP-тест)
14. Фотохімічний квантовий вихід ФPSII
15. Кінетика закриття RC (QA⁻ накопичення)
16. Роль іонів Ca²⁺/Cl⁻ в ОЕС
17. Протонні канали PSII
18. Архітектура тилакоїдів (мікродоменність)
19. Асембля/дисасембля комплексів
20. Інгібітори PSII (діурон, атразин)

13) Нециклічний транспорт; фотоліз води; утворення НАДФН і кисню

1. Нециклічний ланцюг ($H_2O \rightarrow \text{ФСII} \rightarrow b_6f \rightarrow \text{ФСІ} \rightarrow \text{НАДФН}$)
2. Фотоліз води ($4e^- \text{ з } 2H_2O \rightarrow O_2$)
3. S-стани за Коком (S_0-S_4 – цикл Kok)
4. Вихід O_2 імпульсами (flash O_2 yield)
5. Тирозин-Z $\rightarrow$ P680⁺ редукція
6. Пластохінон/пластохінол (PQ/PQH₂)
7. Цитохромний комплекс b₆f
8. Пластоціанін (PC)
9. Фотосистема I (ФСІ)
10. Ферредоксин (Fd)
11. Ферредоксин-НАДФ редуктаза (FNR)
12. НАДФН (відновлений нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат)
13. АТФ
14. Протонний градієнт (створення у просвіті)
15. Роль світлового спектра (червоне/далечервоне)
16. Інгібітори ОЕС (аміни, фториди)
17. Витоки електронів (Mehler-реакція)

18. Фотозахист (NPQ, цикл VAZ)
19. Кінетика переносу і обмеження
20. Стехіометрія електронів/НАДФН

14) Продукти світлової стадії та шляхи їх використання

1. АТФ (енергетичний еквівалент)
2. НАДФН (відновний еквівалент)
3. Луження строми (підвищення pH)
4. Цикл Кальвіна–Бенсона (споживач АТФ/НАДФН)
5. Відновлення 3-фосфогліцерату $\rightarrow$ гліцеральдегід-3-фосфат
6. Регенерація RuBP (рибулозо-1,5-бісфосфат)
7. Експорт тріозофосфатів (TPT – переносник тріозофосфат–фосфат)
8. Синтез сахарози (цитозоль; SPS/SPP – сахарозофосфатсинтаза/сахарозофосфатаза)
9. Синтез крохмалю (строма; ADP-глюкоза)
10. Малатний клапан (перекидання відновних еквівалентів)
11. Фотодихання (споживання АТФ/редукційної сили)
12. Нітратна асиміляція (споживає НАДФН)
13. Баланс Рі (неорганічний фосфат)
14. Розподіл вуглецю крохмаль/сахароза
15. Регуляція світлом (редокс-активація ферментів)
16. Зв'язок із диханням мітохондрій
17. Відновлення глутатіону (антиоксидантний пул)
18. Сигналізація редокс-станом
19. Обмеження швидкістю споживання (sink-обмеження)
20. Термодинамічні межі (енергетичні витрати на молекулу продукту)

Питання для розвитку мислення

1. Чому в тіньолюбних листках підвищується частка Хл b (хлорофіл b) відносно Хл a (хлорофіл a), і як це змінює ефективність поглинання ФАР (фотосинтетично активна радіація)?
2. Як наявність центрального йона Mg²⁺ (магній) у порфіриновому кільці впливає на стабільність збуджених станів Хл a (хлорофіл a)?
3. Чим зумовлений різний розподіл каротинів і ксантофілів у трьохфазній системі, якщо НПР (неполярний розчинник) – бензин – замінити на ГКС (н-гексан)?

4. Чому NPQ (нефотохімічне гасіння) вважають «запобіжником» ФСII (фотосистема II), і як рН (водневий показник) просвіту тилакоїдів запускає цикл VAZ (віолаксантин–антероксантин–зеаксантин)?
5. Як ефект Емерсона (підсилення при червоному + дальньочервоному) довів кооперацію ФСII (фотосистема II) та ФСI (фотосистема I)?
6. Чому Fv/Fm (квантовий вихід фотохімії ФСII; Fv – змінна флуоресценція, Fm – максимальна) знижується під тривалим «синім» світлом ФАР (фотосинтетично активна радіація)?
7. Як дефіцит N (азот) і Mg^{2+} (магній) по-різному впливають на біосинтез Хл (хлорофілу) та білків LHC (антенний комплекс)?
8. Чому форміл-група (–CHO) у Хл b (хлорофіл b) зсуває λ_{max} (довжина хвилі максимуму) у «зеленішу» область порівняно з Хл a (хлорофіл a)?
9. Як температура t (температура) впливає на Δp (протонний рушійний потенціал) і швидкість синтезу АТФ у хлоропластах?
10. Чому циклічний транспорт електронів через ФСI (фотосистема I) збільшує співвідношення АТФ/НАДФН (відновлена форма нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату) без утворення O_2 (молекулярний кисень)?
11. Як зміна розміру PQ-пулу (пластохінон, рухомий переносник) впливає на розподіл потоку електронів між циклічним і нециклічним шляхами ЕТ (електронний транспорт)?
12. Чому фікобіліни (водорозчинні тетрапірольні пігменти) ефективно збирають світло в ціанобактерій, тоді як Хл (хлорофіл) – у рослинній антені LHC?
13. Як фотоліз води в ОЕС (кисневиділяючий комплекс) підтримує окиснювальну потужність P680⁺ у ФСII (фотосистема II)?
14. Чому деметалювання Хл (хлорофілу) до феофітину в кислоті змінює колір і спектр поглинання λ_{max} (довжина хвилі максимуму)?
15. Як співвідношення Хл a/b (хлорофіл a до хлорофілу b) використати як індикатор світлової адаптації за різних режимів ФАР (фотосинтетично активна радіація)?
16. Чому F₀ (мінімальна флуоресценція) зростає при пошкодженні РЦ (реакційний центр) ФСII (фотосистема II), і що це каже про стан QA (первинний пластохіноновий акцептор)?
17. Як ΔpH (різниця рН через мембрану) та $\Delta \psi$ (мембранний потенціал) по-різному роблять внесок у Δp (протонний рушійний потенціал) для CF₀CF₁-АТФ-синтази (фермент синтезу АТФ)?
18. Чому каротиноїди – ефективні квенчери АФК (активні форми кисню, англ. ROS – reactive oxygen species), а Хл (хлорофіл) – радше донор поглинутої енергії?
19. Як «тіньова» адаптація з підвищенням Хл b (хлорофіл b) впливає на продуктивність за насичувального світла ФАР (фотосинтетично активна радіація)?
20. Чому при трьохфазному розділенні частина ксантофілів (кисневмісні каротиноїди) залишається у спиртовій фазі з ЕтОН (етанол)?
21. Як інгібування цит b₆f (цитохромний комплекс b₆f) змінить співвідношення АТФ/НАДФН (аденозинтрифосфат/відновлена форма нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату) і флуоресценцію Хл (хлорофілу)?

III. Ситуаційні задачі

1. У зразку листків Fv/Fm (квантовий вихід ФСII) знизився з 0,80 до 0,65 після 2 год «синього» світла ФАР (фотосинтетично активна радіація). Запропонуйте механізм зниження (NPQ – нефотохімічне гасіння; ROS – активні форми кисню) і план відновлення.
2. У трьохфазному поділі верхній НПР-шар (неполярний розчинник – бензин) став блідим. Які кроки підсилять екстракцію каротинів (регулювання V – об'єм; повторні промивки; заміна на ГКС – н-гексан)?

3. Після кислотної обробки екстракту колір зсунуто в буро-зелений. Поясніть утворення феофітину (деметалювання Хл – хлорофілу) та запропонуйте зворотне відновлення Mg^{2+} (магній) у хелаті.
4. При спектрофотометрії УФ-Вид (ультрафіолетово-видимий спектр) піки Хл а/Хл b (хлорофілів а/б) перекриваються. Як розділити внески (деконволюція, похідні спектри) і перевірити ТШХ (тонкошарова хроматографія)?
5. Листки після яскравого світла мають підвищений зеаксантин (учасник VAZ – віолаксантин–антероксантин–зеаксантин). Як це вплине на NPQ (нефотохімічне гасіння) та Fm (максимальна флуоресценція)?
6. У досліді з ФСІ-специфічним опроміненням зросла продукція АТФ без зростання НАДФН (відновлена форма нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату). Поясніть активацію циклічного ЕТ (електронний транспорт) через ФСІ (фотосистема І).
7. У водній фазі (H_2O – вода) трьохфазного поділу з'явився зелений відтінок. Назвіть імовірні причини (Ем – емульсія; іонізація хлорофілінів – солей хлорофілінової кислоти) та способи усунення.
8. При інгібуванні цит b₆f (цитохром b₆f) виявили падіння Δp (протонний рушійний потенціал) і АТФ. Як це проявиться у F₀, Fm та індукційній кривій ХлF (флуоресценція хлорофілу)?
9. Дві партії рослин: «тіньова» (високий Хл b – хлорофіл b) і «сонячна» (вищі каротиноїди). Передбачте різницю в NPQ (нефотохімічне гасіння) і стійкості до ROS (активні форми кисню).
10. У зразку з дефіцитом Mg^{2+} (магній) падає вміст Хл (хлорофілу) і змінюється Хл а/б. Запропонуйте корекцію живлення та очікувані зміни поглинання ФАР (фотосинтетично активна радіація).
11. Після додання ПАР (поверхнево-активна речовина) у трьохфазному поділі шари не розходяться. Запропонуйте дії для руйнування Ем (емульсії): солювання (NaCl – натрій хлорид), центрифугування, зміна співвідношення V (об'ємів).
12. У темп. стресі t=10 °C знизилась швидкість синтезу АТФ при сталому світлі. Поясніть роль в'язкості мембрани у Δp (протонний рушійний потенціал) та роботі CF₀CF₁-АТФ-синтази (фермент синтезу АТФ).
13. У спектрі з'явився додатковий пік ~480 нм. Поясніть внесок ксантофілів (кисневмісні каротиноїди) та перевірте ТШХ (тонкошарова хроматографія) з ГКС:ацетон (н-гексан:ацетон).
14. За світлового насичення ФАР (фотосинтетично активна радіація) зросла ChlF (флуоресценція хлорофілу), але фіксація CO₂ (вуглекислий газ) стагнує. Вкажіть обмеження на стороні РЦ (реакційний центр) ФСІІ чи регенерації RuBP (рибулозо-1,5-бісфосфат).
15. У культурі ціанобактерій під «зеленим» світлом зросли фікобіліни (водорозчинні тетрапіроли). Як це змінить передачу енергії до РЦ (реакційний центр) і ефективність?
16. Після кислоти з'явився феофітин (деметалювання Хл – хлорофілу). Розробіть протокол відновлення Mg^{2+} (магній) у хелаті та критерії успіху за λ_{max} (довжина хвилі максимуму).
17. У досліді «темнова адаптація» F₀ (мінімальна флуоресценція) знизилась, Fv/Fm (квантовий вихід) зріс. Поясніть перерозподіл станів QA (первинний акцептор) і готовність РЦ (реакційний центр) ФСІІ (фотосистема ІІ).
18. При нестачі Fe (залізо) зменшилась активність ФСІ (фотосистема І). Поясніть роль Fe-S кластерів у переносі електронів ЕТ (електронний транспорт) і наслідки для НАДФН (відновлена форма нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату).
19. Для оцінки «сонячної» школи листків потрібно швидко відокремити каротиноїди. Запропонуйте три кроки оптимізації трьохфазного поділу (НПР – неполярний розчинник; V – об'єм; EtOH – етанол).

20. У фотометрії сарафінових проб лінійність калібрування для β -каротину (β -ізомер каротину) порушена на високих С (концентрація). Запропонуйте підхід: розведення, діапазон λ (довжина хвилі), корекція фонового розсіяння.
21. Після стресу світлом виміряно високий NPQ (нефотохімічне гасіння) і низький ETR (швидкість транспорту електронів). Сформулюйте план повернення балансу: зміна спектру ФАР (фотосинтетично активна радіація), охолодження, антиоксиданти проти ROS (активні форми кисню).

Тема 10-11. Біохімізм фотосинтезу рослин типу C-3, C-4, САМ-фотосинтезу

I. Основні поняття:

1. Темнова фаза фотосинтезу
2. Цикл Кальвіна–Бенсона–Башема (C₃-путь)
3. Рубіско (RuBisCO) – карбоксилазна активність
4. Рубіско – оксигеназна активність
5. Рибulozo-1,5-бісфосфат (RuBP)
6. 3-фосфогліцерат (3-ФГА, 3-PGA)
7. 1,3-бісфосфогліцерат (1,3-BPG)
8. Гліцеральдегід-3-фосфат (ГАП, GAP)
9. Дигідроксіацетонфосфат (ДГАФ, DHAP)
10. Фруктозо-1,6-бісфосфат (FBP)
11. Фруктозо-1,6-бісфосфатаза (FBPase)
12. Седогептулозо-1,7-бісфосфат (SBP)
13. Седогептулозо-1,7-бісфосфатаза (SBPase)
14. Рибulozo-5-фосфат (Ru5P)
15. Рибулокіназа / фосфорибулокіназа (PRK)
16. Рибозо-5-фосфат (R5P)
17. Ксилулозо-5-фосфат (X5P)
18. Еритрозо-4-фосфат (E4P)
19. Седогептулозо-7-фосфат (S7P)
20. Транскетолаза
21. Трансальдолаза
22. Утилізація тріозфосфатів (TPU)
23. Неорганічний фосфат (Pi) – рециркулювання
24. Баланс АТФ/НАДФН у стромі
25. Розподіл вуглецю: сахарозо-крохмалеутворення
26. Експортер тріозфосфатів (TPT) хлоропласта
27. Крохмальсинтаза та фосфорилаза крохмалю
28. Сахарозофосфатсинтаза (SPS)
29. Фотодихання (зв'язок із C₃ темною фазою)
30. C₄-фотосинтез (шлях Гетча–Слека)
31. Просторова сепарація (мезофіл–оболонкова клітина пучка)
32. Фосфоенолпіруваткарбоксилаза (PEPC)
33. Карбоангідраза (CA)
34. Оксалоацетат (ОАА)
35. Малат (L-малат)
36. Аспартат (Asp-шатл)
37. Малатдегідрогеназа (NADP- або NAD-специфічна)
38. Декарбоксилази C₄: NADP-ME тип
39. Декарбоксилази C₄: NAD-ME тип
40. Декарбоксилази C₄: PEP-карбоксикіназа (PEPCK) тип
41. Піруват–орнітиновий перенос та піруваттранслоказа хлоропласта
42. Піруватфосфатдікіназа (PPDK)
43. Цикл регенерації PEP
44. Концентрування CO₂ у клітинах обгортки пучка
45. Клітинно-органельна компартментація в C₄ (хлоропласт/мітохондрія/пероксисома)
46. Енергетична вартість C₄-шляху (додаткові АТФ на CO₂)
47. Регуляція PEPC (фосфорилування/інгібітори)
48. Листкова анатомія “кранц” (Kranz)
49. САМ-фотосинтез (Crassulacean Acid Metabolism)
50. Добова (циркадна) сепарація фіксації та відновлення CO₂
51. САМ-фази I–IV (нічна фіксація, ранкове перемикання, денна декарбоксиляція, вечірнє перемикання)
52. Нічна фіксація CO₂ PEPC з утворенням ОАА

53. Відновлення ОАА до малату в цитозолі
54. Транспортування малату у вакуолю (тонопластні переносники)
55. Закислення вакуолі (акумуляція яблучної кислоти)
56. Денна декарбоксиляція (NADP-ME/NAD-ME/PEPCK-CAM варіанти)
57. Виділення CO₂ у хлоропласті та насичення Rubisco
58. Денні обмеження продохів (stomatal closure)
59. Реасиміляція CO₂ циклом Кальвіна в САМ
60. Перемикання між C₃/САМ (САМ-cycling, САМ-idling)
61. Енергетична вартість САМ і ефективність води (WUE)
62. Регуляція PEPCK у САМ (нічне фосфорилування)
63. Роль цукрів у забезпеченні PEP для нічної фіксації
64. Малатдегідрогеназа та маликензима у САМ
65. Транспорт аніонів органічних кислот через тонопласт (ALMT/CLC)
66. Баланс АТФ/НАД(Р)Н при денній декарбоксиляції САМ
67. Інтерконверсія тріозфосфатів і регенерація RuBP у САМ
68. Обмеження TPU/Pi при високій швидкості декарбоксиляції
69. Температурна та світлова чутливість темнових реакцій (C₃/C₄/САМ)
70. Інтеграція темної фази з електронтранспортним ланцюгом (постачання NADPH/АТФ)

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому темнова стадія потребує продуктів світлових реакцій – АТФ і НАДФН – і як це задає межі швидкості фіксації CO₂?
2. Яка роль карбоксилювання RuBP (рибулозо-1,5-бісфосфат) ферментом RuBisCO (рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа) у визначенні квантового виходу, і як на це впливають співвідношення CO₂ (вуглекислий газ)/O₂ (кисень)?
3. Чому стехіометрія «на 3 CO₂ – 9 АТФ + 6 НАДФН» у циклі Кальвіна–Бенсона є необхідною, і як дефіцит Pi (неорганічний фосфат) зупиняє експорт ТП (тріозофосфати)?
4. Як світлова активація через систему Fd–Trx (ферредоксин–тіоредоксин) і луження рН строми (рН – водневий показник) синхронізують світлові та темнові реакції?
5. Чому RuBisCO (рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа) еволюційно зберегла оксигеназну активність, і яке фізіологічне значення має фотодихання C₂ (фотодихальний шлях)?
6. Чим принципово відрізняються первинні акцептори CO₂ у C₃ (рибулозо-1,5-бісфосфат), C₄ (фосфоенолпіруват) та САМ (фосфоенолпіруват у нічний час) і як це міняє енергетику АТФ ?
7. Які декарбоксилювальні шляхи C₄-рослин – NADP-ME (малат-ензим, кофактор НАДФ – нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат), NAD-ME (кофактор НАД – нікотинамідаденіндинуклеотид) та PEP-CK (фосфоенолпіруваткарбоксикиназа) – і чому вони по-різному чутливі до світла?
8. Як САМ (кислотний метаболізм товстолистих) підвищує WUE (ефективність використання води) ціною додаткових витрат АТФ ?
9. Чому ТРТ (переносник тріозофосфат–фосфат) є «вузьким місцем» між строною і цитозолем, і як дисбаланс Pi (неорганічний фосфат) зсуває розподіл «крохмаль/сахароза»?
10. Як TPU-обмеження (використання тріозофосфатів) проявляється у кривих A–Ci (асиміляція–міжклітинний CO₂), і чому підвищення CO₂ (вуглекислий газ) не завжди піднімає Pn (чиста асиміляція)?

11. Чому підвищення температури t (температура) часто збільшує фотодихання C_2 (фотодихальний шлях), знижуючи чистий вихід АТФ на фіксований вуглець?
12. Як азотне живлення N (азот) впливає на вміст RuBisCO і потенціал P_n (чиста асиміляція) у C_3 -культур?
13. Чим пояснюється перевага C_4 -рослин у високих t та низькому CO_2 , і яку роль відіграє PEPCase (фосфоенолпіруваткарбоксилаза)?
14. Як LAI (індекс площі листя) і архітектоніка крон впливають на інтегральну фіксацію CO_2 та HI (частка врожаю)?
15. Чому баланс редукційної сили НАДФН між фотосинтезом і нітратною асиміляцією змінює розподіл вуглецю?
16. Яке значення має малатний клапан (перенесення відновних еквівалентів через малат/оксалоацетат) для підтримання співвідношення АТФ/НАДФН?
17. Як збагачення вуглекислим газом CO_2 у теплиці змінює добовий хід P_n (чиста асиміляція) і частку сахарози/крохмалю?
18. Чому спектральний склад LED (світлодіод) зі збагаченням червоного впливає на регенерацію RuBP (рибулозо-1,5-бісфосфат), а синій – на регуляцію через Fd–Trx (ферредоксин–тіоредоксин)?
19. Як калій K^+ і рН апопласту (рН – водневий показник) керують завантаженням флоєми і дальнім транспортом асимілянтів?
20. Чим «джерело–стік» (орган–джерело/орган–споживач) обмежує HI (індекс частка врожаю) навіть при високому P_n (чиста асиміляція)?
21. Які компроміси між підвищенням WUE (ефективність використання води) і збереженням високого PPFD (щільність потоку фотосинтетичних фотонів) у світлокультурі?

III. Ситуаційні задачі

1. За 3 CO_2 цикл Кальвіна–Бенсона потребує 9 АТФ і 6 НАДФН. Розрахуйте, скільки АТФ/НАДФН потрібно для 6 CO_2 , і скільки ТП (тріозофосфати) теоретично експортується.
2. У листку P_i (неорганічний фосфат) у стромі зменшили на 50 %. Передбачте, як це вплине на роботу ТРТ (переносник тріозофосфат–фосфат) і співвідношення «крохмаль/сахароза».
3. При 35 °C і низькому CO_2 спостерігається падіння P_n (чиста асиміляція). Поясніть внесок фотодихання C_2 (фотодихальний шлях) і як зменшення O_2 вплинуло б на результат.
4. C_4 -рослина з типом NADP-ME (малат-ензим, кофактор НАДФ) у хмарний день зменшує продуктивність. Чому світлова залежність б'є саме по декарбоксилюванню?
5. САМ-рослина при дефіциті води підвищила WUE (ефективність використання води). Оцініть, як це змінить частку нічної фіксації CO_2 і витрати АТФ.
6. Задайте криву $A-C_i$ (асиміляція–міжклітинний CO_2) для C_3 : знайдіть ділянку TPU-обмеження (використання тріозофосфатів) і поясніть її зв'язок із дефіцитом P_i (неорганічний фосфат).
7. Дано LAI=3 (індекс площі листя) і PPFD=800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (щільність потоку фотонів). Оцініть, як збільшення LAI до 5 змінить інтегральний захват світла й чи не виникне самозатінення P_n (чиста асиміляція).
8. У варіанті з високим N (азот) зріс вміст RuBisCO (рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа). Побудуйте очікувану різницю в P_n –PPFD (чиста асиміляція–світло) між контролем і підживленням.
9. При збагаченні CO_2 -enrichment до 800 ppm (частин на мільйон) змінився добовий баланс «крохмаль/сахароза». Передбачте зсув, враховуючи роботу ТРТ (переносник тріозофосфат–фосфат).

10. У C_4 -рослини PEPCase (фосфоенолпіруваткарбоксилаза) інгібували, але RuBisCO залишилась незмінною. Поясніть падіння P_n (чиста асиміляція) попри активну RuBisCO.
11. У досліді з нічною температурою $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ САМ (кислотний метаболізм товстолистих) зменшив накопичення яблучної кислоти. Висуньте механістичне пояснення зміни WUE (ефективність використання води).
12. Листок демонструє високе R_d (темнове дихання) вночі. Як це вплине на ранковий запас крохмалю і старт P_n (чиста асиміляція)?
13. Блокада b ϵ f-комплексу (цитохромний переносник) зменшила утворення АТФ. Покажіть, як дефіцит АТФ обмежить регенерацію RuBP (рибулозо-1,5-бісфосфат) у темновій стадії.
14. У флоемі знизився вміст K^+ . Сформулюйте наслідки для осмотичного завантаження і швидкості далекого транспорту асимілянтів (джерело—стік).
15. При дефіциті P_i (неорганічний фосфат) цукри «застрягли» у стромі. Спрогнозуйте, як зміниться активність AGPase (АДФ-глюкозопірофосфорилаза) та частка крохмалю у світлий час.
16. Внесення нітрату NO_3^- (нітрат-іон) підняло попит на НАДФН. Поясніть, як це змінить розподіл ТП (тріозофосфати) між сахарозою і крохмалем.
17. Два сорти пшениці: у першого вище HI (частка врожаю), у другого – вище LAI (індекс площі листя). Обґрунтуйте очікувані відмінності в P_n (чиста асиміляція) та кінцевому врожаї.
18. Після переходу на червоно-білий LED (світлодіод) зросла P_n (чиста асиміляція), але виник TPU-ліміт (використання тріозофосфатів). Запропонуйте шлях зняття обмеження через P_i (неорганічний фосфат).
19. При $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ C_3 -рослина різко втратила P_n (чиста асиміляція). Розкладіть внесок зростання C_2 -фотодихання (фотодихальний шлях) і дестабілізації ферментів темної стадії.
20. Увечері експорт сахарози впав через слабкий градієнт у флоемі. Як зміна рН (водневий показник) апопласту і рівня K^+ може відновити потік?
21. У теплиці підняли CO_2 до 1000 ppm (частин на мільйон) і тримали PPFD $600\text{ мкмоль м}^{-2}\text{ с}^{-1}$ (щільність потоку фотонів). Спрогнозуйте зміни P_n (чиста асиміляція), частки крохмалю та добового графіка сахарози.

Модуль II. Енергетичні процеси в рослинних клітинах. Мінеральне живлення. Ріст та розвиток рослин

Тема 12-13. Значення дихання рослин і сутність цього процесу. Типи бродіння та значення їх для рослин

I. Основні поняття:

1) Історія розвитку вчення про дихання

1. Антуан Лавуазьє
2. Поняття «повільного горіння»
3. Луї Пастер
4. Ефект Пастера
5. Сергій Костичев
6. Олексій Бах
7. Олександр Паладін
8. Манометр Варбурга
9. Респірометр
10. Дихальний коефіцієнт (ДК, RQ)

11. Ендосимбіотична гіпотеза
12. Хемоосмотична теорія
13. Альтернативна оксидаза (АОХ, АOX)
14. Цитохромна теорія дихання
15. Фосфорилування
16. Субстратне фосфорилування
17. Окисне фосфорилування
18. Метод поглинання CO_2 лугом (KOH, NaOH)
19. «Життєва сила» (віталізм)

20. Метаболічні шляхи дихання
- 2) Дихання як основна складова частина обміну речовин**
 1. Метаболізм
 2. Катаболізм
 3. Анаболізм
 4. Гліколіз
 5. Піровиноградна кислота (піруват)
 6. Окисне декарбоксилювання пірувату
 7. Цикл трикарбонових кислот (ЦТК; цикл Кребса)
 8. Ланцюг перенесення електронів (ЛПЕ)
 9. Аденозинтрифосфат (АТФ, АТР)
 10. Аденозиндифосфат (АДФ, АДФ)
 11. Нікотинамідаденіндинуклеотид (НАД⁺/НАДН, NAD⁺/NADH)
 12. Нікотинамідаденінфосфат відновлений (НАДФН, NADPH)
 13. Флавінаденіндинуклеотид (ФАД/ФАДН₂, FAD/FADH₂)
 14. Субстрати дихання
 15. Дихальний коефіцієнт (ДК, RQ)
 16. Температурний коефіцієнт (Q₁₀)
 17. Енергетичний баланс
 18. Регуляція дихання
 19. Перехід до бродіння
 20. Функціональне значення дихання
- 3) Субмікроскопічна будова та функції мітохондрій. Роль мітохондрій у диханні**
 1. Зовнішня мембрана мітохондрії
 2. Внутрішня мембрана мітохондрії
 3. Кристи
 4. Матрикс
 5. Міжмембранний простір
 6. Комплекс I (НАДН-дегідрогеназа)
 7. Комплекс II (сукцинатдегідрогеназа)
 8. Комплекс III (цитохром bc₁)
 9. Комплекс IV (цитохромоксидаза)
 10. Комплекс V (АТФ-синтаза)
 11. Кардіоліпін
 12. Мітохондріальна ДНК (мтДНК)
 13. Транслокази ТОМ/ТІМ
 14. Альтернативна оксидаза (АОХ, АОХ)
 15. Мітохондріальні переносники (обмінник АДФ/АТФ; шатли)
 16. Протонний мотивуючий потенціал (Δp)

17. Мембранний потенціал (ΔΨ)
18. Динаміка мітохондрій (злиття і поділ)
19. Мітофагія
20. Реактивні форми кисню (РФК, ROS – reactive oxygen species)
- 4) Локалізація процесів дихання, особливості, інтенсивність, значення**
 1. Цитозоль
 2. Матрикс мітохондрії
 3. Внутрішня мембрана мітохондрії
 4. Зовнішня мембрана мітохондрії
 5. Пероксисоми
 6. Гліоксисоми
 7. Міжмембранний простір мітохондрії
 8. Ланцюг перенесення електронів
 9. Протонний мотивуючий потенціал (Δp)
 10. Мембранний потенціал (ΔΨ)
 11. Парціальний тиск кисню (pO₂)
 12. Температурний коефіцієнт (Q₁₀)
 13. Клімактеричне дихання плодів
 14. Контрольоване атмосферне середовище (КАС – контрольоване атмосферне середовище)
 15. Респірометрія
 16. Манометрія Варбурга
 17. Поглинання вуглекислого газу лугом (гідроксид калію КОН)
 18. Питома інтенсивність дихання (на масу або площу)
 19. Альтернативна оксидаза (АОХ)
 20. Дихальний коефіцієнт (ДК, RQ)
- 5) Теорії О. М. Баха та О. І. Паладіна**
 1. Теорія стадійних окиснень (школа О. М. Баха)
 2. Дихальний ланцюг
 3. Оксидоредуктази
 4. Дегідрогенази
 5. Цитохроми
 6. Цитохромоксидаза
 7. Перенесення електронів поетапне
 8. Теорія зв'язку окиснення з фосфорилуванням (О. І. Паладін)
 9. Окисне фосфорилування
 10. Субстратне фосфорилування
 11. Макроергічні фосфатні зв'язки
 12. Перенесення протонів через внутрішню мембрану
 13. Фосфорилування на АТФ-синтазі

14. Зчеплення окиснення і фосфорилування
 15. Інгібітори ланцюга перенесення електронів
 16. Резпіраторний контроль (контроль синтезом аденозинтрифосфату)
- 6) Субстрати дихання. Дихальний коефіцієнт**
1. Глюкоза
 2. Фруктоза
 3. Сахароза
 4. Крохмаль
 5. Триацилгліцероли (нейтральні жири)
 6. Жирні кислоти
 7. Аміносполуки (амінокислоти)
 8. Лимонна кислота
 9. Яблучна кислота
 10. Щавлевооцтова кислота
 11. Етанол
 12. Дихальний коефіцієнт (ДК, RQ – respiratory quotient)
 13. ДК для вуглеводів ($RQ \approx 1$)
 14. ДК для ліпідів ($RQ \approx 0,7$)
 15. ДК для органічних кислот ($RQ > 1$)
 16. Коефіцієнт використання кисню
 17. Питомі витрати субстрату
 18. Перерозподіл субстратів у онтогенезі
 19. Анаеробний метаболізм
 20. Аеробний метаболізм
- 7) Шляхи окиснення субстратів і залежність інтенсивності від умов та онтогенезу**
1. Гліколіз
 2. Окисне декарбоксилювання піровиноградної кислоти
 3. Цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса)
 4. Ланцюг перенесення електронів
 5. Окисне фосфорилування
 6. Пентозофосфатний шлях
 7. Бета-окиснення жирних кислот
 8. Гліюксилатний цикл
 9. Малат-аспартатний шатл
 10. Регуляція співвідношення аденозинтрифосфат/аденозиндифосфат
 11. Доступність кисню (аеробіоз/анаеробіоз)
 12. Температурний коефіцієнт (Q_{10})
13. Перехід на бродіння за гіпоксії
 14. Проростання насіння
 15. Клімактеричний пік дихання плодів
 16. Старіння тканин
 17. Субстратна доступність (вуглеводи/ліпіди)
 18. Стрес перезволоження ґрунту (гіпоксія коренів)
 19. Інгібітори та роз'єднувачі дихання
- 8) Типи бродіння**
1. Спиртове бродіння
 2. Молочнокисле бродіння (гомоферментативне)
 3. Молочнокисле бродіння (гетероферментативне)
 4. Пропіоновокисле бродіння
 5. Маслянокисле бродіння
 6. Оцтовокисле окиснення (аеробне)
 7. Піруватдекарбоксилаза
 8. Алкогольдегідрогеназа
 9. Лактадегідрогеназа
 10. Пропіонаткіназа
 11. Ацетаткіназа
 12. Clostridium (родина маслянокислого бродіння)
 13. Lactobacillus (родина молочнокислого бродіння)
 14. Propionibacterium (родина пропіоновокислого бродіння)
 15. Saccharomyces cerevisiae (дріжджі спиртового бродіння)
 16. Acetobacter (оцтовокислі бактерії)
 17. Анаеробіоз
 18. Трубка Дюрхема (збір газу)
 19. Вапняна вода (реакція на вуглекислий газ)
 20. Енергетичний вихід бродіння (субстратне фосфорилування)
- 9) Зв'язок дихання з бродінням за С. П. Костичевим**
1. Спільність гліколізу
 2. Піровиноградна кислота (піруват) – точка розгалуження
 3. Аеробіоз
 4. Анаеробіоз
 5. Регенерація нікотинамідаденіндинуклеотиду окисненого (НАД^+ , NAD^+)
 6. Відновлення нікотинамідаденіндинуклеотиду (НАДН , NADH)

7. Субстратне фосфорилування
 8. Окисне фосфорилування
 9. Кінцевий акцептор електронів – кисень (O_2)
 10. Ацетальдегід
 11. Етанол
 12. Молочна кислота (лактат)
 13. Дихальний ланцюг (цитохромна система)
 14. Інгібітори перенесення електронів
 15. Регуляція гліколізу (фосфофруктокіназа)
 16. Енергетичний вихід процесів
 17. Перемикання катаболізму залежно від кисню
 18. Баланс аденозинтрифосфат/аденозиндифосфат
 19. Вуглекислий газ як продукт катаболізму
 20. Метаболічна адаптація до гіпоксії
- 10) Ефект Пастера**
1. Аеробне гальмування бродіння (ефект Пастера)
 2. Перемикання з бродіння на дихання
 3. Аерація середовища
 4. Культура дріжджів
 5. Тісто під час бродіння
 6. Респіраторний контроль (контроль синтезом аденозинтрифосфату)
 7. Ланцюг перенесення електронів
 8. Окисне фосфорилування
 9. Регуляція гліколізу (фосфофруктокіназа)
 10. Споживання кисню
 11. Утворення вуглекислого газу
 12. Вимірювання газу у трубці Дюрхема
 13. Анаеростат (установка для анаеробіозу)
 14. Ферментаційна ємність
 15. Вапняна вода (підтвердження вуглекислого газу)
 16. Потік вуглецю через піровиноградну кислоту
 17. Зменшення швидкості спиртового бродіння
 18. Підвищення синтезу аденозинтрифосфату
 19. Енергетичний перерозподіл
 20. Практичне значення для хлібопечення та зберігання плодів

II. Питання для розвитку мислення

1. Як зміна співвідношення АДФ/АТФ регулює швидкість циклу Кребса та ланцюга перенесення електронів (ЛПЕ) у мітохондріях?
2. Чому ДК (дихальний коефіцієнт) для ліпідів нижчий за 1 і які агротехнічні висновки це дає для насіння з високим вмістом олії?
3. Які докази хемоосмотичної теорії (протонний градієнт ΔpH + мембранний потенціал $\Delta \Psi$) ви можете назвати для мітохондрій рослин?
4. Як альтернативна оксидаза, АОХ впливає на теплопродукцію в аroidах і на ефективність синтезу АТФ?
5. Порівняйте вклад НАДН і ФАДН₂ у синтез АТФ на АТФ-синтазі.
6. Чому при гіпоксії коренів активується спиртове бродіння і як це позначається на стійкості культур до перезволоження?
7. Як ефект Пастера пояснює різну швидкість утилізації глюкози дріжджами в аеробних та анаеробних умовах?
8. Чим відрізняються пентозофосфатний шлях, ПФШ і гліколіз з погляду енергетики й відновної еквівалентності?
9. Які є докази ендосимбіотичної природи мітохондрій у рослинних клітинах?
10. Чи можливий ДК > 1 для зелених плодів? Поясніть за рахунок декарбоксилування органічних кислот.

11. Чому каталаза і пероксидаза (ПОД) по-різному працюють із H_2O_2 в апопласті й пероксисомах?
12. Як ЦПК (цикл трикарбонових кислот; цикл Кребса) інтегрований із амінокислотним обміном (аніляція/деамінація)?
13. Поясніть зв'язок β -окиснення жирних кислот у пероксисомах і гліоксилатного циклу у гліоксисомах під час проростання олійних культур.
14. Як температурний коефіцієнт Q_{10} для дихання впливає на розрахунок енергетичних втрат під час зберігання продукції?
15. Чому оцтовокисле бродіння відносять до аеробних окиснень, хоча продукт – оцтова кислота?
16. Який сенс альтернативного шунта через АОХ під час холодового стресу?
17. У чому полягає внесок О. М. Баха (окисно-відновні ланцюги) та О. І. Паладіна (теорія фосфорилування) в сучасні уявлення про дихання?
18. Чому пропіоновокисле бродіння не типове для рослин, але важливе для агроєкосистем (силажування, мікробні співтовариства)?
19. Як зміна парціального тиску O_2 у сховищах впливає на баланс дихання/бродіння і накопичення етанолу в тканинах плодів?
20. Які аргументи за і проти концепції “високого ДК = низька енергетична ефективність” у контексті різних субстратів?
21. Як РФК (реактивні форми кисню) модулюють сигнальні шляхи під час інтенсивного дихання і як це відбивається на активності каталази?

III. Ситуаційні задачі

1. Партія яблук зберігається при $10\text{ }^\circ\text{C}$. Інтенсивність дихання з $Q_{10}=2$ (температурний коефіцієнт). Оцініть, як зміниться витрата субстрату при зниженні до $5\text{ }^\circ\text{C}$, та поясніть вплив на АТФ і масові втрати.
2. Насіння ріпаку (високий ліпідний запас) має ДК $\approx 0,7$. Поясніть, чому швидке проростання потребує активного β -окиснення і гліоксилатного циклу, та які наслідки для дихальної енергетики.
3. У сховищі для томатів встановили $3\%\text{ O}_2$ і $5\%\text{ CO}_2$. Опишіть, як це зменшить бродіння (спиртове) і пригальмує дихання; які ризики ацетальдегіду.
4. При заболоченні поля кукурудзи корені зазнали гіпоксії. Поясніть перехід на спиртове бродіння, накопичення етанолу/лактату, роль АДГ (алкогольдегідрогеназа) і наслідки для росту.
5. У пророщуванні пшениці додали інгібітор АОХ (альтернативна оксидаза). Передбачте ефекти на теплопродукцію, ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів) і чутливість до холоду.
6. Дріжджі у двох колбах: аеробна та анаеробна. За однакової глюкози у анаеробній – CO_2 більше. Поясніть ефект Пастера і різницю виходу АТФ/моль глюкози.
7. Плоди банана при $15\text{ }^\circ\text{C}$ різко посилили дихання (клімактеричний пік). Запропонуйте режим КАС (контрольоване атмосферне середовище) для продовження лежкості.
8. Насіння сої з високою вологістю під час сушіння нагрівається. Як зміниться активність каталази і ПОД (пероксидаза) та рівень РФК, які ризики для схожості?
9. У зразках листків шпинату активність каталази за нашою методикою в 3 рази вища, ніж у термооброблених. Що це означає для функціонального стану пероксисом/мітохондрій?

10. У респірометрі без КОН (гідроксид калію) $\Delta V \approx 0$, а з КОН – значне зменшення об'єму. Поясніть склад газової суміші й обчисліть ДК.
11. У бульбах картоплі за низького O_2 накопичився лактат. Які зрушення рН і як це вплине на ферменти гліколізу?
12. Силосування: на етапі формування масиву відбувається молочнокисле бродіння. Оцініть, як воно стабілізує рН і пригнічує сторонні мікрофлори.
13. У зелених плодах цитратний пул високий. Чому можливий ДК > 1 на ранніх стадіях досягання?
14. У досліді з дріжджами, додаючи CN^- (ціаніди, інгібітори цитохромоксидази), спостерігають різкий перехід на бродіння. Поясніть механізм і безпекові обмеження.
15. Для розсади томата пропонують передпосівну обробку, що “підвищує дихання”. Оцініть ризик виснаження запасів і зниження стійкості до посухи.
16. У зберіганні зерна пшениці підвищили вологість на 3%. Як це вплине на інтенсивність дихання, температуру маси (самонагрівання) і втрати сухих речовин?
17. Рослини ароїдних виділяють тепло під час цвітіння. Поясніть роль АОХ і “роз’єднання” окисного фосфорилювання.
18. Під час пророщування насіння соняшнику спостерігають швидке споживання НАДН у мітохондріях. Як це пов’язано з перетворенням ліпідів на цукри?
19. Дві генотипно різні лінії пшениці: у однієї активність каталази вища за однакових умов. Як це пов’язано зі стійкістю до посухи (контроль РФК)?
20. В оцтовокислому бродінні *Acetobacter* окиснює етанол до ацетату при наявності O_2 . Чому це не “класичне” бродіння з погляду енергетики?
21. У сховищі винограду підвищився запах спирту. Запропонуйте корекцію вентиляції (підняти O_2 , знизити CO_2), щоб зупинити анаеробні процеси.

Тема 14. Загальна картина хімізму та енергетики дихання

I. Основні поняття:

1) Анаеробна фаза дихання (гліколіз), етапи, субстратне фосфорилювання

1. Гліколіз
2. Цитозоль (цитоплазма)
3. Гексокіназа
4. Фосфофруктокіназа
5. Альдолаза
6. Тріозофосфатізомераза
7. Гліцеральдегід-3-фосфатдегідрогеназа
8. Фосфогліцераткіназа
9. Фосфогліцератмутаза
10. Енолаза
11. Піруваткіназа
12. Піровиноградна кислота (піруват)
13. Аденозинтрифосфат (АТФ)
14. Аденозиндифосфат (АДФ)

15. Нікотинамідаденіндинуклеотид у відновленій формі (НАДН)
16. Нікотинамідаденіндинуклеотид у окисненій формі (НАД⁺)
17. Неорганічний фосфат (Pi)
18. Субстратне фосфорилювання
19. Фосфоенолпіровиноградна кислота
20. 1,3-бісфосфогліцерат

2) Аеробна фаза дихання. Цикл ди- і трикарбонових кислот (цикл Кребса): хімізм, енергетика, значення

1. Мітохондріальний матрикс
2. Піруватдегідрогеназний комплекс
3. Тіамінпірофосфат (ТПФ)
4. Ліпоева кислота (ліпоамід)
5. Коензим А (КоА)
6. Ацетилкоензим А (ацетил-КоА)

7. Цитратсинтаза
8. Аконітаза
9. Ізоцитратдегідрогеназа
10. α -Кетоглутаратдегідрогеназний комплекс
11. Сукциніл-КоА-синтетаза (сукцинаттіюкіназа)
12. Сукцинатдегідрогеназа
13. Фумараза
14. Малатдегідрогеназа
15. Гуанозинтрифосфат (ГТФ)
16. Щавлевооцтова кислота (оксалоацетат)
17. Декарбоксілювання
18. Анаплеротичні реакції

3) Будова електронно-транспортного ланцюга та особливості його функціонування

1. Внутрішня мембрана мітохондрії
2. Комплекс I (НАДН-дегідрогеназний комплекс)
3. Комплекс II (сукцинатдегідрогеназа)
4. Комплекс III (цитохром bc_1)
5. Комплекс IV (цитохромоксидаза)
6. Комплекс V (аденозинтрифосфат-синтаза)
7. Коензим Q (убіхінон, coenzyme Q)
8. Цитохром c (cytochrome c)
9. Протонний електрохімічний градієнт (Δp)
10. Мембранний потенціал ($\Delta \Psi$)
11. Хемоосмотичне зчеплення
12. Альтернативна оксидаза (АОХ)
13. Роз'єднувач окисного фосфорилування
14. Інгібітори перенесення електронів (наприклад, ротенон, ціанід)

15. Малат-аспартатний шатл
16. Перенесення електронів
17. Перекачування протонів
18. Нікотинамідаденіндинуклеотид у відновленій формі (НАДН)
19. Флавінаденіндинуклеотид у відновленій формі (ФАДН₂)
20. Кінцевий акцептор електронів – кисень (O₂)

4) Загальна картина хімізму та енергетики дихання

1. Катаболізм
2. Анаболізм
3. Енергетичний баланс аденозинтрифосфату (АТФ)
4. Окисне фосфорилування
5. Субстратне фосфорилування
6. Ланцюг перенесення електронів
7. Температурний коефіцієнт (Q_{10})
8. Респіраторний контроль
9. Роз'єднання окисного фосфорилування
10. Реактивні форми кисню (РФК, ROS)
11. Антиоксидантні системи (наприклад, каталаза, пероксидази)
12. Метаболічне перемикання аеробіоз/анаеробіоз
13. Інтеграція гліколізу, циклу трикарбонових кислот і електронного транспорту
14. Транспорт метаболітів через мембрани
15. Ефективність перетворення енергії (Р/О співвідношення)

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому гліколіз у цитозолі дає небагато АТФ, але критично важливий для подальшого окиснення у ЦТК (цикл трикарбонових кислот)?
2. Як співвідношення АДФ/АТФ регулює швидкість гліколізу та потік через ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів)?
3. Поясніть, чому відновлена форма НАД⁺/НАДН і ФАД/ФАДН₂ дають різний внесок у синтез АТФ.
4. Чому субстратне фосфорилування у гліколізі не може повністю замінити окисне фосфорилування на АТФ-синтазі?
5. Як зміна Δp (протонний мотивуючий потенціал) і $\Delta \Psi$ (мембранний потенціал) на внутрішній мембрані мітохондрій впливає на вихід АТФ?

6. Чому ДК (дихальний коефіцієнт, RQ) для ліпідів зазвичай < 1 , а для органічних кислот може бути > 1 ?
7. Навіщо рослинам АОХ (альтернативна оксидаза), якщо вона зменшує синтез АТФ?
8. Як інгібітори ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів), наприклад ціаніди, змінюють баланс НАДН/НАД⁺ і швидкість гліколізу?
9. Чому ПФК (фосфофруктокіназа) вважається «дроселем» гліколізу і як на неї впливають АТФ та цитрат із ЦТК (цикл трикарбонових кислот)?
10. Чим пояснюється амфіболічна природа ЦТК – одночасна роль у катаболізмі й анаболізмі?
11. Чому у холодостійких видів активація АОХ (альтернативна оксидаза) може бути корисною, попри втрати АТФ?
12. Яку роль відіграє НАДФН, утворений у пентозофосфатному шляху, для антиоксидантних систем, що захищають ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів)?
13. Чому при дефіциті кисню регенерація НАД⁺ через бродіння є життєво необхідною для підтримання гліколізу?
14. Як Q₁₀ (температурний коефіцієнт) дихання впливає на реальні енергетичні витрати плодів під час зберігання?
15. Чому ФАДН₂ входить у ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів) пізніше за НАДН і як це зменшує вихід АТФ?
16. Чи завжди підвищення швидкості дихання означає вигоду для росту, якщо зважити на витрати АТФ на ремонт і антиоксидантний захист?
17. Чому перенасичення ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів) електронами підвищує утворення РФК (реактивні форми кисню), і як це гальмує синтез АТФ?
18. Як співвідношення вуглеводи/ліпіди як субстратів зрушує ДК (дихальний коефіцієнт, RQ) і що це каже про енергетику тканини?
19. Чому «теоретичний» вихід АТФ з глюкози відрізняється від «реального» у клітині, якщо врахувати протікання протонів і транспорт метаболітів?
20. Як гліоксилатний цикл у гліоксисомах допомагає проросткам олійних культур швидко підживити ЦТК (цикл трикарбонових кислот) вуглецевими скелетами?
21. Де у «загальній картині» дихання розташовані головні регуляторні «вузли» – ПФК (фосфофруктокіназа), піруватдегідрогеназний комплекс, комплекси I–IV ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів) – і чому саме там?

III. Ситуаційні задачі

1. У камері зберігання яблук температура знизилась з 10 °C до 5 °C. Оцініть, як це вплине на швидкість дихання, якщо Q₁₀ (температурний коефіцієнт) ≈ 2 , і як це змінить сумарні витрати АТФ за добу.
2. В експерименті з листовими дисками інгібували комплекс IV ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів) ціанідами. Поясніть очікувані зміни у співвідношенні НАДН/НАД⁺ (нікотинамідаденіндинуклеотид, відновлена/окиснена форма) та швидкості гліколізу.
3. Паростки пшениці перевели у гіпоксію. Поясніть, як зміниться частка субстратного фосфорилування в загальному синтезі АТФ і чому активується спиртове бродіння для регенерації НАД⁺.
4. У проростках ріпаку домінують ліпіди як субстрат. Поясніть, чому ДК (дихальний коефіцієнт, RQ) < 1 і як бета-окиснення та гліоксилатний цикл підживлюють ЦТК (цикл трикарбонових кислот).
5. У плодів банана спостерігають клімактеричний пік дихання. Поясніть, як зміни у потоках НАДН/ФАДН₂ вплинуть на вихід АТФ і на швидкість старіння.
6. Введення інгібітора комплексу I ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів) (ротенон) у суспензію мітохондрій. Які наслідки для окиснення НАДН і синтезу АТФ, якщо комплекс II працює?

7. У досліді з дріжджами аерація різко зменшила газоутворення. Інтерпретуйте це як ефект Пастера через перехід з бродіння на аеробне дихання в ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів).
8. У листках шпинату за низьких температур зросла експресія АОХ (альтернативна оксидаза). Поясніть, як обхід цитохромного шляху стабілізує Δp (протонний мотивуючий потенціал) і знижує утворення РФК (реактивні форми кисню, ROS), але зменшує АТФ.
9. У респірометрі без поглинача CO_2 отримали приріст об'єму газу, а з лугом – зменшення. Обчисліть ДК (дихальний коефіцієнт, RQ) і визначте домінівний субстрат.
10. Після обробки роз'єднувачем окисного фосфорилування знизився синтез АТФ, хоча транспорт електронів у ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів) залишився високим. Поясніть механізм дії роз'єднувача на Δp (протонний мотивуючий потенціал).
11. У зелених плодах із великим пулом органічних кислот на ранніх стадіях дозрівання виміряно ДК (дихальний коефіцієнт, RQ) > 1 . Обґрунтуйте, як декарбоксилювання зсуває баланс газів.
12. У мітохондріальній суспензії підвищили АДФ. Чому зростає швидкість дихання (резпіраторний контроль) і як це впливає на продукцію АТФ ?
13. Порівняйте енергетичний вихід з 1 молекули глюкози при повному окисненні та при спиртовому бродінні. Вкажіть, як змінюється частка субстратного та окисного фосфорилування у загальному АТФ-балансі.
14. У коренях кукурудзи після перезволоження ґрунту накопичився лактат. Поясніть, як молочнокисле бродіння підтримує регенерацію НАД⁺ і що буде з рН цитозолу.
15. При інгібуванні піруватдегідрогеназного комплексу знижується приплив ацетилкоензиму А у ЦТК (цикл трикарбонових кислот). Як це позначиться на утворенні НАДН/ФАДН₂ та синтезі АТФ ?
16. У проростків соняшнику різко зросла потреба в відновниках для антиоксидантної системи. Поясніть роль НАДФН з пентозофосфатного шляху у підтримці роботи каталази й пероксидази та стабільності ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів).
17. На фоні надлишку сахарози у вакуолі швидкість гліколізу сповільнилась. Обґрунтуйте зворотну регуляцію через цитрат із ЦТК (цикл трикарбонових кислот) та високий рівень АТФ.
18. У досліді зі «сухим диханням» насіння при підвищеній температурі спостерігають втрати сухих речовин. Оцініть роль Q_{10} (температурний коефіцієнт) і витрати АТФ на підтримку гомеостазу.
19. Аерація пожвавила оксидацию ФАДН₂ через комплекс II ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів). Чому приріст АТФ менший, ніж при еквімолярному потоці НАДН?
20. У плодосховищі підвищили частку кисню до оптимуму і знизили вуглекислий газ. Поясніть, як це змістить метаболізм від бродіння до аеробного дихання у ЛПЕ (ланцюг перенесення електронів) та зменшить запах етанолу.
21. У мітохондріях аroidних під час термогенезу активується АОХ (альтернативна оксидаза, АОХ). Поясніть, як «шунтування» електронів підвищує теплоутворення за рахунок зниження синтезу АТФ.

Тема 15-16. Пентозофосфатний шлях дихання, хімізм, особливості, значення. Екологія дихання

I. Основні поняття:

1. Пентозофосфатний шлях дихання: хімізм, особливості, значення

1. Пентозофосфатний шлях (ПФШ)
2. Окисний етап ПФШ
3. Неокисний етап ПФШ
4. Глюкозо-6-фосфат (Г-6-Ф)
5. 6-фосфоглюконат (6-ФГ)
6. Рибулозо-5-фосфат (Р-5-Ф)
7. Рибозо-5-фосфат (Риб-5-Ф)
8. Ксилулозо-5-фосфат (Ксил-5-Ф)
9. Еритрозо-4-фосфат (Е-4-Ф)
10. Фруктозо-6-фосфат (Фр-6-Ф)
11. Транскетолаза (ТК; кофермент – тіамініпрофосфат, ТПФ)
12. Трансальдолаза (ТА)
13. Глюкозо-6-фосфатдегідрогеназа (Г6ФДГ)
14. 6-фосфоглюконатдегідрогеназа (6-ФГДГ)
15. Нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат відновлений (НАДФН)
16. Нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат окиснений (НАДФ⁺)
17. Аскорбат-глутатіоновий цикл (АГЦ)
18. Гексозомонофосфатний шунт (ГМШ)
19. Неорганічний фосфат (Рi)
20. Редокс-гомеостаз клітини

2) Гліколатно-гліоксилатний (фотореспіраторний) шлях: локалізація, хімізм, значення

1. Фотореспірація (гліколатно-гліоксилатний цикл)
2. Рибулозобіфосфаткарбоксилаза-оксигеназа (RuBisCO)
3. 2-фосфогліколат (2-ФГ)
4. Фосфогліколатфосфатаза
5. Гліколат
6. Гліколатоксидаза
7. Пероксид водню (H₂O₂)
8. Каталаза
9. Гліоксилат
10. Трансаміназа гліоксилату → гліцин
11. Гліцин
12. Комплекс гліциндекарбоксилази (ГДК)

13. Серин-гідроксиметилтрансфераза (СГМТ)

14. Серин
15. Гліцераткіназа
16. Система глутамінсинтетаза – глутаматсинтаза (ГС–ГОГАТ)
17. Амоній (NH₄⁺) реасиміляція
18. Хлоропласт – пероксисома – мітохондрія (послідовність органел)
19. Співвідношення кисню до вуглекислого газу (O₂/CO₂)
20. Витрати аденозинтрифосфату (АТФ) на рециклізацію

3) Відносна самотійність шляхів дихання; зв'язок ПФШ з гліколізом, циклом трикарбонових кислот та іншими шляхами

1. Шлях Ембдена–Меєргофа–Парнаса (ЕМП; гліколіз)
2. Цикл трикарбонових кислот (ЦТК)
3. Глюконеогенез
4. Перехрестя метаболітів: глюкозо-6-фосфат (Г-6-Ф)
5. Перехрестя метаболітів: фруктозо-6-фосфат (Фр-6-Ф)
6. Перехрестя метаболітів: гліцеральдегід-3-фосфат (ГА-3-Ф)
7. Тріозофосфат/фосфат-антипорт (ТФ/Ф-антипорт)
8. Малат-аспартатний човник (МАЧ)
9. Аденозинтрифосфат/аденозиндифосфат (АТФ/АДФ) – енергетичне співвідношення
10. Нікотинамідаденіндинуклеотид (НАД⁺/НАДН) – цитозоль/мітохондрія
11. Нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (НАДФ⁺/НАДФН) – цитозоль/пластиди
12. Анаплеротичні реакції (поповнення ЦТК)
13. Фосфатний пул (Рi-пул)
14. Аlostерична регуляція гліколізу (фосфофруктокіназа, піруваткіназа)
15. Ізотопне мічення вуглецю ¹³C
16. Метаболічний флюкс-аналіз (MFA)
17. Баланс виходу вуглецю (втрати CO₂ у ПФШ)

18. Рибулозо-1,5-біфосфатна регенерація (зв'язок з циклом Кальвіна)
19. Перенаправлення потоків за окиснювального стресу
20. Компартменталізація: цитозоль – пластиди – мітохондрії

4) Зміна інтенсивності та шляхів дихання як адаптація в онтогенезі

1. Гетеротрофна фаза проростка
2. Автотрофний перехід проростка
3. Біогенез мітохондрій
4. Перебудова енергетичного метаболізму
5. Джерело–стік (source–sink) у розвитку органів
6. Альтернативна оксидаза (АОХ; альтернативний шлях дихання)
7. Цитохромний шлях окиснення (цитохромс-оксидаза)
8. Ліпогенез і мембранобудова
9. Осмопротектанти (пролін, бетаїн)
10. Перекисне окиснення ліпідів (ПОЛ)
11. Антиоксидантні ферменти (пероксидази, супероксиддисмутаза)
12. Ретроградний сигнальний обмін (із пластид/мітохондрій до ядра)
13. Тіоредоксинова система (Trx; редокс-регуляція)
- 14.

Нікотинамідаденіндинуклеотидкін аза (НАДК)

15. Програмування продуктивності органів
16. Ремобілізація запасів (крохмаль, ліпіди)
17. Перехід до генеративної фази – зсув потоків
18. Інтенсивність гліколізу у меристемах
19. Зміна частки фотореспірації у зрілих листках
20. Онтогенетичний контроль експресії ферментів ПФШ

5) Залежність дихання від умов середовища: температура, вологість, світло, CO₂, O₂, мінеральне живлення

1. Температурний коефіцієнт реакції (Q₁₀)
2. Оптимум температури для дихання
3. Водний потенціал тканин

4. Відносна вологість повітря (ВВП)
5. Продихова провідність
6. Внутрішньоклітинна концентрація вуглекислого газу (C_i)
7. Фотосинтетично активна радіація (ФАР)
8. Спектральний склад світла (синє/червоне)
9. Співвідношення O₂/CO₂ у мезофілі
10. Гіпоксія ґрунту (перезволоження)
11. Аерація кореневої зони
12. Дефіцит фосфору (P)
13. Дефіцит магнію (Mg)
14. Дефіцит сірки (S)
15. Надлишок нітратів (NO₃⁻) у живленні
16. Солонцевий стрес (NaCl)
17. Тепловий стрес листка (перегрів)
18. Дифузне освітлення (розсіювання світла)
19. Антиоксидантні біостимулятори (листяні обробки)
20. Агроекологічна оптимізація (полив, густина, живлення)

6) Залежність дихання від внутрішніх факторів: онтогенез клітини/органу, вміст води, спеціалізація

1. Меристема (апикальна/латеральна)
2. Мезофіл листка
3. Епідерма (секреторні клітини, воскоутворення)
4. Флоема (ситоподібні трубки, навантаження сахарози)
5. Ксилема (транспорт води; енергетичні витрати супутніх тканин)
6. Вміст води клітини (гідратація/зневоднення)
7. Осмотичний потенціал цитоплазми
8. Редокс-гомеостаз (GSH/GSSG – відновлений/окиснений глутатіон)
9. Глутатіонредуктаза (ГР)
10. Тіоредоксинова система (Trx)
11. Кальцієвий сигнал (Ca²⁺)
12. Транскрипційні фактори редокс-відгуку
13. Малатний шунт (обхідні шляхи ЦТК)
14. Спеціалізація запасуючих органів (бульби, зернівки)

15. Активність
транскетолази/трансальдолази у
запасуючих тканинах
16. Пул рибозо-5-фосфату для синтезу
РНК/ДНК
17. Інтенсивність гліколізу у
кореневих волосках

18. Частка фотореспірації у C₃- та C₄-
рослин
19. Баланс
аденозинтрифосфату/аденозиндифосфату
(АТФ/АДФ)
20. Компарменталізація метаболізму
(цитозоль – пластиди – мітохондрії)

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому ПФШ вважають основним постачальником НАДФН у ненасінних тканинах і як це впливає на антиоксидантний захист?
2. Поясніть, як співвідношення АТФ/АДФ і НАДФН/НАДФ⁺ регулює «переключення» між ПФШ і гліколізом.
3. Які реакції окисного етапу ПФШ генерують НАДФН і що це означає для відновлювального біосинтезу (ліпіди, феноли)?
4. Чим відрізняється вуглецевий вихід ПФШ від гліколізу з точки зору втрат/перерозподілу C-скелетів?
5. Для яких органів/тканин рослин посилення ПФШ є найбільш фізіологічно виправданим і чому (наприклад, меристема, запасуючі органи)?
6. Як посуха змінює баланс між ПФШ і гліколізом, і які агротехнічні рішення з цього випливають?
7. У чому біохімічна логіка неокисного етапу ПФШ (транскетолаза, трансальдолаза) для перерозподілу пентоз і гексоз?
8. Які продукти ПФШ інтегруються в цикл Кальвіна через Р-5-Ф і Р-1,5-БФ у світлових умовах?
9. Чому гліколатно-гліоксилатний шлях вважають енергетично витратним, але адаптивно корисним?
10. Як просторове розмежування (пероксисома–мітохондрія–хлоропласт) забезпечує ефективність фотореспірації?
11. Поясніть, як підвищення O₂ і зниження CO₂ стимулює фотореспірацію через оксигеназну активність RuBisCO.
12. Яку роль відіграють ПФШ і фотореспірація у відновленні глутатіону (GSH) та переробці реактивних форм кисню (РФК)?
13. Як змінюється маршрут дихання впродовж онтогенезу насінини–проростка–вегетативного органа?
14. Порівняйте «вартість» в АТФ і відновній еквівалентності ПФШ, гліколізу та ЦТК за різних режимів освітлення.
15. Чому надлишок нітратів у живленні може непрямо посилювати ПФШ?
16. Які ферменти ПФШ є ключовими точками регуляції і як на них впливають стреси?
17. За яких умов (світло/темрява, CO₂/O₂) фотореспірація зменшує чисту продуктивність фотосинтезу, але підвищує стійкість?
18. Як вміст води клітини зсуває інтенсивність дихання і частку ПФШ?
19. Які метаболіти фотореспірації інтегруються в амінокислотний обмін (гліцин, серин) та які наслідки це має?
20. Наведіть приклади спеціалізації органів (листок, корінь, насіння), де маршрути дихання суттєво різняться.
21. Як агрономічні практики (освітлення, густота стояння, підживлення) можуть свідомо «переналаштовувати» частку ПФШ у загальному диханні?

III. Ситуаційні задачі

1. Після внесення сірки та бору посилюється синтез фенолів у листках ріпаку. Поясніть, через який шлях дихання забезпечується НАДФН для фенілпропаноїдного шляху.
2. У кукурудзи в умовах високого світла і низької вологості зростає утворення РФК. Запропонуйте метаболічне пояснення посилення ПФШ.
3. На темній стадії паростків соняшнику виявлено зниження ПФШ і підвищення гліколізу. Обґрунтуйте таку перебудову енергетики.
4. При перенасиченні посіву азотом спостерігають підвищену активність нітратредуктази (НіР). Як ПФШ підтримує цей процес?
5. У пшениці за холоду активується фотореспірація. Поясніть, чому це може захищати фотосистеми, попри втрати вуглецю.
6. У листках сої під час посухи зростає вміст проліну. Поясніть зв'язок із потоком НАДФН із ПФШ.
7. Схема годування томата під лампами з високою часткою синього світла призвела до зростання вмісту флавоноїдів. Обґрунтуйте участь ПФШ.
8. При гіпоксії коренів огірка активується спиртове бродіння. Як зміниться частка ПФШ і чому?
9. У рисі відзначено підвищення співвідношення гліцерату до серину. Проінтерпретуйте це як індикатор зміни фотореспірації.
10. На ранніх етапах проростання гороху (сорт «Грегор») виявлено високий попит на нуклеотиди. Покажіть, як ПФШ забезпечує рибозо-5-фосфат.
11. За солонцюватих ґрунтів у буряка посилюється глутатіон-залежна детоксикація. Обґрунтуйте джерело відновної еквівалентності.
12. У картоплі в бульбах (темрява) зростає активність транскетолази. Що це говорить про неокисний ПФШ і перерозподіл цукрів?
13. У світлий час доби листок переживає надлишкове збудження фотосистем. Як фотореспірація «поглинає» АТФ/НАДФН і стабілізує фотохімію?
14. У ріпаку після обприскування антиоксидантним біостимулятором падає рівень РФК. Поясніть, як ПФШ працює в комплексі з аскорбат-глутатіоновим циклом.
15. При дефіциті магнію у винограду погіршується фіксація CO_2 . Як зміниться відносний внесок фотореспірації?
16. Під час зрошення огірка в теплиці зростає вологість повітря, але падає інтенсивність світла. Як це вплине на ПФШ і гліколіз у листках?
17. У меристемах кореня пшениці спостерігають високий рівень НАДФН-залежного біосинтезу ліпідів. Обґрунтуйте роль ПФШ.
18. У листків C_4 -рослин (кукурудза) фотореспірація нижча, ніж у C_3 . Поясніть механізм і агрономічні наслідки для енергетики дихання.
19. Після зниження інтенсивності світла у томата спостерігають підвищення гліколізу. Як це пов'язано з потребою в АТФ на фоні меншого ПФШ?
20. У люцерни при підвищенні O_2 (аерація) змінюється співвідношення гліцин/серин. Як це відобразиться на потоці через пероксисоми й мітохондрії?
21. На етапі наливу зерна у пшениці зростає потреба в рибозі для синтезу РНК. Запропонуйте живлення/світловий режим, що підтримує ПФШ без зниження продуктивності.

Тема 17-18. Загальні питання кореневого живлення рослин. Функції кореневої системи і процес вбирання поживних речовин рослиною

I. Основні поняття

1) Історія мінерального живлення

Лібих; Лоозі; Кноп; Сакс; Гельригель; Арнон; Гогленд; Штольтц; закон мінімуму; закон толерантності; есенціальність елементів; культура водних розчинів; поживні розчини Гогленда–Арнона; гідропоніка; іономіка; аналітичні методи (атомно-абсорбційна спектроскопія); міжелементні взаємодії; мобільність елементів; симптоми дефіциту/токсичності; агрохімія.

2) Мембранний транспорт іонів

Плазматична мембрана; протонна помпа (H^+ -АТФаза); електрохімічний градієнт; канали (K^+ -канали, аніонні канали); переносники (симпортери, антипортери); аквапорини; деполяризація/гіперполяризація; потенціал плазмалеми; насос протонів–залежний транспорт; цитозольний буфер; кальцієвий сигнал; ендо-/екзоцитоз; клітинна стінка; протопласт; апопласт; симпласт; плазмодесми; каспарієва смужка; протонні градієнти в ризосфері.

3) Пасивне/активне поглинання

Дифузія; масовий потік; адсорбція на поверхні кореня; активний транспорт; вторинно-активний транспорт; дихання кореня; енергетична вартість транспорту; потенціал води; ізоелектрична точка стінки; іонна сила розчину; конкуренція катіонів; антагонізм $K-Ca-Mg$; ізотерми поглинання; обмінна ємність ґрунту; деплеційна зона; кореневі волоски; муцилагін; екзометаболіти.

4) Радіальний та висхідний транспорт

Апопластний шлях; симпластний шлях; ендодерма; екзодерма; ксилема; транспіраційний потік; кореневий тиск; гідравлічна провідність; лігнін; суберин; гуттація; кавітація; потенціал води; градієнт концентрацій; буферування у паренхімі; навантаження у ксилемі; інтерсистемний транспорт; бар'єри у корі; роль кальцію у стінці; роль бору в пектинових зв'язках.

5) Низхідний транспорт і кругообіг

Флоема; навантаження сахарози; компаньйон-клітини; джерело–стік; реутилізація елементів; мобільність у флоемі (Fe, Ca, B – низька); фітогормони та транспорт; сигнали «попиту»; ремобілізація з листків; амінокислотні форми переносу; флоемні хелати; флоемна рН-регуляція; бар'єри у плодах; «конкуренція» органів; добова динаміка.

6) Функції кореневої системи

Закріплення; поглинання води/іонів; екзосекреція органічних кислот; симбіози (мікориза, ризобії); регуляція рН ризосфери; бар'єр патогенам; депонування вуглеводів; формування архітектури; сигнальна комунікація (гормони); аерація; вплив структури ґрунту; пластичність кореня; реакція на дефіцити; регенерація корневих волосків; кореневі насосні витрати; зональність (меристема, зона розтягнення, диференціація); трофіка; кореневі екsudати.

7) Корінь як орган перетворень

Редукція нітрату; асиміляція амонію; синтез амінокислот; органічні кислоти; фенольні сполуки; поліаміни; фітосидерофори; фосфатази; сульфатредукція; глутатіон; хелатування металів; іонні обміни; ROS-метаболізм; пероксисоми кореня; детоксикація алюмінію; секреція муцилагіну; полімеризація у стінці; транспорт цукрів у корінь; взаємодія з мікробіотою.

8) Позакореневе живлення

Проникнення через кутикулу; продихове проникнення; ПАР (поверхнево-активні речовини); рН робочого розчину; хелати (EDTA/DTPA); комплекси з амінокислотами; швидкість висихання краплі; ад'юванти; сумісність бакових сумішей; фітотоксичність; період доби; фаза розвитку; ремобілізація з листка; швидкі тести листка; «палений край» як симптом; попит «стік»-органів; температура листка; вологість; товщина кутикули; тривалість дії.

9) Метод радіоактивних ізотопів

Трейсери (^{32}P , ^{45}Ca , ^{59}Fe); автордіографія; сцинтиляційна лічильна; мас-спектрометрія; період напіврозпаду; специфічна активність; калібрування; безпека радіації; мічення коренів/листіків; відстеження шляхів (ксилема/флоема); пул іонів; швидкість транспорту; перерозподіл; локалізація в органах; контроль фону; валідність вибірки; стабільні ізотопи (^{15}N , ^{33}S) як альтернатива.

10) Метод стерильних культур

Середовища (Мурасіге-Скуга); стерильність; автоклавування; ламінарний бокс; агар/рідина; контроль іонного складу; осмотичний потенціал; джерела азоту/фосфору; мікроелементні мікси; мікробні контамінації; інокуляція; ростові регулятори; відтворюваність; обмеження екстраполяції; pH середовища; світловий/темновий режими; температура; фотодокументація.

II. Питання для розвитку мислення

1. Чому концепція «мінімуму Лібіха» неповна без врахування мобільності елементів у рослині та ґрунті?
2. Які енергетичні витрати несе корінь на підтримку протонного градієнта, і як це обмежує поглинання катіонів у стресових умовах?
3. Чим принципово відрізняються механізми транспорту нітрату і амонію через плазматичну мембрану?
4. Як архітектоніка кореневої системи (головний корінь, кореневі волоски) змінює ефективність засвоєння фосфору?
5. Які фізико-хімічні бар'єри проходить бор (борна кислота) на шляху від ґрунтового розчину до меристеми?
6. Коли листкове підживлення цинком переважає за ефективністю над ґрунтовим внесенням?
7. Чому взаємодія калію з кальцієм і магнієм у розчині ґрунту називається антагоністичною, і як це використати в агротехнології?
8. Чим різниться дефіцит заліза у карбонатних ґрунтах і «функціональний» хлороз за переохолодження?
9. Як зміна pH ризосфери кореневою протонною помпою впливає на доступність фосфору та мікроелементів?
10. Чому молібден критичний саме для культур з високою нітратною редукцією?
11. Як швидко та наскільки далеко переміщуються бор і кальцій у флоемі – і чому симптоми дефіциту часто з'являються на молодих органах?
12. Коли варто застосувати хелати (EDTA/DTPA) і які ризики з транспортуванням у рослині?
13. Які експериментальні задачі найкраще розв'язуються методом радіоактивних ізотопів (^{32}P , ^{14}C -мічені органічні кислоти)?
14. Які обмеження інтерпретації результатів зі стерильних культур порівняно з ґрунтом?
15. Як коренева мікробіота перетворює фосфати і залізо на доступні форми, і як це відслідкувати ізотопним методом?
16. Як водний дефіцит змінює співвідношення апопластного і симпластного радіального транспорту іонів?
17. Чому для макроелементів важливе «джерело–стік» і як воно впливає на низхідний транспорт у флоемі?
18. Як відрізнити дефіцит магнію від дефіциту заліза за симптоматикою і просторовим розподілом хлорозу?
19. У чому специфічність токсичності натрію і хлору для глікокаліксу кореня?
20. Як культуральні середовища *in vitro* допомагають розмежувати «внутрішні» й «зовнішні» обмеження засвоєння елементів?
21. Які компроміси виникають між швидкістю поглинання і селективністю транспортерів катіонів при високій іонній силі розчину?

III. Ситуаційні задачі

1. У пшениці на карбонатному ґрунті ознаки хлорозу молодих листків. Оберіть стратегію: підкислення ризосфери (амоній, сульфат амонію), листовий хелат заліза, сидерати з сильними кореневими кислотами.
2. На кукурудзі після масових дощів симптоми дефіциту кисню в коренях і полегшення. Запропонуйте аераційні та живильні заходи, що зменшать втрати калію.
3. Саджанці яблуні з некрозами по краях молодих листків і відмиранням меристем: діагностика бору та кальцію з урахуванням їхньої слабкої мобільності у флоемі.
4. Соняшник на легкому піщаному ґрунті з низьким вмістом фосфору. Сформууйте програму: стартові локальні добрива, мікориза, контроль рН.
5. Соя з високим вмістом нітратів у листі, низьким вмістом білка в зерні: корекція молібдену і кобальту, баланс форми азоту.
6. Огірок у теплиці: інтервенції при дефіциті магнію (міжжилковий хлороз старих листків) – листові підживлення і співвідношення калій:магній.
7. Ріпак з дефіцитом сірки: блідо-зелений листок, падіння вмісту білка – корекція сульфатів і взаємодії з азотом.
8. Картопля на важкому ґрунті з перезволоженням: ризик дефіциту фосфору й марганцю – рішення щодо дренажу, форми фосфатів, бакових сумішей.
9. Виноград на вапняках: стратегія проти «ізохлорози» – залізні хелати, кореневі підкислювачі, мульча.
10. Пшениця: мозаїчний хлороз верхніх листків із «стрілчастими» некрозами – розмежування дефіциту цинку і заліза; вибір препарату й фази внесення.
11. Томати з вершинною гниллю плодів – менеджмент кальцію, випаровування, полив, конкуренція з калієм.
12. Кукурудза на полі після високих норм калію – виявлено ознаки дефіциту магнію: перерахунок норм і листове підживлення.
13. Буряк цукровий: дефіцит натрію в солонцюватих умовах? Оцінка реальної ролі натрію як функціонального замітника калію в частині осморегуляції.
14. Пшениця у фазі кущення: швидка діагностика дефіциту марганцю (плямистість, бліднення) і тактика листового внесення.
15. Розсада капусти: «чашоподібні» листки, фіолетовий відтінок – дефіцит фосфору; рішення по температурі ґрунту і доступності Р.
16. Горох: низька інтенсивність нітратредукції – оцінка молібдену і взаємодії з сіркою, вибір форми добрив.
17. Ярий ячмінь: випадки токсичності бору на засолених ґрунтах – як зменшити надходження і перерозподіл.
18. Яблуня: «розеточність» молодих пагонів – дефіцит цинку; розрахунок листових норм і сумісності з міддю.
19. Соя: низький рівень нікелю – вплив на уреазу і засвоєння азоту; оцінка потреби в ультрамікроелементах.
20. Перець у теплиці: рН субстрату зріс до 7,8 – впав доступ фосфору й цинку, але зросли ризики токсичності марганцю? Модифікація живлення і кислотності.
21. Жито: дефіцит калію в посуху – корекція К і взаємодії з кальцієм/магнієм для підтримки тургору.

Тема 19. Фіксація атмосферного азоту вільноживучими і симбіотичними азотфіксаторами

I. Основні поняття:

1) Роль азоту в житті рослини

1. Азотний статус рослини

2. Амінокислоти (будівельні блоки білків)

3. Білки (структурні та ферментні макромолекули)
 4. Нуклеїнові кислоти (дезоксирибонуклеїнова кислота, рибонуклеїнова кислота)
 5. Хлорофіл (магній-порфіриновий пігмент із азотом у кільцях)
 6. Нітрат-іон (NO_3^-)
 7. Амоній-іон (NH_4^+)
 8. Амід азоту (глутамін, аспарагін)
 9. Уреїди (алантоїн, алантоїнат – транспортні форми азоту у бобових)
 10. Поліаміни (путресцин, спермідин, спермін – регулятори росту, містять азот)
 11. Коензими з азотом (нікотинамідаденіндинуклеотид, НАД⁺; нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат, НАДФ⁺)
 12. Глутамат (центральний акцептор аміногруп)
 13. Глутамін (донор азоту в біосинтезах)
 14. Ремобілізація азоту (перенесення з листків у насіння)
 15. Схема «джерело–стік» (зони експорту/імпорту сполук азоту)
 16. Азотна ефективність використання (урожай на одиницю внесеного азоту)
 17. Азотний дефіцит (хлороз, гальмування росту)
 18. Азотна токсичність (надлишок амонію або нітратів)
 19. Іонний баланс (компенсація зарядів при поглинанні азоту)
 20. Буфер рН (водневий показник, регуляція кисло-лужного стану ризосфери)
- 2) Кругообіг азоту в біосфері**
1. Атмосферний азот (N_2 – молекулярний газ)
 2. Біологічна фіксація азоту (перетворення N_2 на $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ мікроорганізмами)
 3. Нітрогеназа (ферментний комплекс фіксації азоту)
 4. Мінералізація (розклад органічного азоту до амонію)
 5. Амоніфікація (утворення амонію з органіки)
 6. Нітрифікація (окиснення NH_4^+ до NO_2^- і NO_3^-)
 7. Денітрифікація (відновлення NO_3^- до N_2O та N_2)
 8. АНАМОКС (анаеробне окиснення амонію до N_2)
 9. Імобілізація (зв'язування мінерального азоту мікробною біомасою)
 10. Вилуговування нітрату (втрати NO_3^- з дренажем)
 11. Атмосферні втрати (N_2O – оксид азоту(I), NH_3 – аміак)
 12. Сидерація (зелене добриво – накопичення та повернення азоту)
 13. Інгібітори нітрифікації (сповільнюють $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_3^-$)
 14. Азотний бюджет поля (баланс надходжень і втрат)
 15. $\delta^{15}\text{N}$ (ізотопне відхилення за азотом-15, маркер походження азоту)
 16. Нітрит-іон (NO_2^-)
 17. Нітрат-іон (NO_3^-)
 18. Амоніак (NH_3 , газ, лужне середовище)
 19. Органічний азот (білки, аміноцукри, нуклеїнові кислоти)
 20. Біогеохімічний цикл азоту (взаємодія атмосфери, ґрунту, біоти)
- 3) Фіксація атмосферного азоту.**
1. Вільноживучі азотфіксатори (*Azotobacter*, *Clostridium*)
 2. Асоціативні азотфіксатори (*Azospirillum* – на кореневій поверхні)
 3. Симбіотичні азотфіксатори (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium* – у бобових)
 4. Бульбочка (орган симбіозу на корені)
 5. Лейгемоглобін (кисень-зв'язувальний білок бульбочок)
 6. *nif*-гени (гени ферментів фіксації)
 7. *nod*-фактори (сигнальні молекули нодуляції)
 8. FeMo-кофактор (залізо-молібденовий центр нітрогенази)
 9. Ацетиленредукційний тест (оцінка активності нітрогенази за етиленом)
 10. АТФ (аденозинтрифосфат – енергетична «валюта» процесу)
 11. Регуляція кисню (створення мікроокисних умов у бульбочці)
 12. Карбонові субстрати (джерела вуглецю для бактерій)
 13. Інфекційна нитка (шлях проникнення бактерій у корінь)
 14. Сумісність штам–господар (специфічність симбіозу)

15. Інокулянт (препарат живих бактерій для нанесення на насіння/грунт)
16. Ексудати кореня (цукри, органічні кислоти – «вербування» мікробів)
17. Мікроелементи для нітрогенази (молібден, залізо, ванадій)
18. Енерговитрати фіксації (приблизно 16 молекул АТФ на N_2)
19. Мікроаерація (контрольована подача кисню для дихання бактерій)
20. Стрес-чинники (сіль, кислотність, температура – вплив на фіксацію)

4) Особливості азотного живлення бобових рослин

1. Нодуляція (утворення бульбочок на корені)
2. Інфекційна нитка (вростання бактерій у кореневий волосок)
3. Кореневий волосок (місце адгезії і проникнення бактерій)
4. Лейгемоглобін (індикатор активності бульбочок)
5. Транспорт уреїдів (алантоїн, алантоїнат у ксилемі)
6. Аміди (глутамін, аспарагін як переносники азоту)
7. Уреїдний тип транспорту (характерний для багатьох бобових)
8. Симбіотична ефективність (внесок фіксації в азот живлення)
9. Інокуляція насіння (нанесення інокулянта перед сівбою)
10. Молібден (кофактор нітратредуктази і нітрогенази)
11. Кобальт (необхідний для синтезу вітаміну B_{12} у деяких бактерій)
12. Фосфор (забезпечення енергією для асиміляції азоту)
13. Вапнування (корекція рН – водневий показник – для нодуляції)
14. Солестійкість симбіозу (стійкі штами до високої електропровідності)
15. Ротація культур (сівозміна для збереження інокулюму)
16. Сумішки бобові–небобові (баланс азоту поля)
17. Ремобілізація азоту в насіння (перенесення під час наливу)
18. Діагностика бульбочок (колір – рожевий активний, білий неактивний)
19. Захист від протруйників (сумісність з інокулянтом)

20. Водний режим (волога й аерація для стабільної фіксації)

5) Відновлення нітратів і нітритів у рослинах

1. Нітратредуктаза (фермент $NO_3^- \rightarrow NO_2^-$; залежить від молібдену)
2. Нітритредуктаза (фермент $NO_2^- \rightarrow NH_4^+$; локалізована у пластиді)
3. НАДН (відновлена форма нікотинамідаденіндинуклеотиду – донор електронів)
4. НАДФН (відновлена форма нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату – донор електронів)
5. Молібденовий кофактор (простетична група нітратредуктази)
6. Сірка (необхідна для синтезу білків редуктаз)
7. Регуляція світлом (індукція активності нітратредуктази)
8. Регуляція цукрами (сигнали вуглецевого статусу)
9. Пластиди (місце роботи нітритредуктази)
10. Цитозоль (місце роботи нітратредуктази)
11. Амоній-іон (NH_4^+ – продукт редукції для асиміляції)
12. Цикл ГС–ГОГАТ (глутамінсинтетаза–глутаматсинтаза – асиміляція NH_4^+)
13. Глутаматдегідрогеназа (альтернативна амонієасиміляція)
14. Дефіцит молібдену (пригнічення редукції NO_3^-)
15. Температурна залежність (холод – уповільнення редукції)
16. Фотоінгібування ферментів (надмір світла – стрес редокс)
17. Баланс форм азоту (NO_3^- проти NH_4^+ – вплив на рН ризосфери)
18. Транспіраційний потік (доставка NO_3^- у листок)
19. Листкова діагностика NO_3^- (експрес-виміри соків)
20. Зв'язок із фотосинтезом (постачання відновників та вуглецю)

6) Причини нагромадження та методи визначення нітратів у рослинах

1. Низьке освітлення (бракує відновників – накопичення NO_3^-)

2. Холодовий стрес (пригнічення редукації)
 3. Надлишкове азотне живлення (перевищення потреби)
 4. Дефіцит молібдену (Mo)
 5. Дефіцит сірки (S)
 6. Високий транспіраційний потік (інтенсивна доставка NO_3^-)
 7. Нерівномірний полив (коливання редукації)
 8. Час збирання (ніч/ранок – вищі NO_3^-)
 9. Іонселективний електрод (польовий вимір нітрату)
 10. Колориметрія Гріса (лабораторне визначення $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$ після відновлення)
 11. Експрес-тести смужки (напівкількісні)
 12. Стандарти безпеки харчових нітратів (гранично допустимі рівні)
 13. Нітрозаміни (похідні нітритів у продуктах – ризик)
 14. Баланс форм азоту (частка NH_4^+ для зменшення NO_3^- у плодах)
 15. Керування освітленням (додаткове світло у теплицях)
 16. Листкові підживлення молібденом (активація нітратредуктази)
 17. Корекція сірки (кофактори білків редукації)
 18. Планування добрив (дрібні дози замість великих разових)
 19. Вибір сорту (схильність до накопичення NO_3^-)
 20. Післязбиральне зберігання (умови, що впливають на перетворення нітратів)
- 7) Амінування, дезамінування та переамінування в рослині**
1. Глутамінсинтетаза, ГС (фермент утворення глутаміну з NH_4^+)
 2. Глутаматсинтаза, ГОГАТ (фермент відновлення глутамату з глутаміну та 2-оксоглутарату)
 3. Трансамінази (амінотрансферази – перенесення аміногруп між амінокислотами і кетокислотами)
 4. Піридоксаль-5-фосфат, ПЛФ (кофермент трансаміназ)
 5. Глутаматдегідрогеназа, ГДГ (окисне дезамінування/амінація глутамату)
 6. 2-Оксоглутарат (акцептор аміногруп у циклі ГС–ГОГАТ)
 7. Аспартатамінотрансфераза, АСТ (переамінування глутамату ↔ аспартату)
 8. Аланінамінотрансфераза, АЛТ (переамінування глутамату ↔ аланіну)
 9. Реасиміляція амонію (повторне включення NH_4^+ у метаболізм)
 10. Дезамінування (відщеплення аміногрупи як NH_4^+)
 11. Амінування (приєднання аміногрупи до скелета вуглецю)
 12. Переамінування (обмін аміногрупами між амінокислотами)
 13. Амідази (ферменти гідролізу амідів – глутаміну, аспарагіну)
 14. Поліаміни (азотовмісні регулятори росту)
 15. Азотний баланс у клітині (співвідношення аміногруп і кетокислот)
 16. Кофермент нікотинамідаденіндинуклеотид, НАД⁺/НАДН (окиснена/відновлена форма)
 17. Кофермент нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат, НАДФ⁺/НАДФН (окиснена/відновлена форма)
 18. Вуглецевий скелет (джерело кетокислот для амінування)
 19. Фотоrespiration/фотореспірація (постачання аміаку для реасиміляції)
 20. Регуляція рН (водневий показник – вплив на активність ферментів азотного обміну)
- 8) Праці Д. М. Прянишникова у дослідженні азотного обміну**
1. Азотний обмін у рослин (засадничі дослідження школи Прянишникова)
 2. Форми азоту у добривах (нітрат, амоній, амід) – вплив на рослини
 3. Ефективність використання азоту (методики оцінки)
 4. Роль молібдену (мікроелемент для редукації і фіксації азоту)
 5. Вегетаційні досліді (контрольовані умови для удобрення)
 6. Баланс азоту у сівоzmінах (метод балансових розрахунків)
 7. Якість врожаю (білковість, клейковина – залежність від азотного живлення)
 8. Нітратна акумуляція (умови накопичення у продукції)

9. Порівняння форм азоту (переваги та ризику амонію/нітрату)
 10. Біологічна оцінка добрив (вплив на рослини і ґрунт)
 11. Агрохімія як наука (розвиток методів і термінології)
 12. Сидерація (використання зелених добрив для азотного режиму)
 13. Компостування (органічні джерела азоту)
 14. Ґрунтово-кліматичні зони (адаптація систем удобрення)
 15. Лабораторні методики аналізу азоту (класичні підходи)
 16. Оптимізація доз азоту (економіка та фізіологія)
 17. Взаємодія азоту з фосфором і калієм (синергізм/антагонізм)
 18. Азот і ростові регулятори (вплив на морфогенез)
 19. Теорія «керованого живлення» (адаптивні схеми внесення)
 20. Спадщина школи (учні, розвиток підходів у сучасній агрохімії)
- 9) Особливості азотного живлення напівпаразитних, паразитних і комахоїдних рослин**
1. Геміпаразити (напівпаразити – із власною фотосинтезуючою системою)
 2. Голопаразити (повні паразити – без фотосинтезу)
 3. Гаусторій (орган всмоктування соків хазяїна)
 4. Транслокація «хазяїн → паразит» (потік розчинів ксилеми/флоеми)
 5. Поглинання амонію з ксилеми хазяїна (NH_4^+ як джерело азоту)
 6. Поглинання амінокислот і пептидів (органічні форми азоту)
 7. Комахоїдність (живлення азотом із білків здобичі)
 8. Ферменти протеази (розщеплення білків у пастках)
 9. Азотна компенсація (приспособлення до бідних на азот середовищ)
 10. Болота з низьким азотом (екосистемний контекст комахоїдних)
 11. Кисле середовище (низький рН – водневий показник – для перетравлення)
 12. Слизові пастки, листові урни (пастки для здобичі)
 13. Мікогетеротрофія (живлення через симбіоз із грибами-посередниками)
 14. Геміпаразит–хазяїн (взаємний вплив на азотний статус)
 15. Конкуренція за азот між видами (екологічні взаємини)
 16. Стратегії економії азоту (повільний ріст, висока ремобілізація)
 17. Роль мікроелементів (молібден, залізо) в особливих нішах
 18. Адаптації до засолення (електропровідність середовища й азотний обмін)
 19. Взаємодія з мікробіотою пасток (розклад білків, асиміляція азоту)
 20. Екологічні ризики евтрофікації (зникнення переваг комахоїдності)

II. Питання для розвитку мислення

1. Поясніть біохімічні форми азоту, доступні рослинам (NO_3^- , NH_4^+ , сечовина після гідролізу), та аргументуйте, як вибір форми змінює енергетичну вартість засвоєння і ризику втрат у ґрунті.
2. Порівняйте шляхи асиміляції NO_3^- і NH_4^+ (нітратредуктаза/нітритредуктаза GS/GOGAT): які лімітувальні етапи та як на них впливають світло, вуглеводи й сірка?
3. Запропонуйте експеримент, щоб відокремити ефект форми азоту від ефекту рН розчину живлення на ріст пшениці; вкажіть контроль, змінні, критерії оцінки.
4. Побудуйте причинно-наслідковий ланцюг: дефіцит N → зміни вмісту хлорофілу → фотосинтез → суха маса → урожай → вміст білка в зерні. Де вставити найефективніше агрономічне втручання?
5. Проаналізуйте компроміс між високою часткою NH_4^+ у живленні та ризиком амонійної токсичності: які буферні механізми рослини й агротехнічні прийоми пом'якшують ризик?

6. Розберіть відмінності у потребі в азоті між культурами C₃ і C₄: як анатомія та біохімія листка змінюють «вартість» білково-азотного апарату фотосинтезу?
7. Оцініть вплив температури та вологості на активність нітратредуктази в польових умовах; як це врахувати при плануванні підживлень?
8. Сформулюйте план моніторингу азотного статусу посіву: поєднайте ґрунтові тести, листкові тести (SPAD), дистанційні індекси (NDVI), і поясніть, як інтегрувати ці дані в рішення щодо дози N.
9. Поясніть механізми втрат азоту (вимивання NO₃⁻, денітрифікація N₂O/N₂, амоніфікація, леткості NH₃ після внесення сечовини) та ранжуйте їх за ймовірністю на різних типах ґрунтів і погодних сценаріях.
10. Розробіть схему «4R» (Right source, rate, time, place) для кукурудзи на суглинку з опадами 550–600 мм: обґрунтуйте вибір форми, дробність і метод внесення.
11. Обчисліть і проінтерпретуйте показники ефективності використання азоту: PFPN (кг зерна/кг N), REN, AEN, BEN; як кожний індикатор реагує на перегодовування та дефіцит?
12. Порівняйте роль бобових із симбіотичною фіксацією N₂ та небобових із асоціативними/вільноживучими діазотрофами у сівозміні; де очікувати більший чистий ефект на N-баланс?
13. Охарактеризуйте *Azotobacter* як вільноживучого аеробного діазотрофа: потреби до органічної речовини, рН, захист нітрогенази від O₂, продукція фітогормонів/вітамінів; коли доцільні біопрепарати на його основі?
14. Спроектуйте польовий дослід для оцінки впливу інокуляції *Azotobacter* + зниженої норми мінерального N на пшеницю: фактори, дизайн, статистика, цільові показники (урожай, білок, NUE).
15. Критично оцініть доцільність інгібіторів уреаз та нітрифікації: у яких погодних і ґрунтових умовах ефект найбільший, а коли вклад не окупиться?
16. Поясніть зв'язок C:N у рослині та ґрунті: як доступність вуглецю регулює асиміляцію N у листку й мікробну іммобілізацію/мінералізацію в ризосфері?
17. Розберіть екологічні наслідки надмірного азотного живлення (евтрофікація, N₂O-емісії): запропонуйте агротехнічні рішення для зниження впливу без втрати врожайності.
18. Підберіть форми і строки внесення N для ріпаку озимого з урахуванням перезимівлі, регуляторів росту та ризику вилягання; обґрунтуйте через фізіологію накопичення білка й вуглеводів.
19. Поясніть, як солоність і посуха змінюють перевагу рослин до NH₄⁺ NO₃⁻, активність GS/GOGAT і ризик токсичності амонію.
20. Опишіть застосування ізотопу ¹⁵N для відстеження джерел N у врожаї (добрива: фіксація/ґрунт): які висновки для оптимізації доз і ролі азотобактерій?
21. Сформулюйте алгоритм прийняття рішення про коригуюче підживлення N у фазі кушення/бутонізації: які порогові значення діагностики, як врахувати прогноз погоди та економіку?

Тема 20. Використання добрив як джерело поживних елементів для рослин

I. Основні поняття:

1) Ґрунт – джерело поживних речовин для рослин

1. Родючість ґрунту
2. Ґрунтовий вбирний комплекс
3. Ємність катіонного обміну (ЄКО; СЕС)
4. Ґрунтовий розчин
5. Гумус
6. Мінеральна частина ґрунту
7. Структура ґрунту
8. Агрегати ґрунту
9. Пористість ґрунту
10. Капілярна вода
11. Польова вологомісткість
12. Буферна здатність ґрунту
13. Карбонатність ґрунту
14. Кислотність/лужність ґрунту (pH)
15. Макроелементи живлення (N, P, K – азот, фосфор, калій)
16. Мікроелементи (Fe, Zn, B, Mn тощо – залізо, цинк, бор, марганець)
17. Сорбція іонів
18. Дифузія поживних речовин
19. Конвекційний перенос у ґрунті
20. Ризосфера (прикоренева зона)

2) Значення обмінних процесів у живленні рослин

1. Іонний обмін
2. Адсорбція/десорбція катіонів
3. Обмінна фіксація калію
4. Кальцій у ґрунті (Ca^{2+})
5. Магній у ґрунті (Mg^{2+})
6. Калій у ґрунті (K^{+})
7. Натрій у ґрунті (Na^{+})
8. Аніонний обмін
9. Дифузійний градієнт
10. Іонна сила розчину
11. Комплексоутворення (хелатування)
12. Поглинальна здатність ґрунту
13. Рівновага ґрунтового розчин–колоїди
14. Масопереніс до кореня
15. Обмінна кислотність
16. Ємність аніонного обміну (ЄАО)
17. Селективність мембран кореня

18. Потенціал води ґрунту
19. Осмотичний тиск
20. Ізотонічність/гіпертонічність/гіпотонічність середовища

3) Роль корневих виділень для засвоєння поживних елементів із важкорозчинних сполук

1. Кореневі екsudати
2. Органічні кислоти (лимонна, щавлева, яблучна)
3. Фосфатази (кислі/лужні)
4. Сидерофори (хелатори заліза)
5. Муколітики/полісахариди коренів
6. Підкислення ризосфери
7. Мобілізація фосфору з кальцій-фосфатів
8. Мобілізація фосфору з залізо- та алюміній-фосфатів
9. Роль фенольних сполук
10. Ризобактерії-розчинювачі фосфатів
11. Ризосферна конкуренція за елементи
12. Індукція екsudації дефіцитом елементів
13. Мікробна мінералізація органічного фосфору
14. Біодоступність мікроелементів
15. Хелатування мікроелементів
16. Ризодепозиція
17. Екzометаболіти коренів
18. Секреторні білки кореня
19. Роль мікоризи в екsudації
20. Біоплівки в ризосфері

4) Вплив pH ґрунту на засвоєння поживних речовин

1. Активна кислотність (pH у водній витяжці)
2. Обмінна кислотність
3. Потенційна кислотність
4. Лугність ґрунту
5. Буферні системи ґрунту
6. Розчинність фосфатів кальцію
7. Розчинність фосфатів заліза та алюмінію
8. Токсичність алюмінію (Al^{3+})
9. Марганцева токсичність (Mn^{2+})

10. Доступність мікроелементів при високому рН
11. Доступність молібдену при нейтральному–лужному рН
12. Вапнування (корекція рН вгору)
13. Сіркування/кислотування (корекція рН вниз)
14. Карбонатна рівновага
15. Індекс насичення основами
16. Вапнякові матеріали (CaCO_3 , CaO , $\text{Ca}(\text{OH})_2$)
17. Доломіт ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$)
18. Буферна ємність гумусу
19. Показник гідролітичної кислотності
20. Оптимальний рН для культур (діапазони)

5) Мікориза, мікрофлора ґрунту та їх роль в живленні рослин

1. Арбускулярна мікориза (АМ)
2. Ектомікориза
3. Гіфи та арбускули
4. Везикули (накопичення резервів)
5. Мікоризоутворювачі (*Glomeromycota*)
6. Симбіотрофія
7. Біологічна фіксація азоту (БФА; BNF)
8. Ризобії (*Rhizobium* spp.)
9. Мікоризна колонізація кореня
10. Фосфатмобілізуючі бактерії
11. Сапротрофні мікроорганізми
12. Хелатоутворюючі мікроби
13. Антагонізм патогенів і корисної мікрофлори
14. Мікробні біопрепарати
15. Мікробіом ґрунту
16. Ензимна активність ґрунту
17. Роль органічних решток для мікробів
18. Біорізноманіття мікрофлори
19. Мікоризна толерантність до посухи
20. Керовані симбіози в агротехнологіях

6) Органічне землеробство

1. Органічні добрива (компост, гній, вермикомпост)
2. Сидерація (зелене добриво)
3. Покривні культури (cover crops)
4. Сертифікація органічного виробництва

5. Відмова від синтетичних пестицидів
6. Біорозмаїття агроценозів
7. Ґрунтозахисні технології
8. Мінімальний/нульовий обробіток
9. Мульчування
10. Кругообіг поживних речовин
11. Гумусоутворення
12. Компостування (C:N співвідношення)
13. Агротехнічний контроль бур'янів
14. Біологічний захист рослин
15. Екологічні сертифікаційні стандарти (EU Organic, USDA Organic)
16. Ротація культур
17. Агролісомеліорація
18. Вуглецеве землеробство
19. Моніторинг якості ґрунту
20. Поживні баланси у органічних системах

7) Внесення добрив як фактор керування продуктивністю і якістю

1. Система удобрення
2. Дробне внесення
3. Стрічкове внесення (band placement)
4. Позакореневе підживлення
5. Розкидне внесення
6. Стартові добрива
7. Норми добрив
8. Строки внесення
9. Ефективність використання добрив (ЕВД; FUE)
10. Економічна ефективність (співвідношення «вартість–цінність»)
11. Якість продукції (білок, олія, цукристість)
12. Інгібітори нітрифікації
13. Контроль засолення (ЕС)
14. Технологія точного землеробства
15. Датчики хлорофілу (SPAD – індекс зеленості)
16. NDVI (нормалізований диференційний вегетаційний індекс)
17. Картограми забезпеченості елементами
18. Локалізація гранули добрива
19. Критичні фази живлення
20. Фосфорний стік (P-runoff)

8) Фізіологічно кислі і лужні добрива

1. Фізіологічно кислі добрива (ефект підкислення ризосфери)
2. Фізіологічно лужні добрива (ефект підлужнення ризосфери)
3. Амонійна форма азоту (NH_4^+)
4. Нітратна форма азоту (NO_3^-)
5. Амонійні фосфати (MAP/DAP; MAP – monoammonium phosphate, DAP – diammonium phosphate)
6. Кальцієва селітра (кальцій нітрат)
7. Сульфат амонію
8. Хлорид калію
9. Сульфат калію
10. Вапнякові добрива
11. Буферність ризосфери
12. Локальний зсув рН
13. Нейтралізаційна здатність ґрунту
14. Карбонатний буфер
15. Тривалість післядії
16. Потенціал закислення/залуження
17. Сумісність добрив у бакових сумішах
18. Ризик мікроелементних дисбалансів
19. Селективність поглинання коренем
20. Стратегії корекції реакції (вапнування/сіркування)

9) Вегетаційний і польовий дослід

1. Вегетаційний дослід (горщечний/камеральний)
2. Польовий дослід
3. Рандомізація варіантів
4. Повторність (реплікації)
5. Контрольний варіант (без добрив)
6. Дослідний варіант (з добривами)
7. Статистична значущість (р-значення)
8. Дисперсійний аналіз (ANOVA; analysis of variance)
9. Критерій найменшої суттєвої різниці (LSD; least significant difference)
10. Варіація та похибка
11. Індекс приросту врожайності
12. Біометричні показники
13. План дослід (схема, блоки, повторення)
14. Ґрунтово-кліматична репрезентативність
15. Стандартизація агротехніки

16. Калібрування приладів
17. Польові протоколи обліку
18. Екстраполяція результатів
19. Внутрішньопольова неоднорідність
20. Похибки вимірювання

10) Фізіологічні основи застосування добрив

1. Потреба культури в елементах
2. Критичні періоди живлення
3. Синхронізація подачі елементів
4. Рухомість елементів у рослині (ксилема/флоема)
5. Водний режим і транспірація
6. Продихова регуляція
7. Синтез білка (зв'язок N і S)
8. Енергетичний обмін (АТФ)
9. Фотосинтез і мінеральне живлення
10. Фотодихання
11. Осмотична регуляція (роль K)
12. Кальцій і клітинна стінка
13. Мікроелементи як кофактори ферментів
14. Мобілізація резервів
15. Сигнальні молекули (Ca^{2+} , гормони)
16. Стреси живлення (дефіцит/надлишок)
17. Агрономічна ефективність
18. Фізіологічна ефективність
19. Біохімічні маркери забезпечення
20. Діагностика за листовими аналізами

11) Органічні і мінеральні добрива / прості, складні

1. Органічні добрива (гній, компост)
2. Мінеральні добрива
3. Просте добриво (один основний елемент)
4. Складне добриво (два і більше елементів)
5. Комплексні NPK-добрива
6. Мікродобрива (солі, хелати)
7. Водорозчинні добрива
8. Гранульовані добрива
9. Кислотно-лужний ефект добрив
10. Швидкодія та післядія
11. Вартість одиниці діючої речовини
12. Сумісність у сумішах
13. Технологічність внесення
14. Гранулометричний склад
15. Вологопоглинання добрив

16. Злежуваність
 17. Сертифікація якості
 18. Термін придатності
 19. Втрати при зберіганні
 20. Маркування добрив (N–P–K)
- 12) Фізіологічно–кислі і фізіологічно–лужні добрива (дубль уточнений, зі зміщенням акцентів)**
1. Кислотність після внесення
 2. Лужність після внесення
 3. Нейтралізаційний еквівалент
 4. Потенціал підкислення амонійних форм
 5. Потенціал підлужнення нітратних форм кальцію
 6. Взаємодія з карбонатами ґрунту
 7. Локальна мікроеlementна зона гранули
 8. Вплив на доступність фосфору
 9. Вплив на доступність мікроелементів
 10. Корекція мікроелементних дефіцитів
 11. Комбінування добрив різного ефекту
 12. Вибір форми під тип ґрунту
 13. Ризик вторинної солонцюватості
 14. Вимоги до поливу після внесення
 15. Взаємодія з органічною речовиною
 16. Післядія на наступну культуру
 17. Моніторинг рН у часі
 18. Регулювання дозування
 19. Локалізація і глибина внесення
 20. Екологічні обмеження
- 13) Мінеральні добрива – джерело забруднення довкілля**
1. Нітратне вилуговування
 2. Евтрофікація водойм
 3. Денітрифікація (N_2O – закис азоту, парниковий газ)
 4. Амоніфікація і леткі втрати NH_3 (аміак)
 5. Пиління при внесенні
 6. Солонцюватість/засолення ґрунтів
 7. Фосфорний стік у поверхневі води
 8. Кадмій у фосфатних добривах
 9. Екологічний ризик важких металів
 10. Карбоновий слід виробництва добрив
 11. Баланс азоту в агросистемі
 12. Баланс фосфору
13. Зони вразливі до нітратів (Директиви ЄС)
 14. Буферні смуги вздовж водойм
 15. Технології точного внесення для зменшення втрат
 16. Локалізація під насінням як антипотік
 17. Покривні культури як уловлювачі нітратів
 18. Моніторинг ЕС у дренажі (ЕС – електропровідність)
 19. Інгібітори нітрифікації/уреази
 20. Екологічні регламенти та добрі практики
- 14) Мікродобрива**
1. Залізо (Fe) – мікродобриво
 2. Цинк (Zn) – мікродобриво
 3. Бор (B) – мікродобриво
 4. Марганець (Mn) – мікродобриво
 5. Мідь (Cu) – мікродобриво
 6. Молібден (Mo) – мікродобриво
 7. Кобальт (Co) – мікродобриво
 8. Хелати (EDTA, DTPA, EDDHA – типи хелатоутворювачів)
 9. Сульфати мікроелементів
 10. Оксиди/оксихелати
 11. Листкове внесення мікроелементів
 12. Ґрунтове внесення мікроелементів
 13. Сумісність у бакових сумішах
 14. Фітотоксичність високих доз
 15. Дефіцитні симптоми (хлорози, некрози)
 16. Антагонізм/синергія елементів
 17. Цільові фази підживлення
 18. Вплив рН на доступність мікроелементів
 19. Діагностика за аналізом листка
 20. Калібрування норм для культур
- 15) Бактеріальні добрива**
1. Ризобіальні інокулянти (Rhizobium, Bradyrhizobium)
 2. Азотфіксатори вільноживучі (Azotobacter, Azospirillum)
 3. Фосфатмобілізатори (Bacillus, Pseudomonas)
 4. Каліймобілізатори
 5. Сіркомобілізатори
 6. Розчинення фосфатів органічними кислотами
 7. Біоплівки на коренях

8. PGPR (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria – ризобактерії, що стимулюють ріст рослин)
9. Механізми стимуляції коренів (ауксини тощо)
10. Сумісність із засобами захисту
11. Інокуляція насіння
12. Інокуляція ґрунту/в рядок
13. Життєздатність штамів (титр)
14. Умови зберігання препаратів
15. Симбіотична ефективність
16. Перенесення у виробничі умови
17. Сумісні носії (торф, лігнін)
18. Контроль якості інокулянтів
19. Комбінування з мікоризою
20. Моніторинг ефекту в полі

16) Строки, норми та способи внесення добрив

1. Попереднє внесення (основне)
2. Передпосівне внесення
3. Припосівне внесення

4. Підживлення вегетаційні
5. Разові та дробні норми
6. Локальне стрічкове внесення
7. Розкидне внесення
8. Ін'єкційне внесення у ґрунт
9. Фертигація (полив із добривами)
10. Позакореневе підживлення
11. Калібрування розкидачів і сівалок
12. Глибина заробки добрив
13. Волого забезпечення на момент внесення
14. Погодні обмеження (дощ, вітер, мороз)
15. Узгодження з фазами росту
16. Розміщення відносно насіння
17. Комбіновані схеми внесення
18. Карт-завдання (VRA - змінна норма)
19. Логістика та безпека робіт
20. Контроль якості внесення (тести рівномірності)

II. Питання для розвитку мислення

1. Як зміна водневого показника (рН, водневий показник) у ґрунті вплине на доступність фосфору (P) у системі живлення культур з високим запитом на NPK (NPK – азот (N), фосфор (P), калій (K))?
2. Чому у ґрунтах із високою ємністю катіонного обміну (ЄКО – ємність катіонного обміну, англ. CEC) одна й та сама доза калійних добрив (K – калій) дає різний ефект за різного вмісту органічної речовини (ОМ – органічна речовина)?
3. Поясніть, як кореневі екsudати (RE – кореневі виділення) змінюють розчинність малорухомих сполук фосфору в зоні ризосфери (RZ – ризосфера, зона навколо кореня).
4. У чому принципова різниця між фізіологічно кислими добривами (FKD – фізіологічно кислі добрива) і фізіологічно лужними добривами (FLD – фізіологічно лужні добрива) з огляду на довгострокову буферну здатність ґрунту (BS – буферна здатність)?
5. Як індекс електропровідності ґрунтового розчину (EC – електропровідність) пов'язаний із ризиком засолення (SAL – засолення) при систематичному внесенні комплексних добрив (CF – комплексні/складні добрива)?
6. Чому надлишкове азотне живлення (N – азот) може знижувати вміст сухої речовини (DM – суха маса) та зберігання врожаю, попри приріст валової продукції (GY – урожай зерна)?
7. Поясніть роль мікоризи (AM – арбускулярна мікориза) у засвоєнні цинку (Zn) на ґрунтах із високим рН (водневий показник) і низькою рухомістю мікроелементів (ME – мікроелементи).
8. Як лужність поливної води (HCO_3^- – гідрокарбонати) впливає на карбонатний баланс (CB) і доступність заліза (Fe) у вегетаційному досліді (ВД)?
9. Чому співвідношення N:S (N – азот; S – сірка) важливе для синтезу білків (PRO – білки) і як це коригується сульфатними добривами (SD)?
10. У чому екологічна перевага орґано-мінеральних добрив (ОМД) порівняно з чисто мінеральними (MD), з погляду викидів N_2O (оксиду азоту(I), N_2O – парниковий газ)?
11. Чому фракційний (роздрібний) внесок азоту (SPL – роздрібне внесення) часто ефективніший за одноразовий (SA) у дощових умовах (RF – атмосферні опади)?

12. Як системи нульового обробітку (NT – нульовий обробіток, No-Till) змінюють просторовий розподіл Р (фосфор) у профілі ґрунту (SP) і що це означає для стрічкового внесення (BP)?
13. Поясніть логіку корекції доз за показником вмісту нітратів у ґрунті (NO_3^-) та показником хлорофілу за індексом SPAD (відносний індекс зеленості).
14. Чому внесення вапна (LIM – вапнування) інколи погіршує доступність бору (B) і як уникнути дефіциту (DEF) при $\text{pH} > 6,8$?
15. Які механізми втрат азоту через денітрифікацію (DEN) та вимивання (LE – вилуговування) і як це контролюють інгібітори нітрифікації (NI – інгібітори нітрифікації)?
16. Чому співвідношення Ca:Mg у ґрунтовому вбирному комплексі (ГБК) впливає на структуру ґрунту (ST) та рухомість К (калій)?
17. У чому переваги бактеріальних добрив (BD), що містять PGPR (PGPR – ризобактерії, що стимулюють ріст рослин), щодо підвищення ефективності використання добрив (FUE)?
18. Як вибір форми фосфорних добрив – MAP (MAP – амоній фосфат моно-) проти DAP (DAP – амоній фосфат ди-) – впливає на локальний pH у зоні гранули (ZG)?
19. Поясніть, коли доречне позакореневе підживлення (FOL) мікроелементами (ME) порівняно з ґрунтовим внесенням (SOIL), з урахуванням ЕС (електропровідність) робочого розчину.
20. Чому органічні добрива (OF) можуть зменшувати коливання pH і стабілізувати біоту ґрунту (SMB – мікробіота ґрунту)?
21. Як критерій економічної доцільності VCR (VCR – співвідношення приросту вартості врожаю до вартості добрив) допомагає обґрунтувати норму NPK (NPK – азот (N), фосфор (P), калій (K)) у виробничих умовах?

III. Ситуаційні задачі

1. На полі з pH 5,2 та ЄКО 10 смоль(+)/кг (ЄКО – ємність катіонного обміну) планують внести DAP (DAP – діамоній фосфат). Запропонуйте стратегію корекції через LIM (LIM – вапнування) і вибір MAP (MAP – моноамоній фосфат) чи SSP (SSP – простий суперфосфат).
2. Господарство отримало результати ЕС 2,1 dS/м (ЕС – електропровідність) і високий Na^+ (натрій) у поливній воді. Запропонуйте план гіпсування (GYPS – внесення гіпсу) і режим BP (BP – стрічкове внесення) К (калій) для зниження SAL (засолення).
3. У вегетаційному досліді (ВД – вегетаційний дослід) кукурудза має низький SPAD (SPAD – індекс зеленості) при достатніх NO_3^- (нітрат-іон) у ґрунті. Запропонуйте FOL (позакореневе підживлення) з Mg (магній) і S (сірка) та перевірку на Zn (цинк) дефіцит (DEF – дефіцит).
4. На полі з NT (нульовий обробіток) спостерігається поверхнева акумуляція Р (фосфор). Заплануйте BP (стрічкове внесення) MAP (моноамоній фосфат) і оцініть ризик фосфорного стоку (PR – фосфорний стік).
5. Ріпак вимерз частково, лишилися бур'яни C_3 типу. Запропонуйте SPL (роздрібне внесення) азоту (N – азот) і застосування NI (інгібітор нітрифікації) для мінімізації LE (вилуговування) на фоні RF (опаді).
6. За результатами ґрунтдіагностики (SDI – ґрунтова діагностика) $\text{Ca:Mg}=1:1$ (Ca – кальцій; Mg – магній), структура (ST) порушена. Запропонуйте вапно-доломітову схему (LIM – вапнування; DOL – доломіт) і контроль К (калій).
7. Органічне поле (OF – органічні добрива) з низьким OM (органічна речовина). Розробіть програму сидерації (GREEN – сидерати) + компост (COMP – компост) + мікориза AM (арбускулярна мікориза) для підвищення FUE (ефективність використання добрив).

8. Пшениця на карбонатному ґрунті з рН 7,8. Симптоми хлорозу Fe (залізо). Запропонуйте FOL (позакореневе внесення) Fe-EDTA (EDTA – етилендіамінтетраоцтова кислота) і ґрунтові хелати (CHE – хелати).
9. Картопля отримує надлишок Cl^- із KCl при EC 1,8 dS/м (електропровідність). Замініть на SOP (SOP – сульфат калію) і скоригуйте SPL (роздрібне внесення).
10. Після внесення свіжого гною (FM – свіжий гній) зросла іммобілізація N (азот). Запропонуйте баланс C:N (C – вуглець; N – азот) у компості (COMP) і тимчасову підтримку FOL (позакореневе) N.
11. Соєве поле з низьким Rhizobium (RHI – ризобії, симбіотичні бактерії). Сформууйте інокуляцію BD (бактеріальні добрива) з PGPR (ризобактерії, що стимулюють ріст рослин) і оцініть потенціал BNF (BNF – біологічна фіксація азоту).
12. На ділянці із слабким PR (фосфорний стік) заплановано MAP (моноамоній фосфат) восени. Обґрунтуйте перенесення на весну з BP (стрічкове внесення) та покриттям (COV – покривні культури).
13. У господарстві обмежений бюджет: потрібно вибрати між CF (комплексні добрива) і поелементним внесенням (SE – роздільне внесення). Розрахуйте VCR (співвідношення приросту вартості врожаю до вартості добрив) для двох сценаріїв.
14. На полі кукурудзи очікуються сильні RF (опади) у фазі активного росту. Запропонуйте програму UAN (UAN – карбамідно-аміачна суміш) з NI (інгібітор нітрифікації) і SPL (роздрібне внесення).
15. Для овочів закритого ґрунту EC живильного розчину (електропровідність) перевищує оптимум. Складіть план корекції через RO (RO – зворотний осмос) та перехід на SOP (сульфат калію) замість KNO_3 (KNO_3 – нітрат калію).
16. Після LIM (вапнування) рН зріс до 6,9, проявився DEF (дефіцит) Mn (марганець). Запропонуйте FOL (позакореневе) MnSO_4 (сульфат марганцю) і мікродобрива ME (мікроелементи) у хелатній формі (CHE – хелати).
17. Соняшник демонструє DEF (дефіцит) B (бор) на легкому ґрунті з низькою ЄКО (ємність катіонного обміну). Розпишіть BP (стрічкове внесення) бору і FOL (позакореневе) у критичні фази (BBCH – шкала фенологічних фаз).
18. У плані удобрення цукрових буряків N:S=20:1 (N – азот; S – сірка). Розробіть схему додавання SD (сульфатні добрива) для досягнення N:S≈10–12:1 і підвищення PRO (білки) та цукристості (POL – поляризація цукру).
19. Пшениця яра має низький GY (урожай) за нормальних тестів ґрунту. Запропонуйте діагностику SDI (ґрунтова діагностика) + PLANT (рослинна діагностика, аналіз листка) + SPAD (індекс зеленості) перед корекцією NPK (азот, фосфор, калій).
20. На схилівій ділянці з ерозійними ризиками (ER – ерозія, англ. Erosion) оберіть між BP (стрічкове внесення) і BR (розкидне внесення) P (фосфор) з урахуванням PR (фосфорний стік) і COV (покривні культури).
21. Господарство планує перехід на OF (органічні добрива). Сформууйте 3-річний план переходу: GREEN (сидерати), COMP (компост), BD (бактеріальні добрива) + моніторинг SMB (мікробіота ґрунту) та EC (електропровідність) ґрунтового розчину.

Тема 21. Загальне поняття та критерії росту рослин

I. Основні поняття:

1) Загальне поняття та критерії росту і розвитку рослин

1. Ріст рослин
2. Розвиток рослин
3. Онтогенез
4. Морфогенез
5. Диференціація клітин
6. Проліферація клітин
7. Абсолютна швидкість росту (AGR)
8. Відносна швидкість росту (RGR)
9. Інтенсивність росту
10. Крива Сакса (велика крива росту)
11. Лаг-фаза росту
12. Плато росту
13. Біомаса
14. Акумуляція сухої речовини
15. Індикатори росту (довжина, площа, маса)
16. Стадії розвитку
17. Органогенез
18. Гістогенез
19. Алометрія
20. Пластичність фенотипу

2) Методи вивчення ростових процесів

1. Морфометрія
2. Маркування органів мітками
3. Хронометраж вимірювань
4. Мітотичний індекс
5. Підрахунок клітин
6. Серійні зрізи тканин
7. Дослід у часі
8. Дисперсійний аналіз (ANOVA)
9. Регресійна модель (RM)
10. Коефіцієнт температури (Q10)
11. Індекс листової поверхні (LAI)
12. Швидкість видовження листка (LER)
13. Відносний вміст води (RWC)
14. Дефіцит тиску пари (VPD)
15. Добова сумарна освітленість (DLI)
16. Щільність фотонного потоку (PPFD)
17. Повторюваність вимірювань
18. Реплікація зразків
19. Калібрування інструментів
20. План вибірки

3) Функціонування меристем – основа росту клітин і всього рослинного організму

1. Верхівкова меристема пагона (SAM)
2. Верхівкова меристема кореня (RAM – root apical meristem)
3. Зона поділу
4. Зона розтягнення
5. Зона диференціації
6. Камбій
7. Прокамбій
8. Туника і корпус
9. Полярний транспорт ауксину
10. Ауксин (IAA – indole-3-acetic acid)
11. Цитокінін (CK)
12. Брасиностероїди
13. Етилен
14. Клітинний цикл (CC)
15. Контрольні точки клітинного циклу
16. Сигнал позиційної інформації
17. Механічні напруження стінки
18. Комунікація через плазмодесми
19. Органоініціація
20. Вторинний ріст

4) Гетерогенність клітин в меристемі

1. Клітинна різномірність
2. Просторова гетерогенність
3. Часова гетерогенність
4. Клональне простежування
5. Епігенетичний стан
6. Градієнти гормонів
7. Мікромеханіка тканини
8. Сусідські сигнали
9. Визначення долі клітини
10. Градієнт ауксину (IAA)
11. Баланс ауксину і цитокініну
12. Позиційна інформація
13. Маркери стадій клітин
14. Хемотропізм
15. Механотропізм
16. Сигнальні каскади
17. Зворотний зв'язок
18. Самоорганізація
19. Патерни меристеми
20. Флуктуації експресії генів

5) Меристема спокою, меристема чекання: фізіологічне значення

1. Меристема спокою
2. Меристема чекання
3. Верхівковий контроль
4. Пазушна брунька

5. Латентний стан
6. Дормантність
7. Яровизація
8. Фотоперіодична відповідь
9. Перерозподіл ресурсів
10. Резерв регенерації
11. Реактивація бруньок
12. Гормональний баланс
13. Стрес-індукована активація
14. Обрізування як сигнал
15. Водний режим бруньок
16. Теплова сума
17. Транспіраційний потік
18. Зимостійкість меристем
19. Адаптивна архітектура
20. Відростання після ушкоджень

6) Мітотичний цикл, мітотичний індекс: характеристика і значення

1. Фази клітинного циклу (G1, S, G2, M)
2. Реплікація ДНК (DNA)
3. Мітоз
4. Цитокінез
5. Мітотичний індекс (MI)
6. Тривалість клітинного циклу
7. Контрольні точки
8. Цикліни і CDK-кінази
9. Хроматин
10. Хромосоми
11. Спіндельний апарат
12. Калюсна тканина
13. Проліферація
14. Маркери синтезу ДНК (BrdU/EdU)
15. Фіксація і забарвлення зрізів
16. Температурна залежність циклу
17. Живильний статус і поділ
18. Стрес і затримка циклу
19. Розміри клітин
20. Частота поділів

7) Фази росту клітин: поділ, розтягнення, диференціація

1. Фаза поділу клітин
2. Фаза розтягнення клітин
3. Фаза диференціації клітин
4. Тургор
5. Пластичність клітинної стінки
6. Експансини
7. ХТН-ферменти (ХТН)
8. Вакуолізація
9. Лігніфікація
10. Формування провідних елементів
11. Морфогенетичні сигнали

12. Енергетичне забезпечення (АТФ)
13. Осморегуляція
14. Ремодельовання стінки
15. Тіньова відповідь
16. Зони росту органа
17. Тривалість фаз
18. Переходи між фазами
19. Баланс поділу і розтягнення
20. Завершення росту органа

8) Штучна культура ізольованих клітин, тканин і органів: практичне значення

1. Культура тканин (ТС)
2. Культура меристем (МС)
3. Калюс
4. Органогенез
5. Ембріогенез соматичний (SE)
6. Регулятори росту (PGR)
7. Інокуляція експлантів
8. Стерилізація матеріалу
9. Живильне середовище
10. Мікроклональне розмноження
11. Оздоровлення від вірусів
12. Титр контамінантів
13. Соматична мінливість (SV)
14. Субкультура (SC)
15. Укорінення in vitro
16. Адаптація ex vitro
17. Карантин рослин
18. Валідація генотипу
19. Паспорт клонів
20. Серійне розмноження

9) Метод меристемних культур і його застосування в біотехнології

1. Ізоляція апекса
2. Мікродисекція
3. Безвірусний матеріал
4. Серологічні тести (ELISA)
5. Полімеразна ланцюгова реакція (PCR)
6. Термінальна меристема
7. Стерильна техніка
8. Гормональні співвідношення ауксину і цитокініну
9. Прямий шлях регенерації
10. Непрямий шлях через калюс
11. Клонова однорідність
12. Польова приживлюваність
13. Біобезпека лабораторії
14. Банки зразків
15. Кріоконсервування
16. Маркерна перевірка сорту

17. Культура апікальних бруньок
18. Масштабування процесу
19. Економічна ефективність
20. Трансфер технології

10) Типи росту органів: апікальний, базальний, інтеркалярний, бічний, дифузний

1. Апікальний ріст
2. Базальний ріст
3. Інтеркалярний ріст
4. Бічний ріст
5. Дифузний ріст
6. Меристема міжвузля
7. Пазушні бруньки
8. Відростання після скошування
9. Архітектоніка пагонів
10. Профіль росту уздовж органа
11. Стрічкові мітки
12. Динаміка міжвузлів
13. Переорієнтація росту
14. Пластичність форми
15. Редистрибуція ресурсів
16. Локалізація зони поділу
17. Віковий градієнт тканин
18. Гетеробластія
19. Синхронізація з розвитком
20. Відновлення довжини

11) Інтенсивність росту. Велика крива росту (крива Сакса)

1. Логістична крива
2. Крива Гомпертца
3. Точка перегину
4. Максимальна швидкість росту
5. Прискорення росту
6. Нормалізація за розміром
7. Масштабування часу
8. Порівняння кривих
9. Чутливість до умов

10. Моніторинг у реальному часі
11. Ковзне середнє
12. Гладкі сплайни
13. Похідні першого і другого порядку
14. Параметри моделі
15. Оцінювання помилок
16. Реплікаційна надійність
17. Планування інтервалів вимірювань
18. Узгодженість з фізіологією
19. Валідація на незалежних вибірках
20. Інтерпретація плато

12) Залежність ростових процесів від температури, світла, водозабезпечення, мінерального живлення, аерації

1. Температурний оптимум
2. Теплова сума
3. Коефіцієнт температури (Q10)
4. Світловий спектр
5. Синє світло (BL)
6. Червоне світло (RL)
7. Далекий червоний (FR)
8. Фоторецептори (PHR)
9. Добова освітленість (DLI)
10. Водний потенціал (Ψ_w)
11. Осмотичний потенціал
12. Водозабезпечення
13. Аерація субстрату
14. Гіпоксія коренів
15. Мінеральне живлення
16. Осморегуляція калієм
17. Роль кальцію у стінці
18. Дефіцит мікроелементів
19. Хелати мікроелементів (EDTA/DTPA/EDDHA – типи хелатоутворювачів)
20. Інтегроване керування умовами вирощування

II. Питання для розвитку мислення

1. Чим ріст (AGR – абсолютна швидкість росту) відрізняється від розвитку (DEV – якісні зміни), і як співвідносяться їхні індикатори протягом онтогенезу (ONT-індивідуальний розвиток)?
2. Які переваги прямої морфометрії (LM – лінійні вимірювання) порівняно з клітинною мікроскопією (CM) у встановленні профілю росту листка?
3. Чому відносна швидкість росту (RGR – відносна швидкість росту) є кориснішою для порівняння сортів, ніж абсолютна швидкість росту (AGR – абсолютна швидкість), на експоненційній ділянці «великої кривої росту» (SGC – крива Сакса)?

4. Як зміна водного потенціалу клітини (Ψ_w – водний потенціал) обмежує фазу розтягнення (CE – клітинне розтягнення) навіть за високого мітотичного індексу (MI)?
5. Які сигнали регулюють активність апікальної меристеми пагона (SAM) порівняно з меристемою кореня (RAM – верхівкова меристема кореня)?
6. Чому гетерогенність клітин (CH – клітинна різноманітність) у меристемі виникає навіть за однакової ДНК (DNA – дезоксирибонуклеїнова кислота)?
7. Поясніть, як фази клітинного циклу (G1/S/G2/M – фази циклу) впливають на тривалість циклу поділу (CC – клітинний цикл) і на MI (мітотичний індекс).
8. Які маркери ви б застосували для відстеження переходу «поділ → розтягнення → диференціація» (DIFF – диференціація) у живих тканинах?
9. Як гормональні градієнти ауксину (IAA – індоліл-3-оцтова кислота) і цитокініну (CK – цитокінін) координують баланс поділу (CD – поділ) і CE (розтягнення)?
10. Чим відрізняється апікальний ріст (AT – апікальний) від інтеркалярного (IT – інтеркалярний) у злаків з погляду відновлення після скошування (RC – здатність до відростання)?
11. Як синє світло протиставляється червоному/далекому червоному (RL/FR – червоне/далеке червоне) у регуляції видовження (EL – видовження) через фоторецептори (PHR)?
12. Як зміна температури (T) впливає на константу швидкості біохімічних реакцій росту (Q_{10} – температурний коефіцієнт) і на RGR (відносна швидкість)?
13. Чому дефіцит фосфору (P) і калію (K) по-різному впливають на довжину клітин (CL) і на щільність клітин (CDen)?
14. Як гіпоксія у кореневій зоні (RH – гіпоксія кореня) змінює транспорт води (J_x – ксилемний потік) і зворотно впливає на ріст пагона (SG)?
15. В чому практичний сенс використання меристемної культури (MC) для оздоровлення сорту від вірусів (VIR)?
16. Які ризики соматоклональної варіабельності (SV – соматоклональна мінливість) у культурі тканин (TC) і як їх мінімізувати?
17. Як індекс площі листка (LAI – індекс листової поверхні) пов'язаний із RGR (відносна швидкість росту) на різних етапах SGC (крива Сакса)?
18. Чому коефіцієнт подовження листка (LER – швидкість видовження листка) є чутливим індикатором короткострокового стресу?
19. Як кальцій (Ca) впливає на механіку клітинної стінки (CW) і на стійкість плодів (QF – якість плодів)?
20. Як аерація субстрату (AR) і водозабезпечення (WS) взаємодіють у контролі CE (розтягнення) та RGR (відносна швидкість росту)?
21. Які статистичні підходи (ANOVA – дисперсійний аналіз; RM – регресійні моделі) доречні для оцінки відмінностей кривих росту між варіантами?

III. Ситуаційні задачі

1. У досліді два сорти мають однаковий AGR (абсолютна швидкість), але різний RGR (відносна швидкість). Як пояснити різницю з точки зору LAI (індекс листової поверхні) і специфічної листової площі (SLA – питома площа листка)?
2. Після зниження Ψ_w (водний потенціал) субстрату LER (швидкість видовження листка) різко впав, а MI (мітотичний індекс) у меристемі майже не змінився. Запропонуйте механізм і швидку корекцію через RH (відносна вологість) та WS (водозабезпечення).

3. За надлишком RL/FR (червоне/далеке червоне) спостерігається сильне EL (видовження) стебел. Сформуйте світлову стратегію із підсиленням BL (синє) для зменшення EL та стабілізації RGR (відносна швидкість).
4. В культурі тканин (ТС) з'явилися ознаки SV (соматональна мінливість). Опишіть зміни протоколу (SC – цикл пересадок; PGR – регулятори росту), щоб знизити SV.
5. На піщаному субстраті з низькою AR (аерація) у кукурудзи знизився SG (ріст пагона) при нормальному живленні. Запропонуйте поліпшення AR (перліт, структура), контролюючи Ψ_w (водний потенціал) і EC (електропровідність).
6. Після короткого холоду T (температура) знизилась RGR (відносна швидкість) і зросла частка кореневої біомаси (RB – коренева маса). Як це вплине на SGC (крива Сакса) і які корекції світла (DLI – добова сумарна освітленість) доцільні?
7. У пшениці зламаний апекс SAM (верхівкова меристема пагона), але відновлення йде завдяки IT (інтеркалярний ріст) міжвузлів. Запропонуйте режим NPK (азот-фосфор-калій) і поливу для мінімізації стресу STR.
8. При дефіциті P (фосфор) сповільнився CD (поділ) і CE (розтягнення). Складіть план корекції: джерело P (MAP/DAP – амонійні фосфати), локалізація, та оцінка ефекту через MI (мітотичний індекс) і LER (швидкість видовження листка).
9. В меристемній культурі (MC – культура меристем) потрібен безвірусний матеріал (VIR – віруси). Опишіть кроки оздоровлення та контроль якості (PCR – полімеразна ланцюгова реакція; ELISA – імуноаналіз).
10. На стадії швидкого росту плода кальцієві розчини покращують QF (якість плодів). Запропонуйте програму Ca (кальцій) з урахуванням транспорту по ксилемі (Jx – ксилемний потік) і ризику опіків (FI – листкові опіки).
11. Дві криві росту (SGC – крива Сакса) перетинаються: у варіанті A раніший старт, у B – вища плато-фаза. Які висновки щодо плану підживлень (TOP – top-dressing, підживлення) і поливу (IRR – зрошення) ви зробите?
12. За дефіциту K (калій) LER (швидкість видовження) падає при незмінному MI (мітотичний індекс). Запропонуйте корекцію K та моніторинг через SPAD (індекс хлорофілу) і RWC (відносний вміст води).
13. Підвищення CO₂ (вуглекислий газ) збільшило AGR (абсолютну швидкість), але не RGR (відносну). Поясніть через зміни SLA (питома площа листка) і LAI (індекс листової поверхні).
14. Гіпоксія коренів (RH) спричинила зниження транспірації (TR) та росту пагонів (SG). Запропонуйте дренажні рішення (DR – дренаж) і провітрювання (AR – аерація).
15. У ТС (культура тканин) необхідно швидко знизити SV (соматональна мінливість) без втрати швидкості розмноження (MP). Вкажіть баланс PGR (регулятори росту) і тривалість SC (пересадка).
16. На ранніх стадіях у сорту X вищий MI (мітотичний індекс), але нижчий LER (видовження листка), ніж у сорту Y. Як це позначиться на SGC (крива Сакса) і коли давати TOP (підживлення)?
17. Зміна спектра: зменшили BL (синє) і підвищили FR (далекі червоний). Очікують тіньову відповідь (SR – тіньова реакція). Запропонуйте параметри освітлення (PPFD – щільність фотонного потоку; DLI – добова освітленість), щоб зменшити EL (видовження).
18. Після короткої посухи STR (стрес) RGR (відносна швидкість) відновилося, але LAI (індекс листової поверхні) відстає. Як перерозподілити ресурси IRR (зрошення) і N (азот), щоб прискорити відновлення листової поверхні?
19. У досліді з T (температура) і світлом (L) виявлено значущу взаємодію (INT – взаємодія). Яку статистичну модель RM (регресійні моделі) та тест у ANOVA (дисперсійний аналіз) застосувати для інтерпретації?

20. При порівнянні протоколів МС (культура меристем) один дає вищий МР (множення), інший – нижчий SV (соматоклональна мінливість). Як визначити компроміс за допомогою індексу якості QI (індекс якості)?
21. У виробничому полі моніторять LER (швидкість видовження) в режимі реального часу. Як інтегрувати ці дані з метео-потокм VPD (дефіцит тиску пари) для попереджувального керування IRR (зрошення) і TOP (підживлення)?

Тема 22. Фітогормони

I. Основні поняття:

1) Регуляція ростових процесів на різних рівнях

1. Сигнальний каскад
2. Рецептор
3. Другі месенджери (Ca^{2+} – іон кальцію; ROS - активні форми кисню)
4. Фосфорилування білків (MAPK – мітоген-активована протеїнкіназа)
5. Ядерна транскрипційна відповідь
6. Транскрипційний фактор
7. Хроматинове ремоделювання
8. Убіквітин-протеасомна система (SCF – Skp/Cullin/F-box комплекс)
9. Полярний транспорт гормону
10. Мембранний потенціал
11. Пороги чутливості
12. Зворотний зв'язок (негативний/позитивний)
13. Плейотропія
14. Рівень органели (пластиди, мітохондрії)
15. Рівень клітини (мембрана, стінка, цитоскелет)
16. Рівень тканини (меристема, камбій)
17. Рівень органа (листок, корінь, плід)
18. Рівень організму (онтогенез, фотоперіод)
19. Рівень популяції (варіабельність, адаптація)
20. Інтеграція сигналів середовища (PPFD – photosynthetic photon flux density, щільність фотонного потоку)

2) Класифікації фітогормонально-інгібіторної системи

1. Ауксини (IAA – індоліл-3-оцтова кислота; NAA – нафталеноцтова кислота)
2. Гібереліни (GA – гібереліни; GA₃ – гіберелінова кислота)

3. Цитокиніни (СК – цитокиніни; BA – бензиладенін; CPPU – форхлорфенурон)
 4. Абсцизова кислота (ABA – абсцизова кислота)
 5. Етилен (ETH – етилен; ETEFON – етефон)
 6. Брасиностероїди (BR – брасиностероїди)
 7. Саліцилова кислота (SA – саліцилова кислота)
 8. Жасмонати (JA – жасмонова кислота)
 9. Поліаміни (Put – путресцин; Spd – спермідин)
 10. Інгібітори біосинтезу GA (PAC – паклобутразол; CCC – хлормекват хлорид; TRIA – тринексапак-етил)
 11. Інгібітори транспорту ауксину (NPA – нафтилофталамова кислота; TIBA – 2,3,5-трийодобензойна кислота)
 12. Інгібітори етилену (AVG – аміноетоксивінілгліцин; 1-MCP – 1-метилциклопропен)
 13. Антагоністи ABA (Fluridone – інгібітор біосинтезу ABA)
 14. Фенольні інгібітори (кумарин, скополетин)
 15. Природні стимулятори (гумати, екстракти водоростей)
 16. Сигнальні пептиди (RALF – фактор швидкої алкалізації)
 17. Рецепторні шляхи (TIR1/AFB – рецептори ауксину; GID1 – рецептор GA)
 18. Передача сигналу двокомпонентна (His-Asp) у СК (АНК/АНР/ARR – рецептори/переносники/відповідачі)
 19. Перехресні взаємодії (crosstalk)
 20. Класифікація за дією: стимулятори / інгібітори / модифікатори чутливості
- #### 3) Ауксини: відкриття, склад, дія

1. Дарвінів експеримент на колеоптилях
 2. Індоліл-3-оцтова кислота (IAA)
 3. Індоліл-3-масляна кислота (IBA)
 4. Нафталеноцтова кислота (NAA)
 5. Біосинтез ауксину (шлях TAA/YUCCA – триптофан-амінтрансфераза/флавінмонооксигеназа)
 6. Транспортери надходження (AUX/LAX – переносники надходження)
 7. Транспортери відтоку (PIN – PIN-FORMED, переносники відтоку ауксину)
 8. Рецептори ауксину (TIR1/AFB – TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1/Auxin Signaling F-Box)
 9. Репресори AUX/IAA (Aux/IAA – інгібітори транскрипції у відсутності IAA)
 10. Транскрипційні фактори ARF
 11. SCF-комплекс (SCF – Skp/Cullin/F-box)
 12. Вкорінення живців (стимуляція IBA)
 13. Геотропізм і фототропізм
 14. Інгібітори транспорту (NPA – naphthylphthalamic acid; TIBA – triiodobenzoic acid)
 15. Дозозалежність і автотоксичність
 16. Полярність меристем
 17. Ремодельовання клітинної стінки (XTH – xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase)
 18. Співвідношення з цитокінінами
 19. Локальна аплікація і градієнти
 20. Біотести на ауксин (вигин колеоптиля)
- 4) Гібереліни: історія, склад, роль**
1. Історія «bakanae» (Gibberella fujikuroi)
 2. Гіберелінова кислота (GA₃ – gibberellic acid)
 3. Біосинтез GA (GA_{20ox}/GA_{3ox} – оксидоридакти; GA_{2ox} – інактивація)
 4. Рецептор GA (GID1 – GA INSENSITIVE DWARF1)
 5. DELLA-білки (репресори відповіді на GA)
 6. Індукція α-амілази у зернівках
 7. Подовження міжвузлів
 8. Порушення карликовості
 9. Інгібітори біосинтезу (PAC – paclobutrazol; CCC – chlormequat chloride; TRIA – trinexapac-ethyl)
 10. Синхронізація цвітіння у деяких культур
 11. Вплив температури (Q10 – коефіцієнт температури)
 12. Транспорт і локальна дія
 13. Взаємодія з світловими сигналами (PHY – phytochromes, фітохроми)
 14. Взаємодія з брасиностероїдами (BR – brassinosteroids)
 15. Затримка старіння листків
 16. Формування плодів без насіння (партенокарпія)
 17. Ендогенний рівень і чутливість
 18. Генетичні маркери шляху GA
 19. Біотести на GA (подовження гіпокотилля)
 20. Практичне використання GA₃ у розсаді
- 5) Цитокініни: синтез у корені, дія**
1. Транс-зеатин (tZ – trans-zeatin, активний цитокінін)
 2. Ізопентеніл-аденін (iP – isopentenyladenine)
 3. IPT-гени (IPT – isopentenyl transferase, фермент біосинтезу CK)
 4. LOG-ферменти (LOG – LONELY GUY, активація цитокінінів)
 5. CKX-оксидази (CKX – cytokinin oxidase/dehydrogenase, інактивація CK)
 6. Рецептори CK (АНК – Arabidopsis histidine kinase)
 7. Перенесення сигналу (АНР – histidine phosphotransfer protein)
 8. Відповідачі (ARR – Arabidopsis response regulators)
 9. Місце синтезу – верхівка кореня (RAM – root apical meristem)
 10. Транспорт ксилемою до пагона
 11. Стимуляція поділу клітин
 12. Індукція пагоноутворення in vitro
 13. Затримка старіння (антисенесцентний ефект)
 14. Взаємодія з ауксином
 15. Бензиладенін (БА)
 16. Форхлорфенурон (CPPU)
 17. Дозозалежність і морфогенез
 18. Периферійні ефекти на продихи
 19. Сигналінг двокомпонентний (His-Asp)

20. Біотести на СК (зеленіння, брунькування)

6) Абсцизова кислота: історія, склад, роль

1. Абсцизова кислота (ABA)
2. Біосинтез (NCED – 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, ключовий фермент)
3. Інактивація (CYP707A – аба 8'-гідроксилаза)
4. Рецептори (PYR/PYL/RCAR – родина START-доменних рецепторів ABA)
5. Фосфатази (PP2C – protein phosphatase 2C, негативні регулятори)
6. Кінази (SnRK2 – sucrose non-fermenting related kinase 2, позитивні регулятори)
7. Закриття продихів
8. Осмотичний стрес і посуха
9. Насіннєва дормантність
10. Зрілість і післязбиральна стійкість
11. Антагонізм з GA
12. Взаємодія з Ca²⁺-сигналіngом
13. Транскрипційні «ранні гени» відповіді
14. Роль pH апопласту
15. Транспорт у рослині
16. Фолярні апікації
17. Флуридон (Fluridone – інгібітор біосинтезу ABA)
18. Маркери експресії шляху ABA
19. Ефекти на ріст кореня і листка
20. Порогові концентрації та чутливість

7) Етилен: морфогенетична дія

1. Етилен (ETH – ethylene)
2. Біосинтез (ACS – 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase; ACO – ACC oxidase)
3. Рецептори етилену (ETR/ERS – ethylene receptors)
4. Центральні регулятори (EIN2/EIN3 – ETHYLENE INSENSITIVE)
5. «Потрійна відповідь» проростків
6. Дозрівання плодів
7. Абсцизія органів
8. Синергія/антагонізм з іншими гормонами
9. 1-MCP (1-methylcyclopropene – інгібітор сприйняття етилену)

10. AVG (aminoethoxyvinylglycine – інгібітор біосинтезу етилену)

11. Етефон (ETEFON – etherphon, донор етилену)
12. Сигналіng у продихах
13. Реакції на затоплення (етилен і етіоляція)
14. Регуляція коренеутворення
15. Модифікація архітектури рослини
16. Перехресний вплив світла (BL/RL – blue/red light, синє/червоне світло)
17. Чутливість тканин (вікова/видова)
18. Посттранскрипційний контроль
19. Тепличні застосування
20. Обмеження за безпекою і нормами

8) Інгібітори росту: ABA, кумарин, скополетин та ін.

1. Інгібітори росту (загальне)
2. Кумарин (phenylpropanoid – фенілпропанойд)
3. Скополетин (coumarin derivative – похідне кумарину)
4. Паклобутразол (PAC – paclobutrazol, інгібітор GA)
5. Хлормекват хлорид (CCC – chlormequat chloride, ретардант)
6. Тринексапак-етил (TRIA – trinexapac-ethyl, ретардант)
7. Дамінозид (SADH – succinic acid 2,2-dimethylhydrazide, ретардант)
8. NPA (naphthylphthalamic acid – інгібітор транспорту ауксину)
9. TIBA (triiodobenzoic acid – інгібітор транспорту ауксину)
10. AVG (aminoethoxyvinylglycine – інгібітор біосинтезу етилену)
11. 1-MCP (1-methylcyclopropene – блокатор рецептора етилену)
12. Флуридон (Fluridone – інгібітор ABA-біосинтезу)
13. Регулятори продихів (анти-транспіранти)
14. Алелопатичні феноли
15. Осмотичні ефекти розчинників
16. Дозо-ефектні криві (EC50 – half maximal effective concentration, напівефективна концентрація)
17. Токсикологічні пороги (LC50 – lethal concentration 50%, летальна концентрація)
18. Селективність тканин

19. Персистентність у субстраті ($t_{1/2}$ – half-life, період напіврозпаду)
20. Регуляторні ліміти (MRL – maximum residue level, максимальні рівні залишків)

9) Взаємодія фітогормонів і механізми регуляції

1. Перехресні взаємодії (crosstalk)
2. Комбінаторна специфічність промоторів (cis-елементи)
3. Рецепторні вузли (RLK – receptor-like kinases, рецептороподібні кінрази)
4. TOR-кіназа (TOR – target of rapamycin, мішень рапаміцину)
5. SnRK1-осі (SnRK1 – sucrose-non-fermenting related kinase 1)
6. Ca^{2+} -сигналінг і кальмодуліни
7. NO як месенджер (NO – nitric oxide, монооксид нітрогену)
8. Убіквітин-лігази (SCF – Skp/Cullin/F-box)
9. Епігенетика (ДНК-метиляція, гістонові модифікації)
10. Плейотропія та контекст-залежність
11. Мембранні мікродомени (rafts)
12. Інтерналізація рецепторів
13. Агрегація сигнальних платформ
14. Адаптація/десенситизація
15. Транскриптоміка (RNA-seq – RNA sequencing, секвенування РНК)
16. qPCR (quantitative polymerase chain reaction, кількісна ПЛР)
17. Репортерні конструкції (GUS/GFP – β -глюкуронідаза/зелений флуоресцентний білок)
18. Матеріальний обмін і гормони (sink/source – стік/джерело)
19. Мультифакторний ANOVA (analysis of variance, дисперсійний аналіз)
20. Моделі адитивності/синергії (Bliss, Loewe)

10) Застосування фітогормонів у рослинництві. Синтетичні регулятори

1. 2,4-Д (2,4-dichlorophenoxyacetic acid – гербіцид/ауксиноподібний)

2. NAA (нафталеноцтова, укорінення)
3. IBA (indole-3-butyric acid – індоліл-3-масляна, укорінення)
4. GA₃ (gibberellic acid – подовження/цвітіння)
5. CPPU (forchlorfenuron – збільшення плоду)
6. ЕТЕФОН (ethephon – донор етилену, дозрівання)
7. 1-MCP (1-methylcyclopropene – інгібітор сприйняття етилену, лежкість)
8. AVG (aminoethoxyvinylglycine – інгібітор етилену, відстрочка дозрівання)
9. PAC (paclobutrazol – ретардант, компактність)
10. CCC (chlormequat chloride – ретардант, стійкість до вилягання)
11. TRIA (trinexarac-ethyl – ретардант для злаків)
12. BA (benzyladenine – пагоноутворення, антисенесценція)
13. BR (brassinosteroids – стресостійкість, ріст)
14. План обприскування (DLI – daily light integral, добова освітленість; VPD – vapor pressure deficit, дефіцит тиску пари)
15. Приготування розчину (pH – acidity/alkalinity, кислотність; EC – electrical conductivity, електропровідність)
16. Поверхнево-активні речовини (surfactants – ПАР)
17. Контролі «носій» (vehicle control – контроль розчинника)
18. Безпека і норми (MRL – maximum residue level; PHI – pre-harvest interval, інтервал до збору)
19. Аналітика залишків (LC-MS/MS – liquid chromatography–tandem mass spectrometry, рідинна хроматографія–тандемна мас-спектрометрія; GC-MS – gas chromatography–mass spectrometry, газова хроматографія–мас-спектрометрія)
20. Маркування й простежуваність партій (простежуваність)

II. Питання для розвитку мислення

1. Як побудувати дозо-ефектну криву для регулятора росту та визначити поріг дії за показником EC50 (концентрація напівмаксимального ефекту)?
2. Чим механістично відрізняється стимуляція ауксином IAA (індоліл-3-оцтова кислота) від гальмування абсцизовою кислотою ABA (абсцизова кислота) на рівні експресії генів, виміряної методом qPCR (кількісна полімеразна ланцюгова реакція)?
3. Які докази свідчатимуть, що ефект гібереліну GA (гіберелінова кислота) є первинним, а не вторинним наслідком зміни водного статусу, оціненого через RWC (відносний вміст води)?
4. Як відрізнити сигналізацію через рецептори на мембрані від ядерної транскрипційної відповіді за часовою динамікою Δt (часовий інтервал) після аплікації регулятора?
5. Які критерії забезпечують валідність контролів «носіїв» у дослідях із розчинниками: порівняння з контроль розчинника та порожній контроль – без діючої речовини?
6. Як оцінити синергію дії IAA (ауксин) і СК (цитокінін) за моделлю незалежності Блісса у відсотках від очікуваної адитивності?
7. Яку роль відіграє співвідношення світла BL/RL (blue/red light – синє/червоне світло) у модулюванні чутливості до етилену EТН (етилен) під час видовження гіпокотилу?
8. Як пептидні гормони RALF (фактор швидкої алкалізації) можуть змінювати відповіді на класичні фітогормони; як це перевірити у RM (регресійна модель)?
9. Чому інгібітори біосинтезу гіберелінів, наприклад PAC (наклобутразол), проявляють сильніший ефект у високому PPFD (щільність фотонного потоку)?
10. Які мембранні транспортери AUX/LAX (переносники надходження ауксину) і PIN (PIN-FORMED – переносники відтоку ауксину) визначають полярність реакції на IAA; як це підтвердити?
11. Чому ABA (абсцизова кислота) швидко змінює провідність продихів через Ca^{2+} -сигналінг (кальцієва сигналізація), але повільніше впливає на ріст листка?
12. Як температурний коефіцієнт Q10 (коефіцієнт температури) для швидкості росту змінюється за різних рівнів GA (гібереліни)?
13. Які маркери транскрипційної відповіді використовувати для ідентифікації «ранніх генів» IEG (негайні ранні гени) у відповідь на гормон?
14. Як хімічні властивості молекули, зокрема logP (коефіцієнт розподілу) і pKa (константа дисоціації), визначають проникнення через кутикулу та ефективність позакореневих обробок?
15. Як визначити специфічність інгібітора за допомогою rescue-тесту («порятунок» додаванням природного субстрату) та порівнянням із mutant KO (нокаутований ген)?
16. Яким має бути дизайн ANOVA (дисперсійний аналіз) із факторною взаємодією hormone×light (гормон×світло), щоб коректно виділити інтеракцію?
17. Як оцінити просторову неоднорідність у теплиці сенсорами VPD (дефіцит тиску пари) і пов'язати її з варіацією відповіді на EТН (етилен)?
18. Як визначити межі безпечного застосування синтетичних регуляторів щодо MRL (максимальний рівень залишків) і дотримати PHI (інтервал до збору)?
19. Чому ROS (активні форми кисню) можуть бути як вторинними месенджерами росту, так і тригерами стресу; як це врахувати у протоколі?
20. Як використати DLI (добова інтегральна освітленість) для планування часу аплікації GA (гібереліни) і ABA (абсцизова кислота)?

21. Які підходи до оцінки статистичної потужності (розрахунок потрібної вибірки) гарантують виявлення ефекту EC20 (концентрація 20% ефекту)?

III. Ситуаційні задачі

1. Після обробки IAA (ауксин) різними дозами довжина кореня зростає до певного максимуму, а потім падає. Запропонуйте модель Emax (модель максимального ефекту) для оцінки EC50 (концентрації напівефекту) і перевірте залишки у RM (регресійна модель).
2. Обробка ABA (абсцизова кислота) зменшила швидкість видовження листка при сталому RWC (відносний вміст води). Як довести, що гальмування не зумовлене дегідратацією, а є гормональним ефектом?
3. При одночасній аплікації GA (гібереліни) і PAC (інгібітор біосинтезу гіберелінів) ви спостерігаєте часткове «порятунк». Кількісно оцініть антагонізм за Bliss independence (незалежність Блісса).
4. У теплиці з високим VPD (дефіцит тиску пари) етиленовий блокатор 1-MCP (1-methylcyclopropene – інгібітор сприйняття етилену) не стабілізує висоту розсади. Спроектуйте факторний план «1-MCP×VPD» з ANOVA (дисперсійний аналіз).
5. Позакоренеve внесення IBA (індоліл-3-масляна кислота) для укорінення дає різні результати при різних PPFD (щільність фотонного потоку). Як нормувати дані на DLI (добова освітленість)?
6. Після етиленової обробки ETH (етилен) прискорилося дозрівання плодів, але впала міцність тканин. Оцініть компроміс за індексами QI (індекс якості) і FI (індекс твердості).
7. Інгібітор транспорту ауксину NPA (нафтилофталамова кислота) змінив геотропну відповідь. Як відокремити ефекти транспорту від локального синтезу за допомогою трасер – барвник-маркер?
8. Серія доз СК (цитокінін) змінила кількість пазушних пагонів. Перевірте нелінійність через коефіцієнт Гілла pH (показник крутості кривої) і визначте EC10 (10% – мінімально ефективну).
9. У ґрунт із високим pH внесли мідвмісний хелат Cu-EDTA (етилендіамінтетраоцтова кислота) разом із GA (гібереліни). Як розділити вплив хелату і гормону на RGR (відносну швидкість росту)?
10. Розсада огірка під дією CCC (хлормекват хлорид) стала компактною, але площа листка зменшилась. Визначте оптимум дози за критерієм PI (індекс продуктивності) з вагами для висоти і площі.
11. Після обробки ABA (абсцизова кислота) продиhi закрились, але LER (швидкість видовження листка) швидко відновився під низьким VPD (дефіцит тиску пари). Поясніть часову декуплінг-динаміку (розв'язання зв'язку).
12. У культурі тканин додавання співвідношення IAA:СК (ауксин:цитокінін) 2:1 спричинило коренеутворення, а 1:2 – пагоноутворення. Побудуйте фазову діаграму у площині PGR (регулятори росту рослин).
13. Обприскування ETH (етилен) перед збором прискорило забарвлення, але знизило PHI (інтервал до збору) до недопустимого. Запропонуйте графік, що дотримує MRL (рівень залишків).
14. При внесенні GAз (гіберелінова кислота) у прохолоді ефект слабкий. Оцініть залежність від температури через Q10 (температурний коефіцієнт) і внесіть поправку до дози.
15. Фоліарна аплікація ABA (абсцизова кислота) у вечірній час дала сильніший ефект, ніж уранці. Перевірте гіпотезу через Δt (часовий лаг) до піку DLI (добова освітленість).

16. У двох сортах із різною чутливістю до РАС (інгібітор біосинтезу гіберелінів) різний профіль експресії KNOX (KNOTTED-like homeobox – гомеобокс-подібні гени). Як підтвердити причинність через qPCR (кількісна ПЛР)?
17. Після комбінації IAA (ауксин) і BR (брасиностероїди) збільшилась довжина клітин. Виміряйте зміну CW (клітинна стінка) через ферменти ХТН (ксилоглюканова ендотрансглюкозидаза).
18. Інгаляція 1-MCP (інгібітор сприйняття етилену) затримала дозрівання плодів, але виникли плями FI (листяні ушкодження). Запропонуйте протокол мінімізації ризику.
19. Локальна аплікація IAA (ауксин) на одну сторону колеоптиля викликала вигин. Змодельуйте градієнт ΔIAA (різниця концентрацій ауксину) та прогнозуйте кут вигину.
20. Обробка СК (цитокінін) підвищила кількість бруньок, але зменшила індивідуальну біомасу пагонів. Опишіть компроміс (обмін вигодами) і оптимізуйте дозу за цільовим індексом QI (індекс якості).
21. У полі частина ділянки не реагує на GA₃ (гіберелінова кислота). Картуйте мікрозони за NDVI (нормалізований диференціальний вегетаційний індекс) і пов'яжіть їх з розподілом Ψ_w (водний потенціал) для корекції норми.

Тема 24-25. Онтогенез вищих рослин. Фізіологічні основи стійкості рослин

I. Основні поняття:

1) Фотоперіодична реакція

1. Фотоперіодизм
2. Критична тривалість дня (CDL)
3. Фітохром (PHY)
4. Криптохром (CRY)
5. Фоторецептори синього світла (PHR)
6. Співвідношення червоного до далекочервоного (R:FR – red:far-red ratio)
7. Перемикання Pr/Pfr (Pr – phytochrome red; Pfr – phytochrome far-red)
8. Циркадний годинник (CLK)
9. Добова інтегральна освітленість (DLI)
10. Імпульс «нічного перериву» (NB)
11. Фотоіндукція
12. Фотоперіодична пам'ять
13. Фенологічний етап
14. Генетичні регулятори цвітіння (FT)
15. Переналаштування транскрипції (TF – фактори транскрипції)
16. Узгодження з температурою (TEC – температурна компенсація)
17. Фотоперіодична пластичність
18. Світловий поріг індукції

19. Фотоперіодичне гальмування

20. Адаптивне зміщення фази (PR)

2) Класифікація фотоперіодичних типів рослин

1. Короткоденні рослини (SD)
2. Довгоденні рослини (LD)
3. Нейтральноденні рослини (DN)
4. Короткоденні факультативні (FSD)
5. Довгоденні факультативні (FLD)
6. Короткоденні облігатні (OSD)
7. Довгоденні облігатні (OLD)
8. Фотоперіодичні екотиби
9. Критична довжина ночі (CNL)
10. Фотоперіодична індукція цвітіння
11. Світлочутливе вікно (SW)
12. Верналізаційна потреба (VRN)
13. «Нічний перерив» (NB)
14. Світлова сума (QS)
15. Фотоперіодична адаптація до широти
16. Світлова якість спектра
17. Теплова сума (GDD)
18. Генотип-специфічний поріг
19. Фотоперіодична десенситизація

20. Фотоперіодична класифікаційна матриця

3) Адаптація та механізм стійкості рослин

1. Адаптація
2. Аклімація (AC)
3. Загартування (HC)
4. Абсцизова кислота (ABA)
5. Гібереліни (GA)
6. Жасмонова кислота (JA)
7. Саліцилова кислота (SA)
8. Активні форми кисню (ROS)
9. Активні форми азоту (RNS)
10. Білки теплового шоку (HSP)
11. Пізньоембріональні білки (LEA)
12. Дегідрини (DHN)
13. Сумісні осмоліти (COS)
14. Гліцинбетаїн (GB)
15. Пролін (Pro)
16. Антиоксидантна система (AOS)
17. Мембранна стабільність (MSI)
18. Ремодельовання клітинної стінки (CWR)
19. Регуляція експресії генів стресу (SR)
20. Системна набута стійкість (SAR)

4) Фізіологічні основи стійкості рослин

1. Осмотичне налаштування (OA)
2. Водний потенціал (Ψ_w)
3. Відносний вміст води (RWC)
4. Провідність продихів (gs)
5. Коефіцієнт температури мембрани (T_m)
6. Перекисне окиснення ліпідів (LPO)
7. Малоновий діальдегід (MDA)
8. Супероксиддисмутаза (SOD)
9. Каталаза (CAT)
10. Аскорбатпероксидаза (APX)
11. Пероксидаза (POD)
12. Відновлений глутатіон (GSH)
13. Аскорбат (AsA)
14. Індекс витоку електролітів (EL)
15. Флуоресценція хлорофілу Fv/Fm
16. Квантовий вихід ФСII (FPSII)
17. Осмотичний потенціал (Ψ_s)
18. Іонний гомеостаз
19. Енергетичний обмін (ATP)
20. Регуляція іонних каналів (IC)

5) Зимостійкість рослин

1. Холодова аклімація (CA)
2. Дегартування (DEH)
3. Переаклімація (REA)
4. Каскад ICE1–CBF/DREB–COR

5. Мембранна десатурація ліпідів (LDS)

6. Накопичення цукрів (TSS)
7. Антифризні білки (AFP)
8. Екстраклітинна кристалізація льоду (ECI)
9. Суперохолодження (SC)
10. Вітрифікація (VIT)
11. Порогова температура ушкодження (LT50 – lethal temperature 50%)
12. Електропровідність після заморожування (EL)
13. Морфологічні маркери зимостійкості
14. Фотосинтетичні маркери (Fv/Fm, FPSII)
15. Роль абсцизової кислоти (ABA)
16. Роль кальцію (Ca^{2+} – calcium)
17. Захисні поліоли (SP – sugars/polyols)
18. Зимової десикація (WD)
19. Стійкість камбію (CS)
20. Післястресове відновлення (PR)

6) Морозостійкість як важливий вид зимостійкості

1. Морозостійкість (FT)
2. Ініціація кристалів (IN)
3. Антифризні пептиди/білки (AFP)
4. Точка замерзання клітини (FP)
5. Переохолодження (SC)
6. Розрив клітин через лід (LIC)
7. Кріплення льоду до стінки (IA)
8. Вакуолярна стабільність
9. Роль плазмоліси (PM)
10. Градієнт води клітина-апопласт (WG)
11. Кріопротектори (CP)
12. Диференціальна сканувальна калориметрія (DSC)
13. Морозостійкі екотиби
14. Експрес-оцінка за EL
15. Пошкодження бруньок (BD)
16. Фазові переходи ліпідів (LPT)
17. Локалізація льоду (IL)
18. Тріщина морозу у корі (FC)
19. Десикаційний стрес (DS)
20. Регенерація після морозу (FR)

7) Солестійкість рослин

1. Солестійкість (ST)
2. Осмотичний стрес (OS)
3. Іонний стрес (IS)
4. Шлях SOS
5. Транспортери НКТ

6. Обмінники NHX (NHX – Na⁺/H⁺ exchanger)
7. Вакуолярна секвестрація Na⁺
8. Співвідношення K⁺/Na⁺
9. Осмопротектанти (OP)
10. Гліцинбетаїн (GB)
11. Пролін (Pro)
12. Галогідрофіти (Hal)
13. Глікофіти (Gly)
14. Натрієві ексклюдери (NE)
15. Натрієві інклудери (NI)
16. Підсолонення ґрунту (SS)
17. Електропровідність розчину (EC)
18. Знезасолення/промивання (LF)
19. Антиоксидантна відповідь (AOR)
20. Біомаркери ушкодження (BI)

8) Стійкість до техногенних хімічних забруднень атмосфери та ґрунту

1. Поллютанти повітря (AP)
2. Діоксид сірки (SO₂)
3. Діоксиди азоту (NO_x)
4. Озон (O₃)
5. Тверді частинки (PM)
6. Важкі метали (HM)
7. Поліциклічні ароматичні вуглеводні (PAH)
8. Кислотні дощі (AR)
9. Хелатування (EDTA)
10. Фітонечутливість/толерантність (PT)
11. Фітокелатини (PC)
12. Металотіонеїни (MT)

II. Питання для розвитку мислення

1. Як циркадний годинник узгоджує фотоперіодичну реакцію з температурними коливаннями; які маркери добового ритму ви перевірите методом qPCR (кількісна полімеразна ланцюгова реакція)?
2. Як співвідношення Pr/Pfr (червона/далекочервона форма фітохром) зсуває поріг індукції цвітіння у довгоденних і короткоденних видів?
3. Чим відрізняється «фотоперіодична пам'ять» у довгоденних культур від миттєвої світлової відповіді; як це верифікувати за допомогою DLI (добова інтегральна освітленість)?
4. Які експерименти дозволять рознести внесок фітохрому PHY (фітохром) і криптохромом CRY (криптохром) у контролі переходу до цвітіння?
5. Які клітинні мішені визначають зимостійкість: мембрани, білки-шаперони та «сумісні» осмоліти; як ви кількісно оціните Pro (пролін) і Tre (трегалоза)?
6. Як визначити критичну температуру пошкодження листків за кривою EL (витік електролітів) та параметром LT50 (50% – температура напівлетального ушкодження)?
7. Яку інформацію про морозостійкість дають активності SOD (супероксиддисмутаза), CAT (каталаза) та POD (пероксидаза)?
8. Як гормональна вісь ABA ↔ GA (абсцизова кислота; гібереліни) керує етапами «загартування»; які цукри TSS (сума розчинних цукрів) брати як маркери?
9. Як розрізнити стратегії солестійкості «уникнення» та «терпимість» через виміри Ψ_w (водний потенціал), RWC (відносний вміст води) і співвідношення K⁺/Na⁺ (калій/натрій)?
10. Які іонні транспортери формують гомеостаз при засоленні та як перевірити експресію НКТ (високоспоріднений калієвий транспортер) і NHX (Na⁺/H⁺ обмінник)?
11. Як ROS (активні форми кисню) поєднують роль сигналів і пошкоджувачів; чому MDA (малоновий діальдегід) підходить як індикатор пероксидації ліпідів?
12. Які зміни Fv/Fm (змінна/максимальна флуоресценція) та ФПСII (квантовий вихід фотосистеми II) сигналізують про ушкодження озоном O₃ (озон)?
13. Чим відрізняються механізми толерантності до SO₂ (діоксид сірки) та NO₂ (діоксид азоту) у міських насаджень і як калібрувати індекс ушкодження LI (ушкодження листка)?

14. Як оцінити нагромадження важких металів у «грунт→рослина» за допомогою ICP-MS (мас-спектрометрія з індуктивно зв'язаною плазмою) та коефіцієнта TF (фактор перенесення)?
15. Які біохімічні маркери фітоіндикації нафтопродуктів доцільні та як допомагає спектральний індекс PRI (фотохімічний індекс відбиття)?
16. Чому лишайники є чутливими біоіндикаторами повітря; як розрахувати LBI (індекс різноманіття лишайників) і підтвердити акумуляцію елементів методом XRF (рентгенофлуоресценція)?
17. Які критерії добору видів для фіторемедіації: високий BCF (коефіцієнт біоконцентрації), швидкий ріст і низький харчовий ризик?
18. Як моделі ANOVA (дисперсійний аналіз) і GLM (узагальнена лінійна модель) відокремлюють ефекти «стрес × генотип × прийоми»?
19. Які межі та користь антистресових обробок Ca^{2+} і Si; чому важливо контролювати ЕС (електропровідність) робочого розчину?
20. Як NDVI та PRI (нормалізований диференційний вегетаційний індекс / фотохімічний індекс) допомагають локалізувати «гарячі точки» стресу на полі?
21. Як побудувати інтегральний індекс стійкості CSI (композиційний індекс стресостійкості) з EL, Fv/Fm, RWC і приросту та перевірити його чутливість за ROC-аналізом (характеристична крива приймача)?

III. Ситуаційні задачі

1. Після переведення розсади в теплицю з низьким R:FR (red:far-red – червоне:далекочервоне) рослини витягуються і рано закладають бутони. Запропонуйте світловий режим і графік перевірки експресії «світлових» генів методом qPCR (кількісна полімеразна ланцюгова реакція).
2. Озима культура пережила різкий відлиг-фрост. Побудуйте план оцінки морозостійкості: EL-тест (витік електролітів), розрахунок LT50 (50% – температура напівлетального ушкодження) та вимір Fv/Fm (змінна/максимальна флуоресценція).
3. На солонцю спостерігається пригнічення росту. Запропонуйте протокол розділення ефектів осмотичного і іонного стресу через Ψ_w (водний потенціал), RWC (відносний вміст води) і співвідношення K^+/Na^+ (калій/натрій).
4. Дві лінії пшениці різняться солестійкістю. Спроектуйте експеримент з транскрипційним тестом HKT/NHX (калієвий транспортер / натрій-протоновий обмінник) і активностями SOD/CAT/POD (антиоксидантні ферменти).
5. У саду фіксують плями від озону. Опишіть план моніторингу з використанням ФПСII (квантовий вихід фотосистеми II), індексу LI (ушкодження листка) і карти концентрацій O_3 (озон).
6. Після зимового загартування у рослин зросли вмісти Pro і Tre (пролін; трегалоза). Сформулюйте гіпотезу ролі ABA (абсцизова кислота) та перевірте її за допомогою часової серії TSS (сума розчинних цукрів).
7. На виробничій ділянці підозрюють забруднення кадмієм. Запропонуйте схему відбору зразків і аналіз у ICP-MS (мас-спектрометрія з індуктивно зв'язаною плазмою), розрахуйте TF (фактор перенесення).
8. Уздовж автошляху встановлено різний рівень ушкоджень хвойних. Застосуйте лишайникову фітоіндикацію: обчисліть LBI (індекс різноманіття лишайників) і підтвердьте акумуляцію елементів XRF-методом (рентгенофлуоресценція).
9. Розсада огірка після стресу від посухи частково відновилась. Складіть протокол порівняння «обробка кальцієм/кремнієм» із контролем ЕС (електропровідність) розчину та паралельним моніторингом ROS (активні форми кисню).

10. Поле має «плями» низької продуктивності. Побудуйте карту NDVI/PRI (індекси відбиття) і прив'яжіть її до даних про солоність та горизонтальні потоки повітря (мікрокліматичні зони).
11. Після обробки антистресовим біопрепаратом ефект проявився лише в одній теплиці. Запропонуйте план GLM-аналізу (узагальнена лінійна модель) з факторами «температура × вологість × сорт».
12. На піщаних ґрунтах у червні зафіксовано «сонячні опіки» листків. Розпишіть протокол тіньових сіток із контролем DLI (добова інтегральна освітленість) та R:FR (red:far-red – червоне/далекочервоне).
13. Після весняного заморозку частина саду відновилась швидше. Запропонуйте метод раннього скринінгу на морозостійкість за Fv/Fm (змінна/максимальна флуоресценція) та EL (витік електролітів).
14. В міському парку розміри листків липи зменшилися. Складіть фітоіндикаційний індекс із вагами для LI (ушкодження листка), відсотка некрозів і вмісту пилу, підтвердьте джерела поллютантів за допомогою SO₂/NO₂ (гази).
15. У теплиці з'явилися симптоми солонцевості субстрату. Запропонуйте поетапну стратегію промивки і корекції, моніторячи ЕС (електропровідність) і співвідношення K⁺/Na⁺.
16. Для рекультивації кар'єру обрано фіторемедіацію. Доберіть види з високим BCF (коефіцієнт біоконцентрації) та опишіть контроль ризику потрапляння елементів у харчовий ланцюг.
17. На ділянці з ознаками нафтового забруднення спостерігають пригнічення фотосинтезу. Опишіть протокол оцінки за PRI (індекс відбиття), хлорофільною флуоресценцією та ферментами детоксикації.
18. Дві технології загартування дають різний результат. Спроектуйте факторний ANOVA (дисперсійний аналіз) «метод × сорт × час» із метриками LT50 (температура напівлетального ушкодження) і Fv/Fm (флуоресценція).
19. Після сильного вітру та пилу в місті листки платану вкрилися нальотом. Розробіть індекс «міського навантаження» з компонентами LI (ушкодження), вміст важких металів за ICP-MS (мас-спектрометрія) і LBI (індекс лишайників).
20. У багаторічнику прояви стресу непослідовні між роками. Запропонуйте інтегральний CSI (індекс стресостійкості) та перевірте його прогностичність ROC-аналізом (характеристична крива).
21. Компанія пропонує антистресант «X». Складіть польовий план із блокуванням за мікрозонами, контролем розчинника та розрахунком потрібної вибірки через оцінку статистичної потужності (розрахунок розміру вибірки).

Використана література

1. Власенко М. Ю., Вельямінова-Зернова Л. Д. Фізіологія рослин : навч. посіб. Біла Церква : БДАУ, 1999. 304 с.
2. Власенко М. Ю., Вельямінова-Зернова Л. Д., Мацкевич В. В. Фізіологія рослин з основами біотехнології : підручник. Біла Церква : БДАУ, 2006. 504 с.
3. Власенко М. Ю., Вельямінова-Зернова Л. Д., Мацкевич В. В. Фізіологія рослин з основами біотехнології : навч.-метод. матеріали (електрон. копія). Біла Церква : БДАУ, 2006. 504 с.
4. Войцехівська О. В., Капустян А. В., Косик О. І. та ін. Фізіологія рослин : практикум / за ред. Т. В. Паршикової. Луцьк : Терен, 2010. 416–420 с. (ISBN 978-966-2276-08-4).
5. Господаренко Г. М. Агрохімія : підручник. Київ : Аграрна освіта, 2013. 406 с. (ISBN 978-966-669-317-7).
6. Господаренко Г. М. Агрохімія : підручник. Київ : ТОВ «СІК ГРУП Україна», 2018. 560 с.
7. Господаренко Г. М. Система застосування добрив : навч. посібник. Київ : ТОВ «СІК ГРУП Україна», 2015. 332 с.
8. Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин : підручник. Суми : Універсальна книга, 2004. 464 с.
9. Макрушин М. М., Макрушина Є. М., Петерсон Н. В., Мельников М. М. Фізіологія рослин : підручник / за ред. М. М. Макрушина. Вінниця : Нова Книга, 2006. 416 с.
10. Методичні матеріали з фізіології та біохімії рослин (комплекс навч.-метод. матеріалів). Харків : ХНУ ім. В. Н. Каразіна, 2005–2015. 256 с. (добірка матеріалів кафедри).
11. Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Бацманова Л. М. Фізіологія рослин : підручник. Київ : Либідь, 2005. 808 с.
12. Навч.-метод. матеріали «Фізіологія рослин з основами біохімії» (лекції, силлабуси, тести). Львів : ЛНУ ім. І. Франка, 2017–2024. 1–60 с. (посилання на укр. підручники).
13. Навч.-метод. матеріали «Фотосинтез» (курс лекцій). Київ–Львів : НУ/ЛНУ, 2019–2024. 1–40 с. (огляд укр. літератури з фотосинтезу й пігментів).
14. НУБіП України. Фізіологія рослин : програма курсу, метод. вказівки і бібліогр. забезпечення (комплекс). Київ : НУБіП, 2006–2024. 1–50 с. (містить укр. бібліографію підручників і статей).
15. Основи агрономічної хімії : навч. посіб. / Чорний С. Г. Миколаїв : МНАУ, 2020. 284 с. (ISBN 978-617-7149-49-0).
16. Радченко Є. В. Вплив рівня мінерального живлення на ріст, розвиток та продуктивність ячменю ярого : дис. ... канд. с.-г. наук. Дніпро : ДДАЕУ, 2021. 170 с. (розділи з фізіології та агрохімії).
17. Скляр В. Г. Екологічна фізіологія рослин : підручник. Суми : Університетська книга, 2018. 271 с.
18. Скляр В. Г., Злобін Ю. А. Екологічна фізіологія рослин : підручник. Суми : Університетська книга, 2015. 271 с.
19. Фізіологія рослин : підручник (2-ге вид., доп. і перероб.) / уклад. колект. Одеса : ОНУ ім. І. І. Мечникова; Київ : Либідь, 2005. 808 с. (використано у навч. збірниках і силабусах).
20. Фотосинтез : навч. посіб. для студ. вищ. навч. закл. Київ : Вища школа, 1995. 247 с.
21. Шевчук М. Й., Веремєєнко С. І., Лопушняк В. І. Агрохімія : підручник. Луцьк : Надстир'я, 2012. 468 с.

Навчальне видання

Укладачі: Перепелиця Л.О.

Методичні рекомендації до виконання самостійної роботи студентів з
освітньої компоненти «Фізіологія рослин з основами біохімії»

Надруковано з оригінал-макета автора

Підписано до друку Формат 60х90/16. Ум. друк.арк. 5,46 д.а.

Обл. вид арк. 3.87. Друк різнографічний.

Гарнітура Times New Roman. Зам. 30. Наклад 300.

Видавництво Житомирського державного університету імені Івана Франка

Свідоцтво про державну реєстрацію:

серія ЖТ № 10 від 07.12.04 р.

м. Житомир, вул. Велика Бердичівська, 40електрона пошта (zu@zu.edu.ua)