

УДК 581.132.8(091)+581.5

Т. Є. Христова, О. Є. Пюрко

*Київський національний університет ім. Т. Шевченка  
Мелітопольський державний педагогічний університет ім. Б. Хмельницького*

### **ІСТОРИЧНИЙ АСПЕКТ БІОХІМІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ ФОТОСИНТЕЗУ ТА ЙОГО РОЛЬ В ЕКОЛОГІЇ РОСЛИН І ФІТОІНДИКАЦІЇ**

Проаналізовано еволюцію формування поглядів на біохімічне різноманіття фотосинтезу в межах екологічної фізіології рослин. Узагальнено матеріал із темної стадії фотосинтезу в історичному аспекті, визначено її роль в екології рослин і фітоіндикації. Охарактеризовано генезис досліджень біохімії вуглецевого живлення рослин у світі та Україні. Підкреслено вагомий внесок вітчизняних учених (О. М. Волкова, Є. П. Вотчала, К. А. Пурієвича, В. М. Любименко, А. С. Оканенко та ін.) у розробку окремих аспектів даної проблеми. Встановлено значення їх праць у з'ясуванні механізмів еколого-адаптаційного синдрому рослин.

Т. Е. Христова, О. Е. Пюрко

*Киевский национальный университет им. Т. Шевченко  
Мелитопольский государственный педагогический университет им. Б. Хмельницкого*

### **ИСТОРИЧЕСКИЙ АСПЕКТ БИОХИМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ФОТОСИНТЕЗА И ЕГО РОЛЬ В ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ФИТОИНДИКАЦИИ**

Проаналізована еволюція формування поглядів на біохімічне різноманіття фотосинтезу в межах екологічної фізіології рослин. Обобщен материал по темной стадии фотосинтеза в историческом аспекте, определена ее роль в экологии растений и фитоиндикации. Охарактеризован генезис исследований биохимии углеродного питания растений в мире и Украине. Подчеркнут значительный взнос отечественных ученых (О. М. Волкова, Е. П. Вотчала, К. А. Пуриевича, В. М. Любименко, А. С. Оканенко и др.) в разработку отдельных аспектов данной проблемы. Установлено значение их работ в выяснении механизмов эколого-адаптационного синдрома растений.

Т. Е. Khrystova, О. Е. Pyurko

*Taras Shevchenko Kyiv National University,  
Bogdan Khmelnytsky Melitopol' State Pedagogical University*

### **HISTORICAL ASPECT OF PHOTOSYNTHESIS BIOCHEMICAL DIVERSITY OF AND IT'S ROLE AT PLANT ECOLOGY AND PHYTOINDICATION**

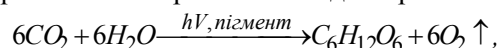
The evolution of formation of views on biochemical diversity of photosynthesis within the bounds of plants ecological physiology is analyzed. Data on the dark period of photosynthesis are generalized in the historical aspect and its role in the plants ecology and phytoindication is determined. The genesis of research of plants carbonaceous nutrition biochemistry is characterized in the world and in Ukraine. The influential contribution of Ukrainian scientists (O. M. Volkov, E. P. Votchal, K. A. Purievich, V. M. Lubimenko,

A. S. Okanenکو and others) to elaboration of certain aspects of photosynthesis is underscored. The significance of their works for the ascertainment of mechanisms of plants' ecological adaptive syndrome.

### Вступ

Значення фотосинтезу в біосферних процесах Землі надзвичайно велике та різноманітне, а його природа настільки унікальна, що проблема фотосинтезу вважається однією з найважливіших не лише для науки, а і для практики [6; 20]. Зараз відомо, що фотосинтез – складний фізіолого-біохімічний процес, що включає світлову і темнову стадії, кожна з яких у свою чергу має декілька фаз, дослідження функціонування яких триває [10; 23].

Особливої уваги заслуговує темнова (біохімічна) стадія фотосинтезу завдяки біосинтезу органічних речовин із неорганічних згідно з рівнянням:



яке у загальному вигляді сформульоване ще в 1840 році французьким фітофізіологом Ж. Б. Буссенго [1]. Незважаючи на простоту цього рівняння, особливості біохімії фотосинтезу продовжують посилено вивчатися і сьогодні у зв'язку з екологічною адаптацією, фітоіндикацією, фітопродуктивністю рослинних організмів, агро- та фітоценозів за умов підвищеного антропогенного тиску на природу [11; 12].

Мета цієї роботи – узагальнити матеріал із біохімії темної стадії фотосинтезу в історичному аспекті, визначити її роль в екології рослин і фітоіндикації, показати внесок вітчизняних вчених у розробку цих питань.

### Генезис дослідження фотосинтезу рослин у світі

Зараз залежно від анатомо-морфологічних особливостей, локалізації місць і механізмів карбоксилювання та декарбоксилювання, специфічності складу ферментативних комплексів, складу первинних, проміжних і кінцевих продуктів асиміляції розрізняють такі шляхи фотосинтезу (рис.), яким характерний різний час і умови еволюційного формування, але які дозволяють рослинам зайняти певні ніші на земній кулі. Загальним для всіх типів фотосинтезу є функціонування універсального циклу біосинтезу органічних речовин – циклу Кальвіна, проміжними продуктами якого є відновні цукри, а всі інші функціональні ланцюги розглядаються як допоміжні, важливі компоненти для забезпечення відносної переваги певним видам рослин за стресових і летальних умов. Але формування таких уявлень має досить тривалу, із певними протиріччями, історію.

Відкриттю вуглецевого живлення рослин передували геніальні здогадки вчених про значення різних факторів у життєдіяльності рослин: світла (М. Мальпігі, С. Гейтс); процесу перетворення сонячної енергії та органічної речовини (Н. Ньютон); повітря як джерела вуглецевого живлення (М. В. Ломоносов). Останній писав: «... преизобильное рашение тучных дерев, которые на бесплодном песку корень свой утвердили, ясно изъясляет, что жирными листьями жирный тук в себя из воздуха впадают: ибо из бесочного песку столько смоляной материи в себя получить им невозможно» [15]. Але панування теорії водного живлення рослин, сформульованої на початку XVII ст. Я. Б. Ван-Гельмонтом, надовго затримало дослідження в цьому напрямку.

Датою відкриття фотосинтезу вважається 1771 році, коли Д. Пристлі, використовуючи скляний ковпак, гілку м'яти та мишу довів, що рослина може «виправляти» зіпсоване твариною повітря, але пояснень із цього приводу не дав. У 1779 році голландський вчений Я. Ингенгауз за результатами власних досліджень констатував, що здатністю «виправляти» зіпсоване повітря рослини володіють тільки на світлі. У тем-

ряві вони теж погіршують склад повітря. Він уперше встановив наявність у рослин двох протилежно спрямованих, але взаємопов'язаних процесів, перший з яких пізніше отримав назву «фотосинтез» (процес вуглецевого живлення), а другий – «дихання» (забезпечує енергією рослини у темряві).

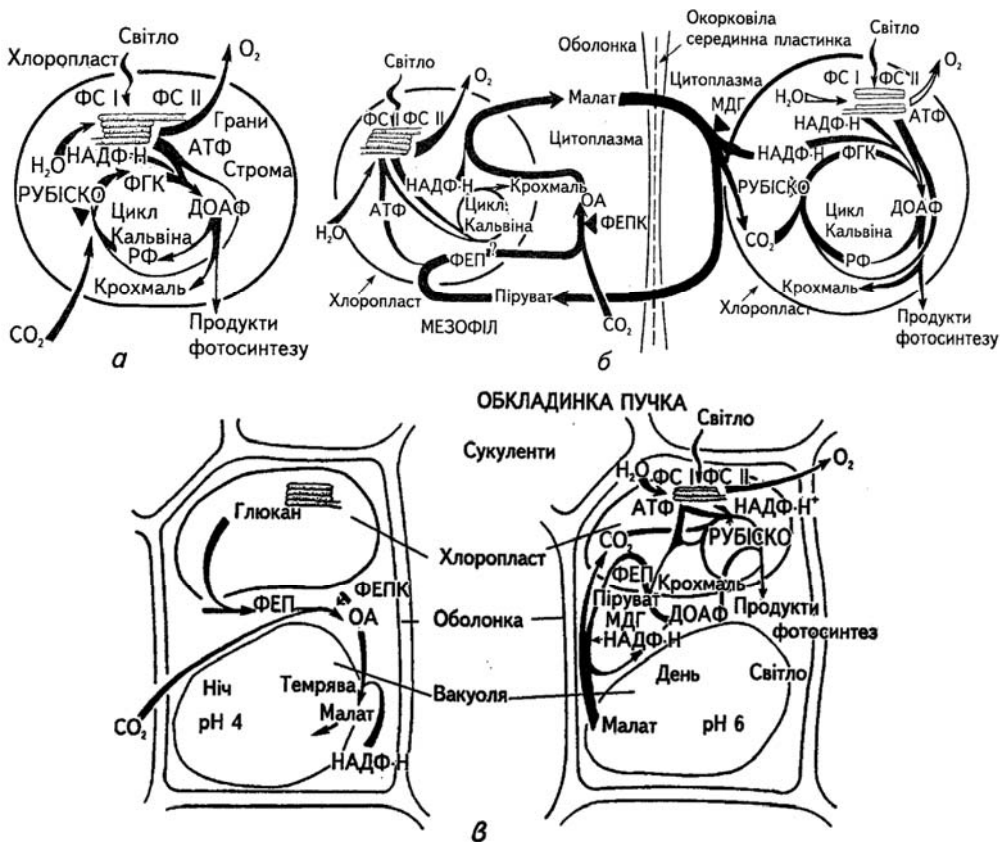
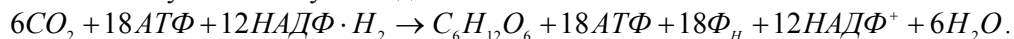


Рис. Шляхи відновлення CO<sub>2</sub> рослинами з C<sub>3</sub> (а), C<sub>4</sub> (б) та САМ (в) типами фотосинтезу [20]

У 1804 році Н. Сосюр переконливо довів, що синтез органічних речовин зеленими рослинами у процесі фотосинтезу здійснюється за рахунок вуглекислого газу та води. Тривалий час (понад 100 років) загальноприйнятою була гіпотеза Байєра, в основі якої лежало уявлення про фоторозклад CO<sub>2</sub> з утворенням СО, а потім – формальдегіду, здатного до конденсування з утворенням цукрів. Роботи К. Б. Ван-Ніля, а пізніше С. Рубена, А. П. Виноградова та Р. В. Тейс [2; 34] дозволили відкинути хибний погляд на фоторозклад вуглекислоти та послужили основою формування вірогіднішого – відновлення вуглекислого газу.

Хімізм фіксації CO<sub>2</sub> вдалося розшифрувати лише після застосування методу радіоактивних індикаторів. Перші дослідження проведені С. Рубеном у 1939–1943 рр. із застосуванням радіоактивного ізоотопу вуглецю <sup>14</sup>C із періодом напіврозпаду 20 хв. Незважаючи на цей недолік (досліди не давали уявлення про хімічну природу речовин, які брали участь у засвоєнні CO<sub>2</sub>), автору вдалося висунути декілька нових положень: засвоєння CO<sub>2</sub> починається з реакції карбоксилування альдегідної групи невідомої речовини – RH; у рослин функціонує складний цикл регенерації акцептора CO<sub>2</sub>; при засвоєнні CO<sub>2</sub> важливу роль відіграють процеси фосфорилування [24].

Остаточні всі ці питання розв'язані М. Кальвіном із співробітниками Каліфорнійського університету при застосуванні радіоактивного ізотопу вуглецю  $^{14}\text{C}$  із періодом напіврозпаду 5720 років [26]. Тривалий «період життя» ізотопу вуглецю дозволив дослідити послідовність біохімічних перетворень продуктів фіксації  $\text{CO}_2$  – шлях вуглецю у фотосинтезі. Відзначимо, що цикл Кальвіна (відновний пентозофосфатний цикл) включає три фази (карбоксилювання, відновлення, регенерація), 13 реакцій, які можна навести у загальному вигляді:



Завдяки утворенню проміжних 3С-вуглецевих сполук цей шлях отримав назву  $\text{C}_3$ -фотосинтезу, а рослини характеризуються специфічними анатомо-морфологічними та фізіолого-біохімічними особливостями. За рівнянням на відновлення 1 молекули  $\text{CO}_2$  до рівня вуглеводів у циклі Кальвіна витрачається 3 молекули АТФ і 2 молекули  $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ , синтезовані у світловій стадії фотосинтезу.

У другій половині ХХ ст. з'явилися публікації [9; 17; 29] стосовно первинної асиміляції  $\text{CO}_2$  рослинами, в яких відмічалось накопичення  $^{14}\text{C}$  у карбоксильних групах щавлевоцтової, яблучної та аспарагінової кислот. Цей шлях асиміляції  $\text{CO}_2$  отримав назву  $\text{C}_4$ -типу фотосинтезу, із притаманними рослинам структурними та функціональними особливостями. Методом деградації  $\text{C}_4$ -кислот встановили, що функцію первинного акцептора у них виконує 2-фосфоенолпірвіноградна кислота, яка за участю карбоксилювального ферменту (ФЕП-карбоксилази) приєднує  $\text{CO}_2$  з утворенням щавлевоцтової кислоти. Остання в результаті відновлення утворює яблучну кислоту або після амінування – аспартат, на основі чого Даунтон у 1970 р. запропонував розділити їх на малатні та аспартатні форми [27]. Ці реакції відбуваються в клітинах мезофілу та утворені  $\text{C}_4$ -проміжні продукти в подальшому транспортуються в клітини обкладинки, де декарбоксилюються, дегідруються, дезамінуються, забезпечуючи субстратами цикл Кальвіна (вторинне карбоксилювання), а 3-вуглецеві сполуки (ПВК, 3 ФГК і аланін) повертаються у клітини мезофілу для участі після ряду перетворень у первинному карбоксилюванні. За способом карбоксилювання у клітинах обкладинки ці рослини поділяються на три типи [25; 28]:

1)  $\text{НАДФ}$ -«малік»-ензимний тип, за наявності у клітинах обкладинки  $\text{НАДФ}$ -МЕ, який декарбоксилює яблучну кислоту з утворенням  $\text{CO}_2$  і  $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$  – субстратів циклу Кальвіна;

2) ФЕПК-кіназний тип, за якого  $\text{CO}_2$  після декарбоксилювання у вторинне карбоксилювання включається за допомогою ФЕПК-кінази;

3)  $\text{НАД}$ -«малік»-ензимний тип, за якого декарбоксилювання здійснюється  $\text{НАД}$ -МЕ у мітохондріях із подальшим включенням  $\text{CO}_2$  у цикл Кальвіна.

У 1960–1970-х роках з'явилися публікації щодо кислотного метаболізму товстянкових (КМТ-тип фотосинтезу) у зв'язку з його схожістю з  $\text{C}_4$ -фотосинтезом [30–33]. Для рослин із КМТ-типом фотосинтезу характерні такі особливості: їхні пори відкриті вночі та закриті вдень; фіксація атмосферного  $\text{CO}_2$  відбувається вночі зі значним накопиченням вільної яблучної кислоти; остання запасється у вакуолях; вдень яблучна кислота декарбоксилюється і  $\text{CO}_2$  за рахунок енергії світла перетворюється на сахарозу та запасний глюкан (крохмаль) у реакціях  $\text{C}_3$ -типу фотосинтезу; у наступний темновий період частина запасного глюкану розпадається з утворенням ФЕП – молекул-акцепторів для темної фіксації  $\text{CO}_2$ . Рослинам із цим типом фотосинтезу характерна добова циклічність: вночі вміст запасного глюкану знижується, а вміст яблучної кислоти підвищується; удень відбуваються протилежні зміни. У них первинне та

вторинне карбоксилювання розділені не тільки просторово (як при  $C_4$ -типі фотосинтезу), а й у часі (первинне – вночі, вторинне – вдень).

Враховуючи, що фотосинтез є основним процесом первинного біосинтезу органічних речовин, кількість і якість яких забезпечують процвітання виду, появу альтернативних видів асиміляції  $CO_2$  слід розглядати як біохімічну необхідність адаптивного пристосування до певних екологічних умов [18]. Основні властивості рослин із різними типами фіксації  $CO_2$  узагальнено в таблиці.

Таблиця

Характерні ознаки рослин із різними типами фіксації  $CO_2$

Ознака	$C_3$ -рослини	$C_4$ -рослини	КМТ рослини
Анатомія листків	Стовпчаста, губчаста паренхіма, низька концентрація органел у губчастих клітинах	Наявність "кранц"-анатомії з великою кількістю органел у клітинах обкладки	Значні видозміни, добре виражений мезофіл, великі вакуолі у запасній тканині
Хлоропласти	Гранальні	У мезофілі – гранальні; у обкладці – гранальні та агранальні	Гранальні
Хлорофіли, «a»/«b»	$2,8 \pm 0,4$	$3,9 \pm 0,6$	$2,6 \pm 0,5$
Мінімальні витрати (теоретичні) на відновлення $CO_2$ ( $CO_2$ : АТФ : НАДФ- $H_2$ )	1 : 3 : 2	1 : 5 : 2	1 : 6 : 2
Карбоксилювальні ферменти	РБФК	ФЕПК+РБФК	ФЕПК – вночі, РБФК – удень
Максимальна інтенсивність фотосинтезу, мг $CO_2$ /дм <sup>2</sup> ·год.	15–55	70–120	Звичайно – 1–5 іноді – 11–15
Величина дифузійних опорів для $CO_2$ , с/см	$r_s$ – 0,5–3,0 $r_{ms}$ – 1–10	$r_s$ – 3–7 $r_{ms}$ – 0,2–1,5	$r_s$ – 7–11 $r_{ms}$ – 0,1–1,5
Первинні продукти асиміляції $CO_2$	$C_3$ -кислоти (3 ФГК)	$C_4$ -кислоти (щавлевооцтова, яблучна, аспарагінова)	3 ФГК – на світлі; яблучна – у темряві
Фотодихання	Є	Немає	Немає
Світлове насичення фотосинтезу, кал/см <sup>2</sup> ·хв.	0,40–0,45	Не досягається, навіть при освітленні, 1,0–1,2	У межах освітлення, 0,85–1,10
Вуглекислотний компенсційний пункт	30–70	0–10	У темряві 0–200, на світлі 0–5
Коефіцієнт транспірації	450–950	250–350	50–55
Накопичення сухої речовини, т/га·рік	30–35	60–80	5–10
Температурний оптимум ростових процесів	+20...+25 °С	+35...+48 °С	+40...+50 °С
Еволюція вуглецевого метаболізму	$C_3$	$C_3 \rightarrow C_4$	$C_3 \rightarrow$ КМТ

У зв'язку з тим, що екологія рослин – наука про взаємозв'язки рослинних організмів та їх угруповань із навколишнім середовищем [19], а фотосинтез – один з основних процесів життєдіяльності рослин, аналіз змісту таблиці дозволяє одразу визначити як конкретні регіони, так і пору року, найсприятливішу або несприятливу, для рослин із різними типами фотосинтезу. Рослинам із  $C_3$  типом фотосинтезу більшою мірою сприяють умови заходу та півночі України,  $C_4$  – центральних і східних регіонів і навесні – півдня України, КМТ – екстремальні умови півдня та спекотні літні періоди кожного з регіонів.

На основі знань типу фотосинтезу та характерних багаторічних значень умов середовища ( $h\nu$ ,  $t$  °С, вологість тощо) можна заздалегідь не тільки рекомендувати висів певних культур в агроценозах, а і передбачити з великою вірогідністю величину та

якість врожаю, тобто органічно пов'язати природнокліматичні умови безпосередньо з життєдіяльністю рослинного організму [13; 14].

### **Праці вчених України з біохімічного різноманіття фотосинтезу**

Серед праць українських учених, які займалися проблемами фотосинтезу вищих рослин, є оригінальні дослідження. О. М. Волков [3] критично проаналізував наявні в літературі відомості про вплив світла на хід фотосинтезу та дійшов висновку, що виділення кисню зеленою рослиною у білому світлі, червоній та синій ділянках спектра співвідносяться як 100 : 0,01 : 95, що вказує на залежність поглинання  $CO_2$  від спектрального складу світла. Він першим показав, що при досягненні певного мінімуму освітлення, при якому починається фотосинтез, у межах порівняно слабкого освітлення, інтенсивність асиміляції прямо пропорційна освітленості, а при подальшому зростанні останньої – виходить на плато, висота якого розрізняється у рослин різних систематичних і екологічних груп.

Подальше з'ясування різних аспектів фотосинтезу найважливіших сільськогосподарських культур проведене академіком Є. П. Вотчалом у вигляді комплексних досліджень асиміляційних і обмінних процесів у цукрових буряках [4]. Уперше фотосинтез і газообмін досліджувались паралельно з урахуванням водного балансу, транспірації, температури листків, вмісту та якісного складу пігментів з одночасною реєстрацією динаміки геофізичних факторів. Учений установив, що основною причиною депресії асиміляції  $CO_2$  є порушення водного балансу внаслідок розриву між випаровуванням води та подачею її корінням у спекотні години доби. У ці ж години починається й розлад теплового балансу, який проявляється у перегріванні листків. Ці явища викликають порушення загального метаболізму, яке характеризується припиненням асиміляції на фоні підсилення дихання, навіть до виділення листками  $CO_2$  на світлі [5].

Вагомий внесок у розвиток екології фотосинтезу зробив К. А. Пурієвич, який показав, що частина сонячних променів, яка поглинається зеленими листками, частково витрачається на розклад  $CO_2$  (за сучасних уявлень  $CO_2$  не розкладається, а після попереднього зв'язування рибулозо-1,5-дифосфатом відновлюється до рівня вуглеводів), а частково – на транспірацію. Використовуючи калориметричний метод, він установив, що: 1) у процесі фотосинтезу використовується не більше 2,5 % променистої енергії, яка падає на зелений листок; 2) для фотосинтезу можливе застосування закону збереження маси та енергії; 3) у процесі фотосинтезу, залежно від умов, крім вуглеводів можуть синтезуватися білки та жири [22].

Продуктивно розробляв екофізіологічні аспекти фотосинтезу В. М. Любименко. Він з'ясував природу світлолюбності та тіньовитривалості рослин, поглиблено вивчав залежність процесу фотосинтезу від вмісту хлорофілу в рослині та динаміки зовнішніх умов. Уперше показав, що завдяки структурним і функціональним особливостям (кількісний вміст і співвідношення хлорофілів у пластидах) у різних рослин неоднаковий світловий поріг [16]. В. М. Любименку належить пріоритет у визначенні географічного походження та розподілу рослин на групи короткого та тривалого дня.

Значним поштовхом у розвитку екофізіології фотосинтезу було відкриття лабораторії фотосинтезу в Інституті фізіології рослин АН УРСР, яка в 1959 р. реорганізована у відділ фізіології та екології фотосинтезу на чолі з А. С. Оканенком. Тематика цього відділу включала вивчення фотосинтезу залежно від динаміки різноманітних факторів середовища і, у зв'язку з цим, особливостей формування біологічного та господарського врожаю основних сільськогосподарських рослин. Тому не випадково у цьому відділі підготовлено та захищено цілу низку дисертацій, з яких

найоригінальнішими є кандидатська дисертація В. Д. Мануїльського «Фотосинтез сахарной свеклы, выращенной в различных условиях влажности, как функция внешних и внутренних факторов» (1970 р.), докторська дисертація Б. І. Гуляєва «Количественные основы взаимосвязи фотосинтеза, роста и продуктивности растений» (1983 р.) тощо.

Час організації відділу фізіології та екології фотосинтезу збігся з прийняттям Міжнародної біологічної програми, головним завданням якої було дослідження фотосинтезу та фотосинтетичної продуктивності природних фітоценозів та агроценозів. У той час у багатьох країнах світу (Голландії, Японії, Англії, Канаді, Австралії тощо) відбувався бурхливий розвиток досліджень агрофітоценозів як фотосинтезувальних оптико-біологічних систем [21], ефективності засвоєння ними сонячної фотосинтетично активної радіації (ФАР), робіт із пошуку шляхів підвищення фотосинтетичної продуктивності та реалізації потенціалу продуктивності важливих сільськогосподарських культур [8].

У той період дослідження з фізіології фотосинтезу в Україні здійснювалися в широких обсягах: в Академії наук УРСР у двох відділах Інституту фізіології рослин, Інституті біоорганічної хімії, Інституті ботаніки, Інституті фізичної хімії, Інституті гідробіології, Київському державному університеті, Інституті садівництва, Сільськогосподарській академії та інших закладах.

Спираючись на знання типу фотосинтезу овочевих культур та його залежність від умов середовища, співробітники відділу фізіології та екології фотосинтезу розробили ресурсозберігаючу інтенсивну технологію вирощування огірків в умовах захищеного ґрунту на основі підживлення рослин вуглекислим газом за рахунок відпрацьованих газів газових котелень (Державна премія України) та оптимізації взаємозумовленого зв'язку між фотосинтезом і водним режимом.

Наведений коротенький екскурс в історію розвитку екофізіологічного напрямку фотосинтезу дозволяє констатувати, що вітчизняні вчені ефективно займалися розробкою проблем фотосинтетичної асиміляції вуглекислого газу починаючи з ХІХ ст., продовжують працювати у цьому напрямку й у теперішній час, що підтверджується публікацією колективної монографії «Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин. Фізіологічні та екологічні аспекти».

### **Роль фотосинтезу в екології рослин і фітоіндикації**

Кожний вид рослин зростає у певних екологічних умовах завдяки адаптаційним властивостям найважливішого процесу життєдіяльності – фотосинтезу, який формує основу біопродуктивності, визначає величину та якість врожаю. Звідси виникає зворотне запитання: наскільки рослини відбивають своїми показниками характер екологічних умов і на основі яких ознак можна оцінити ці умови [19]? Саме на ці запитання дає відповідь фітоіндикація, яка має довгу історію та вагомні результати в різних галузях науки та практики: агроіндикації – при визначенні природних умов землеробства з метою вирощування конкретних культур, гідроіндикації – ботанічній індикації підземних вод, яка особливо важлива для аридних зон і вирішує широке коло питань, починаючи з визначення вологості ґрунту і до гідрогеологічного картування; геоіндикації – при формуванні уявлень про гірські породи та їх літологічний склад з урахуванням динаміки природних процесів і геоінженерії; фітоіндикації кліматичних параметрів, в основі якої лежить зв'язок між фазами розвитку рослин і динамікою кліматичних факторів.

На сьогодні під фітоіндикацією розуміють науковий напрямок, суть якого полягає в оцінці екологічних факторів або екосистем, їх змін за допомогою флористичних ознак [7]. При цьому поняття «флористичні ознаки» вживається широко і включає як

властивості видів, рослинних угруповань, так і власне видів або групи видів, рослинні угруповання, їх кількісне співвідношення. Виходячи з цього, індикаторами виступають не лише рослинні організми, їх угруповання, а й ознаки, функція яких корелює з певними факторами середовища чи структурою системи настільки, що вони можуть використовуватися для оцінки останніх.

Аналіз літературних джерел і власних результатів дозволяє констатувати, що надійну діагностичну функцію у фітоіндикації може виконувати інтегральний параметр – фотосинтез, функцію якого важко переоцінити для життя на планеті Земля та значення якого недооцінювалося у попередніх фітоіндикаційних дослідженнях. Установлені нами залежності  $C_3$ -типу фотосинтезу від факторів середовища мають певні криві, які відповідають конкретним математичним виразам і узагальнюються поліномом Лагранжа. Для розв'язання полінома нами розроблена комп'ютерна програма, використовуючи яку можна не тільки визначити інтенсивність фотосинтезу за значеннями факторів середовища, а і навпаки – значення умов середовища за інтенсивністю фотосинтезу, завдяки чому можна проводити моніторинг великих за площею регіонів і прогнозувати вплив глобальних змін у середовищі на рослинність із різним типом фотосинтезу.

### Висновок

Аналіз досліджень біологічного різноманіття фотосинтезу та його ролі в екології рослин та фітоіндикації в історичному аспекті показав, що фізіологи рослин почали займатися цими питаннями з середини XIX ст. та майже за 170 років розшифрували механізми еколого-адаптаційного синдрому. Вагомий внесок у розробку теоретичних та прикладних положень цього вчення зробили українські дослідники.

### Бібліографічні посилання

1. **Буссенго Ж. Б.** Избранные произведения по физиологии растений и агрохимии. – М. : Сельхозгиз, 1957. – 439 с.
2. **Виноградов А. П.** Изотопы кислорода и фотосинтез. – М. : Изд-во АН СССР, 1962. – 182 с.
3. **Волков А. Н.** К вопросу об ассимиляции // Зап. Импер. Новорос. ун-та. – 1875. – Т. 17. – С. 1–58.
4. **Вотчал Е. Ф.** Физиология производственных свойств свеклы (Урожайность в условиях засухи, засухоустойчивость и устойчивость высоты урожая) // Научн. зап. по сах. пром-ти. – 1939. – Вып. 3–4. – С. 12–60.
5. **Вотчал Е. Ф.** Исследования по ассимиляции  $CO_2$  сельскохозяйственными растениями в природных условиях / Е. Ф. Вотчал, И. М. Толмачев // Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Москве в январе 1926 года. – М. : Изд-во Ассоциации НИИ при физ.-мат. фак. МГУ, 1926. – С. 47–49.
6. **Гуляев Б. І.** Екофізіологія фотосинтезу: досягнення, стан та перспективи досліджень // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К. : Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 1. – С. 60–74.
7. **Дідух Я. П.** Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К. : Наук. думка, 1994. – 280 с.
8. **Использование** солнечной энергии посевами сельскохозяйственных культур / А. С. Оканенко, Х. Н. Починок, Б. А. Митрофанов, Б. И. Гуляев // Физиология и биохимия культурных растений. – 1971. – Т. 3, вып. 3. – С. 241–251.
9. **Карпилов Ю. С.** Кооперативный фотосинтез ксерофитов // Тр. Молдав. НИИ орош. земледелия и овощеводства. – 1970. – Т. 11, № 3. – С. 66.
10. **Киризий Д. А.** Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – К. : Логос, 2004. – 192 с.
11. **Косаківська І. В.** Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К. : Сталь, 2003. – 192 с.



12. **Коцюбинська Н. П.** Загальні механізми адаптації рослин до негативних чинників різного походження // *Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть*. – К. : Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 2. – С. 60–66.
13. **Лайск А. Х.** Соответствие фотосинтетической системы условиям среды // *Физиология фотосинтеза*. – М. : Наука, 1982. – С. 221–234.
14. **Лархер В.** Экология растений. – М. : Мир, 1978. – 370 с.
15. **Ломоносов М. В.** Слово о явлениях воздушных, от электрической силы происходящих / Полное собр. соч. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 3. – С. 15–99.
16. **Любименко В. Н.** Избранные труды: В 2 т. – К. : Изд-во АН УССР, 1963. – Т. 1. – 612 с.
17. **Магомедов И. М.** О новом пути восстановления углерода углекислоты в фотосинтезе // *Механизмы биологических процессов*. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. – С. 53–54.
18. **Мокроносов А. Т.** Фотосинтез: физиологические и биохимические аспекты / А. Т. Мокроносов, В. Ф. Гавриленко. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1992. – 319 с.
19. **Мусієнко М. М.** Екологія рослин. – К. : Либідь, 2006. – 432 с.
20. **Мусієнко М. М.** Фізіологія рослин. – К. : Либідь, 2005. – 682 с.
21. **Ничипорович А. А.** Теоретические основы повышения продуктивности растений. – М. : ВИНТИ, 1977. – 134 с.
22. **Пуревич К. А.** Исследования над фотосинтезом. – К. : Тип. Киев. ун-та, 1913. – 72 с.
23. **Фотосинтез:** В 2-х т. / Под ред. Р. Говинджи. – М. : Мир, 1987. – Т. 2. – 460 с.
24. **Эдвардс Д.** Фотосинтез  $C_3$ - и  $C_4$ -растений: механизмы и регуляция / Д. Эдвардс, Д. Уокер. – М. : Мир, 1986. – 590 с.
25. **Blankenship R.** Molecular Mechanisms of Photosynthesis. – Arizona : Blacwell Science, 2002. – 256 p.
26. **Calvin M.** The Photosynthesis of Carbon Compounds / M. Calvin, J. A. Bassham. – New York : Benjamin, 1962. – 127 s.
27. **Downton W. J. S.** Preferential  $C_4$ -dicarboxylic acid synthesis, the postillumination  $CO_2$  burst in carboxyl transfer step, and grana configurations in plants with  $C_4$ -photosynthesis // *Canad. J. Bot.* – 1970. – Vol. 48, N 10. – P. 1795–1802.
28. **Hatch M. D.** Compartmentation and transport in  $C_4$ -photosynthesis / M. D. Hatch, C. B. Osmond // *Trans. Plants (Berlin)*. – 1976. – Bd. 3. – S. 144–184.
29. **Hatch M. D.** Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation / M. D. Hatch, C. R. Slack // *Biochem. J.* – 1966. – Vol. 101, N 1. – P. 103–111.
30. **Kennedy R. A.** Plant species intermediate for  $C_3$ -,  $C_4$ -photosynthesis / R. A. Kennedy, W. M. Laetach // *Science*. – 1974. – Vol. 184, N 4141. – P. 1087–1089.
31. **Lioret C.** Acid metabolism / C. Lioret, A. Moyses // *Comparative biochemistry* / Ed. M. Florin, H. S. Mason. – New York, London, 1963. – Vol. 5, N 3. – P. 203–306.
32. **Moyses A.** Les type metaboliques des plantes:  $C_4$  et CAM. Comparaison avec les plantes  $C_3$  // *Physiol. Veget.* – 1978. – Vol. 14, N 3. – P. 533–550.
33. **Ranson S. L.** Crassulacean acid metabolism / S. L. Ranson, M. Thomas // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1960. – Vol. 11. – P. 81–110.
34. **Ruben S.** Radioactive carbon of long half-life / S. Ruben, M. D. Kamen // *Phys. Rev.* – 1940. – Vol. 57. – P. 549–563.

Надійшла до редколегії 04.05.2009