

Ю.В. Лихолат

**КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ ІЗ КУРСУ
«ФІЗІОЛОГІЯ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН»**

2013

**Міністерство освіти і науки України
Дніпропетровський національний університет
ім. Олеся Гончара**

Ю.В. Лихолат

**КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ ІЗ КУРСУ
«ФІЗІОЛОГІЯ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН»**

**Дніпропетровськ
РВВ ДНУ
2013**

УДК 581.1
Л 65

Рецензенти:

д-р біол. наук, проф. Ю.І. Грицан
д-р біол. наук, проф. В.С. Недзвецький

Л 65 Лихолат, Ю.В. Конспект лекцій із курсу «Фізіологія адаптації рослин»
[Текст] / Ю.В. Лихолат. – Д.: РВВ ДНУ, 2013. – 32 с.

Розглянуто сучасні теоретичні уявлення про дію стресорів на рослини, трансдукцію зовнішніх сигналів та формування адаптивних реакцій. Значну увагу приділено формуванню специфічних та неспецифічних реакцій рослинного організму на клітинному, організменому та популяційному рівнях.

Для студентів ДНУ спеціальності «Фізіологія рослин». Може бути корисний для аспірантів, наукових співробітників.

Вступ

Обов'язкова властивість будь-якого організму, у тому числі й рослинного, – здатність до захисту від дії несприятливих абіотичних і біотичних факторів середовища. Ця функція з'явилася одночасно з першими живими організмами і в ході подальшої еволюції розвивалася й удосконалювалася. Пристосування будь-якого організму до конкретних умов існування досягається за рахунок фізіологічних механізмів (*фізіологічна адаптація*), а популяції організмів (виду) — завдяки механізмам генетичної мінливості й спадковості (*генетична адаптація*).

Фізіологія адаптації рослин – важлива біологічна дисципліна, яка вивчає адаптаційну реакцію рослин в умовах стресу з погляду їх фізіології.

Стрес – загальна неспецифічна адаптаційна реакція організму на дію будь-яких несприятливих факторів. Щодо рослин можна говорити про такі три фази стресу: 1) первинна стресова реакція; 2) адаптація; 3) виснаження ресурсів надійності.

Фактори, які викликають стрес у рослинних організмів, можна розділити на три основні групи: 1) фізичні: недостатня чи надлишкова вологість, освітленість, температура, радіоактивне випромінювання, механічні впливи; 2) хімічні: солі, гази, ксенобіотики (гербіциди, інсектициди, фунгіциди, промислові відходи й ін.); 3) біологічні (ураження збудниками хвороб, шкідниками, конкуренція з іншими рослинами, вплив тварин; цвітіння, дозрівання плодів).

Надійність організму виявляється в ефективності його захисних пристосувань, стійкості до дії несприятливих факторів зовнішнього середовища: високої і низької температури, нестачі кисню, дефіциту води, засолення і загазованості середовища, радіоактивного випромінювання, інфекцій та ін.

Нині фізіологія адаптації рослин знаходиться на якісно новому етапі свого розвитку, що пов'язано з широким втіленням у дослідження нових методів. Фундаментальні дослідження з фізіології збагачують інші біологічні науки, підтверджують особливості походження усього живого.

Пізнання закономірностей життєдіяльності рослин у навколишньому середовищі має важливе значення для успішного виведення нових сортів з високою скоростиглістю, зимостійкістю, врожайністю.

Рільництво і рослинництво обґрунтовують методи вирощування сільськогосподарських рослин за фізіологічними даними.

1. Стан та загальні риси рослинності в умовах дії чинників довкілля

Аналіз флори техногенних територій показав, що виявлений видовий склад типовий для аналогічних ландшафтно-кліматичних зон і корелює з екологічними умовами досліджуваного регіону. У результаті аналізу рослинності разом з іншими виявлена формація *Poa angustifolia* – едифікаторного виду, який має порівняно широкий синекологічний ареал. Це багаторічний кореневищно-пухкодерновинний лучно-степовий вид, мезотроф, мезоксерофіт, сциогеліофіт, балістохор і анемофіл. Він стає панівним на порушених ґрунтах за великих антропогенних навантажень серед залишків степової рослинності в

Придніпровському регіоні. До того ж, значну роль у формуванні флори техногенних територій крім залишків степової рослинності відіграють рудеральні види, частину яких становлять адвентивні рослини. Поява останніх прискорює темпи заростання порушених земель і заповненість вільних екологічних ніш.

Відомості про сучасний стан та основні напрямки змін популяцій на території промислових підприємств потрібні для прогнозування розвитку залишків зональної рослинності. Знання структури травостою дає змогу не тільки поліпшити екологічні умови, але й розробити практичні заходи боротьби з карантинними, алергенними видами та планомірного використання інших видів. Наприклад, у складі рудеральної флори є чимало лікарських рослин, проте через значне накопичення токсичних речовин використовувати їх можна лише для подальшого розмноження в екологічно чистих умовах. Ценози рудеральної рослинності – це сховище і осередок багатьох представників фауни, що теж важливо з позицій охорони довкілля.

Синекологічні дослідження травостою дозволяють підсумувати інвентаризаційний етап і провести структурний аналіз флори промислової зони міст Придніпровського регіону. Загалом на досліджених територіях виявлено 126 видів судинних рослин (97 родів і 28 родин). Цей перелік охоплює і газонні трави, які натуралізувалися і становлять значну частину трав'яного покриву. У травостой найбільш поширена родина Asteraceae (27% видів, із яких більшість рудеранти, що формують трав'янисті ценози). Представники родини Asteraceae становлять такий ряд зменшення рясності у цих ценозах: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Erigeron canadensis* L., *Cichorium intybus* L., *Taraxacum officinale* Webb ex Wigg., *Picris hieracioides* L., *Crepis tectorum* L.

Друге місце посідає родина Poaceae (20,6%). Різні її таксони формують угруповання степового та лучного характеру. Серед них найбільш поширені *Elitrigia repens*, *Poa angustifolia*, *P. compressa*, *Agropyron cristatum*, які нерідко є едифікаторами ценозів. Значну частину цієї родини становлять рудеранти – *Setaria viridis* (L.), Beauv., *S. glauca* (L.), Beauv., *Echinochloa crusgali* (L.), Beauv. та ін.

Цікавою знахідкою на досліджених територіях є *Synodon dactylon* (L.) Pers. Північна межа поширення даного виду проходить посередині між Дніпропетровськом та Запоріжжям. Третє місце посідає родина Fabaceae (7,9%), четверте – Caryophyllaceae (6,3%), п'яте – Brassicaceae (5,5%), шосте – Chenopodiaceae (4%). Родина Fabaceae включає види родів *Coronilla*, *Desmodium*, *Lathyrus*, *Lotus*, *Medicago*, *Melilotus*, *Trifolium*, *Vicia*; Caryophyllaceae – *Arenaria*, *Gypsophilla*, *Saponaria*, *Silene*, *Stellaria*; серед Chenopodiaceae найчастіше спостерігаються *Atriplex*, *Chenopodium*, дещо менше *Kochia*. На сьомому місці – Poligonaceae (3,1%), що об'єднує тільки роди *Poligonum* та *Rumex*. Восьме місце поділяють родини Amaranthaceae, Ariaceae, Plantaginaceae, Rosaceae (по 2,4%). Далі за кількістю видів розташовуються Boraginaceae, Euphorbiaceae та Scrophullariaceae (по 1,6%). Решта (Balsaminaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Cuscutaceae, Cyperaceae, Dipsacaceae, Hypericaceae, Lamiaceae, Onagraceae, Resedaceae, Rubiaceae, Santalaceae, Solanaceae, Violaceae) представлені одним

видом. Як з'ясувалося, тип промислового забруднення території на кількість родин не впливає.

Виявилось, що на територіях промислових підприємств переважають трав'янисті полікарпії, серед яких значну роль у травостої відіграють рослини з коротким життєвим циклом. Так, третину видів становлять ярові однорічники. Із багаторічних рослин найпоширеніші стрижнекореневі. Наявність останніх видів пояснюється здатністю отримувати вологу з глибоких горизонтів навіть в умовах літньої посухи, що ставить їх поза конкуренцією з іншими рослинами.

Особливості кореневої системи значною мірою відображають відношення виду до субстрату та його гідрологічні властивості. За іншою ознакою в екоморфному спектрі флори переважають ксеромезофіти (40%). Мезофітів та ксерофітів у травостої менше: відповідно 22% та 7% видів. Серед геоморф переважають геліофіти (67%). Майже всі зареєстровані рослини – автотрофні (99%), число паразитів зовсім незначне (1%). Флора техногенних територій включає як аборигенів (76%), так і адвентивні рослини (24%). Більшість останніх трапляється на ділянках, підготованих до висадки декоративних рослин та вздовж залізничних колій.

Ценоморфний аналіз показав, що на обстежених територіях переважають рудеранти. Частка інших рослин (степанти, протанти, сільванти) значно менша.

У спектрі трофоморф домінують мезотрофи, значно менше мегатрофів. Незважаючи на значний тиск техногенних чинників, серед вивченої рослинності переважають дводольні види (майже половина), які опилують комахи (ентомофіли): серед них найбільш поширені ентомофіли протероандричні – 17%, анемофіли – 35%, автогами – 2%. За способом перенесення діаспор у флорі техногенних територій переважають балістохори (65%), дещо менше анемохорів (16%), відносно мало барохорів (8%), автомеханохорів (7%). Види з іншим типом дисемінації поширені ще менше.

Із особливостей фітоценозів на техногенних територіях слід зазначити співдомінантну роль степових щільнодернинних і бур'янистих кореневищних злаків, частина яких разом із більшістю різнотрав'я є облигатними в даних умовах. Так, проєктивне покриття та продуктивність травостоїв значною мірою визначає *Elytrigia repens*, який більш стійкий до антропогенного навантаження, ніж інші види.

Загальні ознаки, характерні для рослинності на територіях промислових підприємств:

1. *Широка екологічна амплітуда спонтанних угруповань.* Ця особливість проявляється у відношенні до екстремальних умов навколишнього середовища за рахунок евритопності спонтанної рослинності, її здатності адаптуватися до специфіки довкілля та послабленого фітоценотичного середовища, яке формується на цих територіях. Незалежно від типу виробництва та міри забрудненості довкілля серед рослинності техногенних територій широко представлені *Ambrosia artemisiifolia*, *Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Polygonum aviculare*, *Sonchus arvensis* та ін. Порівняно з залишками

природної рослинності спонтанна має більш широку амплітуду за градієнтами зволоження та багатством ґрунту.

2. *Широка амплітуда на градієнтах сукцесій.* Ряд видів спонтанної рослинності, яким властива максимальна постійність і рясність на одній з сукцесійних стадій, можуть входити до угруповань інших стадій, що значно розширює їх синтаксономічні амплітуди. Так, *Elytrigia repens* входить до складу всіх типів заростання промислових майданчиків.

3. *Понижене різноманіття.* В більшості випадків спонтанна рослинність на території промислових майданчиків менш насичена видами на відміну від природних комплексів. При цьому кількість домінуючих видів змінюється залежно від природних умов, характеру забруднення довкілля та власних біологічних особливостей. Спостерігається пригнічення домінуючими видами інших рослин. Існує думка, що обмеження видового різноманіття пов'язане з обмеженим надходженням насіння на порушені землі з прилеглих територій. Особливістю спонтанної рослинності є наявність різноманітності угруповань, але не за рахунок їх диференціації за градієнтом середовища, а завдяки наявності на одній і тій же дослідній ділянці різних сукцесійних стадій. У випадках з сукцесійними одновидовими угрупованнями рослинності за рахунок евритопності різноманітність та кількість синтаксонів утвореної рослинності буде нижча, ніж на природних ділянках.

4. *Адвентивна насиченість первинної рослинності.* В місцях найбільш сильного антропогенного тиску кількість адвентивних видів на порушених землях збільшується.

2. Реакція рослинного організму на умови довкілля

У будь-якому живому організмі відбувається безперервний ланцюг адаптаційних змін, спрямованих на збереження та відновлення динамічної сталості внутрішнього середовища, або гомеостазу. У сучасному розумінні гомеостаз – це ключовий принцип адаптації, відповідно до якого здійснюються процеси стабілізації і оптимізації всіх функцій живих систем в умовах стресу.

Стрес, або загальний адаптаційний синдром, – це необхідна ланка неспецифічної реакції організму, складник та етап його адаптації до умов життя, компонент нормальної життєдіяльності, фактор збереження гомеостазу.

Адаптаційні властивості рослин багато дослідників пов'язують з особливостями складу та метаболізму ліпід-пігментних компонентів фотосинтетичних мембран. Якщо адаптація до стресу на цьому рівні можлива, то не завжди зрозуміло, чи біохімічні зміни ліпідів являють собою частину загальної адаптивної реакції організму, чи лише короткочасну відповідь на дію стресора. Дані, наведені в літературі з цього питання, дуже суперечливі і стосуються здебільшого дії низькотемпературного стресора.

Комплекс реакцій організму на стресори становить адаптаційний синдром, в якому виділяють три стадії:

- тривога, коли розвивається гальмування великої кількості процесів;
- адаптація, коли відбувається пристосування до даного стресора;

– виснаження, якщо адаптивний потенціал особини недостатній для подолання впливу даного стресора.

Необхідно зазначити, що термін «стрес» відразу був гідно оцінений, оскільки з'явилася можливість одним словом об'єднати різноякісні несприятливі дії на організм. Тому теорія стресу дозволяє не витратити зусилля на кількісне порівняння інтенсивності різних стресорів. Оцінити будь-який несприятливий чинник як стресор можна опосередковано, через інтенсивність реакції на нього. Будь-який фактор можна назвати стресором лише в тому випадку, якщо в результаті розвивається відповідь організму на його дію.

Адаптивний процес до зовнішніх умов має різну тривалість, в результаті чого можна виділити декілька його типів:

Еволюційна адаптація – ґрунтується на утворенні нової генетичної інформації, яка, у свою чергу, визначає нові адаптивні фенотипні ознаки. Формується протягом багатьох генерацій.

Аклімація та акліматизація – процеси пристосування відбуваються впродовж життєвого циклу організму і тривають від кількох годин до кількох місяців. Типовим прикладом є різноманітні сезонні зміни у рослин.

Миттєва адаптація – це пристосувальні процеси, які відбуваються в організмі одразу після дії подразника.

Компенсаторна адаптація – реакція організму, направлена на формування зворотних змін, спрямованих на відновлення до контрольного рівня його функціональних спроможностей.

Окремі адаптаційні зміни створюють принципово нові можливості для використання організмом власного природного середовища або ж навіть для експансії в нові умови. Адаптацію такого типу називають *експлуативною*. На відміну від компенсаторної, яку супроводжує відновлення пристосувальних процесів, експлуативна адаптація не є необхідною. Організм нормально функціонує без нових можливостей, але завдяки ним значно краще пристосовується до нових, раніше не доступних умов існування.

До механізмів формування загального адаптаційного синдрому рослин відносять неспецифічні реакції ліпідного та пігментного комплексів фотосинтетичних мембран, нейтралізацію вільних оксидних радикалів антиоксидантними системами, осморегуляцію, продукування абсцизової кислоти (АБК), жасмонатів, шаперонів, білків теплового шоку та ін.

Важливе значення для аналізу взаємодії рослин з умовами середовища, а також для дослідження їх адаптації до факторів посухи має вивчення фізіологічних функцій – фотосинтезу, дихання, транспорту асимілятів тощо. Зрозуміло, що досліджені функції дають надзвичайно цінну інформацію про шляхи реалізації адаптивного потенціалу рослин у конкретних умовах існування, однак через високу лабільність фізіологічні процеси важко інтерпретувати за умов багатофакторного впливу складників ґрунтово-кліматичної системи на рослину. Для розуміння принципів організації біологічних систем необхідно застосовувати порівняльний підхід до проблеми адаптації, адже специфічність пристосувальних процесів не є абсолютна і будь-який вплив несприятливих умов доквілля викликає

комплекс відповідних захисних реакцій, частина яких має загальний характер, а частина – специфічний.

До *первинних неспецифічних процесів*, що відбуваються на клітинному рівні рослин за умов сильної і швидко наростаючої дії стресора, відносять такі:

1. Підвищення проникності мембран, деполяризація мембранного потенціалу плазмолемі.
2. Вхід Ca^{2+} у цитоплазму (із клітинних стінок і внутрішньоклітинних компартментів: вакуолей, ЕС - клітини, мітохондрій).
3. Зсув рН цитоплазми в кислу сторону.
4. Активація збирання актинових мікрофіламентів і сіток цитоскелета в результаті чого зростає в'язкість і світлорозсіювання цитоплазми.
5. Підвищення поглинання кисню, прискорення витрат АТФ, розвиток вільнорадикальних реакцій.
6. Посилення гідролітичних процесів.
7. Активація і синтез стресових білків.
8. Посилення активності H^+ -помп в плазмолемі (і, можливо, в тонопласті), що перешкоджає несприятливим змінам іонного гомеостазу.
9. Збільшення синтезу етилену й АБК, гальмування поділу і росту, поглинальної активності клітин і інших фізіологічних і метаболічних процесів, що здійснюються в звичайних умовах. Гальмування функціональної активності клітин відбувається в результаті дії інгібіторів і витрати енергетичних ресурсів на подолання несприятливих умов.

Перераховані стресові реакції спостерігаються унаслідок дії будь-яких стресорів. Вони спрямовані на захист внутрішньоклітинних структур і усунення несприятливих змін у клітинах. Особливе зацікавлення викликають дані про активацію в клітинах в умовах стресу синтезу так званих стресових білків з одночасним ослабленням продукуванням білків, що утворюються в нормальних умовах. Так, у багатьох рослин виявлені білки теплового шоку. Відомо, що деякі з цих білків існують у цитоплазмі постійно в невеликій кількості, а в умовах стресу їх синтез збільшується за рахунок фрагментування. У ядрі та ядерці білки теплового шоку утворюють гранули, що зв'язують матриці хроматину, необхідні для нормального метаболізму. Після припинення дії стресових чинників ці матриці вивільняються і починають функціонувати. Один із білків теплового шоку стабілізує плазмолему, проникність якої для внутрішньоклітинних речовин в умовах стресу зростає.

За несприятливих умов у клітинах зростає вміст вуглеводів, проліну, що беруть участь у захисних реакціях, стабілізуючи цитоплазму. У разі водного дефіциту і засолення в ряді рослин (ячмінь, шпинат, бавовник та ін.) концентрація проліну в цитоплазмі зростає в 100 і більше разів. Завдяки своїм гідрофільним групам пролін може утворювати агрегати, що мають властивості гідрофільних колоїдів. Незвичайний характер взаємодії агрегатів проліну з білками підвищує розчинність останніх і захищає їх від денатурації. Нагромадження проліну як осмотично активної органічної речовини сприяє утриманню води в клітині.

Незначні за ступенем вияву повторювані стреси сприяють загартуванню організму, причому в багатьох випадках доведено, що загартування одним стресовим фактором підвищує стійкість організму і до деяких інших стресорів.

На різних рівнях організації пристосування рослин до екстремальних умов здійснюється неоднаково. Чим вищий рівень біологічної організації (клітина, організм, популяція), тим більша кількість механізмів одночасно бере участь в адаптації рослин до стресових впливів.

На *організменому рівні* не тільки зберігаються всі механізми адаптації, клітині, але й виникають нові, що відбивають взаємодію органів у цілій рослині. Насамперед це конкурентні відносини між органами за фізіологічно активні речовини і трофічні фактори, побудовані на силі притягання. Подібний механізм дозволяє рослинам в екстремальних умовах формувати такий мінімум генеративних органів, який вони в змозі забезпечити необхідними речовинами для нормального дозрівання.

Найважливіший і дуже характерний для рослин механізм захисту від наслідків дії екстремальних факторів – заміна ушкоджених чи втрачених органів шляхом регенерації і росту пазушних бруньок. У разі несприятливих умов існування в рослинах різко зростає утворення етилену й АБК, які знижують обмін речовин, гальмують ростові процеси, спричиняють старіння й опадання органів, переходу організму в стан спокою. Одночасно в тканинах знижується вміст ауксину, цитокініну і гіберелінів. Ця стереотипна реакція гормональної системи на екстремальні умови дуже характерна для рослинних організмів.

За умов тривалого і сильного стресу на *популяційному рівні* в період виснаження гинуть ті індивідууми, у яких норма реакції на даний екстремальний фактор обмежена генетично. Ці рослини усуваються з популяції, а насінневе потомство утворюють лише генетично стійкі рослини. В результаті загальний рівень стійкості популяції зростає. Таким чином, в стресову реакцію включається додатковий фактор – добір, унаслідок якого з'являються більш пристосовані до нових умов організми (генетична адаптація). Передумовою виникнення цього механізму служить внутрішньопопуляційна варіабельність рівня стійкості до того чи іншого фактора або групи факторів.

Стійкість рослин до стресових факторів значно залежить від фази онтогенезу: якщо у стані спокою рослини найбільш стійкі, то в періоди пророщування або формування – найбільш уразливі.

3. Донорно-акцепторні зв'язки рослин

Продуктивність рослинного організму в конкретних умовах зростання визначається функціонуванням його донорно-акцепторної системи. Проведений О.Ю. Кулагіним зі співавторами детальний аналіз *донорно-акцепторних зв'язків (ДАЗ)* показав, що на рівні клітини це зв'язки між фотосинтезом або запасними асимілятами і множинною системою акцепторів, до якої належать спеціалізовані місця відкладення речовин у запас, мембранні утвори, системи дихання та ін. На рівні організму це зв'язки між донорними листками й корінням, що ростуть, та запасуючими органами. Кожен вегетативний та генеративний орган рослини може

входити в кілька систем ДАЗ: листок є донором фотоасимілятів й одночасно акцептором води й елементів мінерального живлення, донором яких є корінь. Між ними формуються складні системи зв'язків на основі багатоканальної передачі речовин і сигналів за участю прямих і зворотних зв'язків.

Формування ДАЗ відбувається і на рівні популяції. Потрібно відзначити, що для дорослих особин в конкретних рослинних популяціях характерні великі витрати речовин на підтримку життєдіяльності як з високим, так і з низьким рівнем забезпеченості ресурсами.

Врахування донорно-акцепторних відносин дозволяє визначити положення виду в системі типів стратегій розвитку. Спочатку поділ рослин за даним показником ґрунтувався на співвідношенні потенційного зростання і розмірів рослини, що реалізувалися:

$$M = (a + b + c) / 2,$$

де M – розміри реальних рослин в конкретних типах місцезростань;

a – максимальна висота рослини,

b – величина горизонтального розростання,

c – максимальна величина опаду, в балах.

Таким чином, процедура визначення місця виду в системі типів стратегій була досить формалізована і включала такі елементи:

- 1) потенційна швидкість росту в модельних дослідах;
- 2) розміри реальних рослин в конкретних типах місцезростань;
- 3) координати положення в триангулярній схемі типів стратегій для конкретних місцезростань – за співвідношенням потенційної швидкості росту та розмірами реальних рослин в конкретних типах місцезростань рослин.

В процесі розвитку цих підходів досить швидко з'ясувалося таке:

1. Не можна виділити єдину, повністю незалежну від інших ознаку, яка повністю визначала б тип стратегії розвитку рослин. Саме тому в різних системах типів стратегій як ключові виділяють схожі або тісно зв'язані між собою ознаки. Наприклад, морфологічний індекс Грайма (M) визначають як усереднену бальну оцінку розростання коріння і надземної частини, тобто розміри «вершків» і «корінців» додають і усереднюють. У свою чергу, Дж. Тільман ділить біомасу коріння на біомасу надземної частини рослини і одержує показник алокації біомаси, якому він надає велике значення.

2. Дуже складно знайти повністю незалежні ознаки, щоб на цій основі відділити «правильний» тип стратегії розвитку рослин від «неправильного». Наприклад, швидкість росту (нехай навіть складною залежністю) жорстко пов'язана з накопиченням елементів мінерального живлення. У свою чергу, сумарне мінеральне живлення рослин являє собою безліч механізмів поглинання і метаболізації конкретних елементів живлення. Тому навіть принципово різні системи типів стратегій за спроби їх спрощення до конкретних ознак неминуче описуватимуться безліччю елементарних морфологічних і фізіолого-біохімічних процесів.

Компромісним варіантом є співвідношення типів стратегій Раменського–Грайма:

$$C = f(R, S).$$

У цьому випадку пропонується систему з трьох основних напрямів адаптації рослин до умов середовища спростити до двох, вважаючи, що віоленти об'єднують у своїй фізіології і біології межі як експлерентів (швидке зростання), так і пацієнтів (здатність утримувати екологічну нішу). При цьому у експлерентів і пацієнтів *енергетика адаптації* залежить у першу чергу від інтенсивності фотосинтезу як основного джерела накопичення енергетичних ресурсів. Відповідно до принципу максимальної продуктивності енергетика рослини в несприятливих умовах залежить також від оптимального поєднання процесів фотосинтезу й дихання як основних функцій рослинного організму, а також від витрати й перетворення енергії у ході адаптації рослин до стресу.

У процесі створення моделей продуктивності рослинного покриву Х.Г. Тоомінг рекомендував враховувати енергетичну адаптацію рослин у спільнотах, а під час теоретичних розробок спирався на принцип відносної доцільності. Суть принципу полягає у тому, що адаптації фотосинтезуючих систем на різних рівнях організації – листки, рослини і ценози – спрямовані на забезпечення максимальної продуктивності систем у конкретних умовах середовища, тобто максимального коефіцієнта корисної дії (ККД). Досягнення максимальної продуктивності й максимального ККД рослинних систем залежить не тільки від інтенсивності фотосинтезу, але й від оптимального взаємозв'язку фотосинтезу й дихання. Природно, що функція дихання і її взаємозв'язок з фотосинтезом у рослин, що ростуть, і рослин, що закінчили ріст, різні, і це необхідно враховувати під час побудови моделей процесу біологічного продукування. Таким чином, відповідно до принципу Х.Г. Тоомінга, максимальний ріст біомаси залежить від узгодження фотосинтезу і дихання як основних процесів енергетичного й пластичного обміну рослин.

Найважливішою характеристикою асиміляційної діяльності рослин є *максимальна потенційна інтенсивність фотосинтезу*, вимірювана за оптимальних умов зовнішнього середовища (зокрема, в умовах підвищеної концентрації CO₂, що не лімітує інтенсивність фотосинтезу). Цей показник характеризує потенційну інтенсивність фотосинтезу, що залежить не стільки від зовнішніх умов, скільки від властивості тому або іншому виду швидкості метаболічних реакцій, структури хлоропластів та інших генетичних особливостей елементів фотосинтезу. Вивчення однакових видів рослин у різних районах їх ареалу, які відрізняються екологічними умовами, показало дуже велику *сталість* величини максимальної потенційної інтенсивності фотосинтезу, властивості тому або іншому виду.

Таким чином, відбувається перерозподіл пластичних та енергетичних ресурсів у донорних фотосинтезуючих тканинах у нормі і під час стресу. Характер взаємозв'язків між процесами фотосинтезу, дихання, запасом асимілятів і їх вплив на ріст такий, що і у разі інгібування одного із процесів увесь баланс рослини буде перебудований і виведений на новий рівноважний стан. Наприклад, в умовах низьких температур, засолення, водного дефіциту спостерігається зниження відтоку

асимілятів із донорних фотосинтезуючих тканин. На фоні нормального фотосинтезу це викликає збільшення резервного пула асимілятів (крохмалю) за зменшення метаболічного пула, і збільшення інтенсивності дихання (I етап стресу). Якщо стрес нетривалий, то рослина може поступово повернутися до нормального стану. У випадку тривалої дії стрес-факторів дихання також і запасні асиміляти, що знаходяться у резерві, досягають рівня надмірного накопичення і починають пригнічувати процес фотосинтезу (II етап стресу).

4. Система передачі сигналу. Ефектори

У вищих рослин, як і у будь-якому багатоклітинному організмі, сигнали передаються на двох ієрархічних рівнях: *внутрішньоклітинному* та *міжклітинному (організменому)*.

Внутрішньоклітинна система передачі інформації у рослин багато в чому схожа з аналогічною системою тварин. Ця подібність виявляється і у загальній структурній організації, і в існуванні біохімічно близьких механізмів. На організменому рівні системи передачі сигналів у рослин і тварин кардинально відрізняються.

На сьогодні досліджено декілька систем передачі сигналу.

Система передачі молекулярного сигналу гормональної або гормоноподібної природи. Серед уже відкритих передавачів таких сигналів можна відокремити гормонозв'язувальні білки (ГЗБ), які можуть бути локалізовані як на мембрані, так і всередині клітини – у ядрі та цитоплазмі. З'єднуючись із гормоном, ГЗБ активуються. У активній формі вони можуть впливати на різноманітні геномні, мембранні і ферментативні ефектори або прямо, або опосередковано, через вторинні месенджери.

Морфологічні структури передачі сигналів. Морфологічно у рослин є досить великі можливості для передачі сигналу, оскільки вони мають принаймні 4 системи, анатомічно поєднані і пристосовані до передачі сигналу.

Передача сигналів може відбуватися як через взаємопов'язані стінки сусідніх клітин – *апопласт*, так і через пов'язаний плазмодесмами внутрішній вміст клітин – *симпласт*. Згідно із симпластичною теорією Аріца і в першому, і в другому випадку речовина може бути перенесена з однієї точки рослини у іншу.

Міжклітинні сигнали поширюються у вигляді молекулярних (гормональних), електричних сигналів, у тому числі потенціалу дії, і за електрохімічним градієнтом речовин – елементів мінерального живлення, продуктів фотосинтезу та багатьох інших.

Найважливішою частиною комплексної реакції рослин на зовнішній сигнал є формування найрізноманітнішими структурами організму адекватної відповіді, яка має назву ефекторної відповіді.

Ефектори – це структури, що забезпечують відповідні реакції організму на подразники. З погляду біохімії – це продукти обміну речовин (метаболізму), які підвищують або понижують активність ферментів. У генетиці – це продукти метаболізму, часто низькомолекулярні, які, з'єднуючись з репресором, впливають на його взаємодію з опероном.

Ефектор називають індуктором, якщо він, з'єднуючись з рецептором, позбавляє його здатності пригнічувати транскрипцію. До ефекторів належить різноманітність функціональних структур рослини – від ферменту до системи органів. Отже, структура адаптивної реакції рослин дуже складна і містить велику кількість елементів, що приймають, трансформують, а також передають сигнал. Виділення елементів цієї системи далеко не завершене: не всі рецептори описані, мало відомостей про механізми їх регуляції всередині клітини, ще менше – про розподіл тих чи інших рецепторів чи систем месенджерів у таксономічних, синтаксономічних і екологічних групах видів. Саме комбінації великої кількості ефекторів визначають життєздатність рослин. Проте вже встановлено, що загальна кількість зв'язків між цими елементами надзвичайно велика. Тому кількість комбінацій елементів первинних адаптивних реакцій і зв'язків між цими елементами практично необмежена. У цьому міцна основа принципу екологічної індивідуальності видів Раменського–Глізона, згідно з яким адаптивний потенціал кожного виду неповторний. Водночас на рівні цілісного організму можна передбачити існування механізмів, які координують активність різноманітних елементів структури первинної адаптивної реакції (ПАР) для формування цілісної реакції рослини.

5. Адаптивні стратегії

Проблема виділення найзагальніших типів стратегій методологічно близька до завдань виділення таксонів різних рангів у систематиці або синтаксонів у фітоценології. Як у таксономії та синтаксономії, з початку необхідно визначити: 1) об'єкт класифікації; 2) загальні принципи і цілі її побудови.

Абсолютно очевидно, що об'єктом класифікації є все різноманіття ПАР на умови існування – від молекулярно-біологічних до онтогенетичних. Сукупність специфічних ПАР має такі складники:

1) безліч видоспецифічних комбінацій: кожний вид наділений унікальним набором ПАР на зміни умов середовища. Цей складник описують виходячи з принципу екологічної індивідуальності видів Раменського–Глізона. Часто спостерігається адаптивна дивергенція ознак. Наприклад, в умовах гострого дефіциту води кактус знижує витрати води, редукуючи листя і потовщуючи кутикулу, а саксаул в аналогічних умовах формує кореневу систему, яка проникає дуже глибоко;

2) безліч можливих ПАР на дію тих або інших чинників середовища.

Існування складників ПАР, що перекликаються: за видовою належністю і чинниками середовища забезпечує для вивчення проблеми типів адаптивних стратегій міцну емпіричну базу.

Дотепер немає загальноприйнятої методології виділення типів адаптивних стратегій. Тому існують дві можливості виділення типів еколого-ценотичних стратегій: використання дійсних класифікацій та створення систем нового типу. Застосування систематики не дає підстав для розробки класифікації способів виживання рослин, оскільки відомо безліч прикладів, коли таксономічно віддалені види подібно реагують на зміну екологічних умов у рослинних

угрупованнях та системах, і навпаки, коли близькі види розрізняються особливостями життєвого циклу. Синтаксономію також не можна застосовувати з цією метою, оскільки у різних популяціях один і той же вид може мати різні риси.

Запропоновано ряд термінів та принципів, за допомогою яких автори хотіли б класифікувати ПАР. Наприклад, Ю.Р. Шеляг-Сосонко ввів термін «хоріони» – відмінності, зареєстровані між популяціями у різних частинах ареалу виду. Так, якщо в центрі ареалу дуб (*Quercus robur*) – велике дерево, домінант екосистеми, то на краю ареалу – розріджений чагарник, який не можна розглядати як лісоутворювальну породу.

З цих же причин непридатна і класифікація життєвих форм. Часто можна знайти багато спільного в реакціях таких далеких форм, як фанерофіти (дерева, кущі, дерев'яністі багаторічні ліани) та однорічні терофіти (однорічні рослини, особливо поширені в пустелях і степах). Яскравим доказом неприйнятності існуючих класифікацій є схожість рис адаптації до дефіциту азоту у болотяних, тундрових і пустельних видів, що належать до різних таксонів і життєвих форм (наприклад, елементи ксерофітності).

Застосовувати для виділення типів адаптивних стратегій існуючі класифікації також не можна. Доцільно використовувати лише дані про систематику і фітоценологію рослин як додаткові у процесі побудови самостійної класифікації системи типів еколого-ценотичних стратегій.

Концепція стратегій повинна стати прообразом і основою загальної теорії адаптації рослин. Для створення загальної зручної і практичної системи типів стратегій були застосовані всі основні підходи до побудови класифікацій, які стосувалися як загальних питань, так і більш конкретних (але не менш важливих) проблем вибору підстав (диференціювальних ознак) і процедури класифікації.

На сьогодні запропоновано багато систем типів адаптивної поведінки рослин. Підставою для віднесення виду до того або іншого типу адаптивної стратегії були різні характеристики: динаміка чисельності популяції, швидкість накопичення біомаси в стандартних умовах експерименту, розподіл матеріально-енергетичних ресурсів рослин між процесами підтримки життєдіяльності і відтворенням та ін.

В результаті польових спостережень було проведено інвентаризацію ефектів, пов'язаних з проявами типів еколого-ценотичних стратегій, і показано, що тип адаптивної стратегії може реалізуватися через переважну більшість проявів життєдіяльності популяцій: структуру, життєвий цикл, диференціацію ніш і конкурентоспроможність, репродуктивні процеси, реакцію на екологічний стрес і т.д.

Саме системний феноменологічний підхід забезпечив концепції типів стратегії сучасну широту і загальність. Аналітичний підхід спрямований на редукцію системного явища «тип адаптивної стратегії» і окремих морфологічних, фізіологічних і молекулярно-біологічних властивостей рослин.

Розглянемо найпоширеніші системи, що описують способи адаптації рослин.

Класифікації за чинниками середовища. Хронологічно ці системи з'явилися першими. Спочатку виділяли групи рослин, що пристосувалися виживати в тих або інших умовах. Процедура виділення груп полягала у тому, що спочатку описували крайні точки якого-небудь природного градієнта, наприклад водні рослини - пустельні рослини. Потім вводили проміжні групи: рослини вологих місцезростань, мезофіти, степові рослини і т.д. Оскільки кожен вид має індивідуальний набір конкретних адаптивних реакцій, то виділення груп здійснюють досить довільно.

У принципі можлива побудова таких класифікацій за будь-якою з осей гіперпростору екологічної ніші: освітленості, засоленості, багатству ґрунтів, рН, а також вмісту будь-якого макро- і мікроелемента в ґрунті.

Ці класифікації потрібні для оцінки адаптивних комплексів у ході селекції з метою підвищити стійкість рослин до тих або інших чинників середовища. Проте як основа комплексної системи опису адаптивного потенціалу рослин ці системи дуже дрібні. Крім того, у ході аналізу адаптації до різних чинників середовища дуже складно порівнювати їх між собою.

Первинні типи адаптивних стратегій визначають як альтернативні шляхи формування морфофізіологічних комплексів, що забезпечують виживання популяцій рослин в умовах стресу:

S-стратегі – підтримують вегетативне зростання (накопичення біомаси) у разі помірного екологічного стресу і високої продуктивності рослинного покриву. Основний адаптивний процес – підтримка вегетативного зростання;

R-стратегі – у разі стресу припиняють видиме зростання, скорочують або взагалі елімінують ювенільні фази, що прискорює початок цвітіння і формування насіння. Основний адаптивний процес – алокація всіх наявних ресурсів у насінні;

S-стратегі – за умов стресу припиняють видимі зростання, уповільнюють перехід до цвітіння, отже, ресурси на формування насіння не виділяються, їх основна маса витрачається на процеси адаптації, що може і не виявлятися морфологічно (наприклад, збільшення витрат на дихання, підтримку градієнтів на мембранах у випадку засухи або засолення).

Пластичність стратегій дозволяє розглядати варіанти зміни стратегій у ході онтогенезу різних видів рослин. Можливість штучної зміни стратегії внесла певні корекції і в схеми відбору рослин селекціонерами. Більшість культурних однорічників є експлерентами (хоча види з С4-фотосинтезом, такі як сорго, мають риси пацієнтів).

Надзавдання сучасної адаптивної селекції, спрямованої на підвищення стійкості сортів до несприятливих кліматичних і ґрунтових умов, до комах-шкідників, хвороб, бур'янистих рослин, – трансформувати R-стратегі у CSR-стратегі.

6. Еколого-фітоценотичні стратегії

Під час характеристики дослідження ценотичної взаємодії рослин І.А. Мурей та І.А. Шульгін запропонували використовувати кількісну закономірність зміни параметрів рослин у посівах різної густоти, на основі чого було сформульовано таке положення: унаслідок тривалої адаптації рослин до умов довкілля

настає тимчасова погодженість процесів у рослині, тобто невизначені відносини параметрів основних фізіологічних процесів протягом доби прагнуть до постійних генетично детермінованих значень, однакових у багатьох рослин. В оптимальних умовах існування особин у міру зростання змінюється їх структурна організація (кількість листків, їх будова, довжина пагона і т.д.), але це не тільки не порушує єдність процесів, але навіть стабілізує їх. Інакше кажучи, за сприятливих умов, коли ріст і розвиток рослин здійснюється відповідно до генетичної програми, повинна формуватися структура рослини, яку характеризує динамічний гомеостаз процесів, що відбивають сталість співвідношень між швидкостями процесів за добу – основну одиницю біологічного часу.

Найперспективнішим етапом розуміння еколого-фітоценотичних стратегій стало вивчення фізіологічних механізмів адаптації рослин до різних умов середовища. Так, Т.А. Работнов запропонував редукцію типів Л.Г. Раменського віднести до властивостей віолентності, патієнтності і експлерентності:

– *віолентність* – це могутній розвиток системи поглинальних органів, що забезпечують якнайповніше використання ресурсів;

– *патієнтність* – здатність рослин задовольнятися обмеженою кількістю ресурсів, стійкість до екстремальних умов середовища, часто пов'язана з особливим метаболізмом, що забезпечує стійкість до засолення, підвищеної кислотності і т.д.;

– *експлерентність* – система пристосувань, яка визначає здатність швидко займати місця, що звільнюються в результаті порушення фітоценозів за рахунок наявності життєздатного насіння, вираженого вегетативного розмноження та ін.

Це дозволяє розглядати поведінку виду в екосистемах як співвідношення властивостей віолентності, патієнтності і експлерентності. Оскільки співвідношення цих властивостей може бути різне, з'являється можливість інтерпретувати існування безлічі перехідних типів стратегій. Крім того, розширяється база для опису пластичності стратегій у змінених умовах довкілля. Логічно наступним етапом повинна бути редукція властивостей до функцій, що забезпечують ці властивості. Виділяючи специфічні типи патієнтності (сціопатієнтність, ацидопатієнтність, оліготрофопатієнтність та ін.), які часто спостерігаються у видів з вираженою стратегією патієнтності й віолентності, Т.А. Работнов встановлює прямий зв'язок між типом стратегії та фізіологічними системами стійкості до несприятливих чинників. Проте при цьому не розглядає питання про можливий фізіологічний зміст експлерентності. Визнаючи, що стратегія віолентності забезпечується вираженими властивостями патієнтності, Т.А. Работнов не бере до уваги те, чи мають віоленти властивості експлерентності, а експлеренти властивості віолентності. Однак, як справедливо відзначає О.М.Гіляров, належність певного виду рослин до віолентів, патієнтів чи експлерентів не може ґрунтуватися лише на його аутоекологічних характеристиках. Певний тип еколого-ценотичної стратегії відображує також положення виду в угрупованні рослин. Саме тому один і той же вид у різних угрупованнях може належати до різних еколого-ценотичних типів. Так, сосна (*Pinus sylvestris*) – типовий віолент у сосновому борі, а на болоті – патієнт.

Слід нагадати, що запропонована Л.Г. Раменським система еколого-ценотичних стратегій, чи ценотипів, до останнього часу була відома лише вузькому колу фахівців. Увагу широкого кола екологів ця система привернула після того, як стали досить популярними уявлення про *r*- і *K*- відбір та стратегії, а англійський учений Дж. Грайм запропонував класифікацію життєвих стратегій рослин. Учений виділив три типи рослин: конкуренти, стрес-толеранти й рудерали. Система Грайма, як бачимо, практично тотожна системі Л.Г. Раменського.

Природно, що кожному виду притаманний певний ступінь віолентності патієнтності та експлерентності. Схематично систему Раменського–Грайма можна зобразити у вигляді трикутника, кути якого зайняті крайніми типами, а точки, що відповідають положенню в цій системі тих чи інших видів у певних ценозах, займають на площині певне місце в межах даного трикутника.

Хоча система Раменського–Грайма розроблена для рослин, її можна ефективно використовувати для будь-яких живих організмів.

7. Стійкість рослин до умов існування. Аридизація клімату. Антропогенне забруднення

Стійкість рослин до умов існування. Дія антропогенного навантаження, спричиненого містобудуванням, діяльністю людини в галузі промисловості, транспорту, лісового господарства, рільництва тощо, на всі елементи біосфери викликає істотні зміни в екосистемах, у тому числі рослинному покриві. Наприклад, розораність території степової України становить 63 %, а сільськогосподарських угідь – 82,8 %, у країнах Західної Європи цей показник не перевищує відповідно 30 і 50 %, а в США – 16 % і 25 %.

На сьогодні негативний вплив навколишнього середовища на рослини постійно посилюється. У рослинних організмів, як і в інших, у цьому випадку є два шляхи: адаптація або загибель.

Холодостійкість – це стійкість теплолюбних рослин до низьких плюсових температур упродовж тривалого часу. Різні рослини демонструють різний рівень холодостійкості (залежно від їх належності до тієї або іншої екологічної групи). З пониженням плюсових температур у теплолюбних рослин за відсутності видимих пошкоджень зупиняється ріст, відбувається поступове зниження тургору надземної частини, порушується надходження води до органів транспірації, рослини в'януть, а потім гинуть. А в умовах, коли простір насичено вологою, але рівень низьких плюсових температур зберігається, рослина гине в результаті посиленого розпаду білків і накопичення в тканинах розчинних форм азоту (вплив «чистого» ефекту понижених температур на обмін речовин рослин).

Морозостійкість – це здатність рослин переносити температури, нижчі 0⁰С. Так, для альпійських карликових чагарничків температури, що не загрожують існуванню рослини – -28 -36⁰С (у Європі відомі випадки цвітіння за цих температур зимою маргариток).

Як правило, за низьких мінусових температур рослинні клітини гинуть у випадках: 1) зневоднення; 2) механічного стиснення льодом (відбувається пошкодження клітинних структур).

Найбільш поширеними ознаками пошкодження від замерзання є: втрата тургору клітинами, інфільтрація міжклітинників водою і вимивання іонів з клітин. При цьому проникність клітинних мембран для води не змінюється, що свідчить про відсутність значних порушень у ліпідній фазі мембран.

Крім безпосереднього впливу на рослину низькі температури призводять до створення таких несприятливих умов, як потовщення і розтріскування замерзлого ґрунту, що спричиняє розрив і механічне пошкодження коріння; утворення крижаної кірки на поверхні ґрунту, що погіршує аерацію і дихання коріння, а також зимове випрівання, вимокання і гибель рослин у зв'язку з втратою резервних речовин на дихання та ін. У результаті нерівномірного замерзання і розширення ґрунтової вологи в тундрі поширене явище морозного «випирання», при цьому виникають сили, які витісняють рослину з ґрунту.

Жаростійкість – це здатність рослин переносити перегрів. Верхня межа температур + 45 °С. Рослини з родини Товстянкових витримують + 55°С - +65 °С. Лише бактерії витримують + 70 - +80 °С. Із культурних рослин жаростійкі: просо, сорго, рис, бавовна, рицина.

Адаптації, що відбуваються в рослинах під впливом високих температур:

- висока в'язкість цитоплазми;
- низький рівень транспірації;
- великий вміст зв'язаної води;
- зниження обміну речовин;
- згортання листя за допомогою моторних клітин.

Зміни, що виникають унаслідок дії високих температур:

- руйнування білково-ліпідних комплексів плазмолемми;
- втрата осмотичного тиску клітиною;
- зростання концентрації клітинного соку;
- підвищення проникності мембран для сечовини, гліцерину, еозину;
- поступове зростання осмотичного тиску внаслідок гідролізу крохмалю і збільшення концентрації моноцукрів;
- пошкодження молодого листя у наслідок розпаду білкових комплексів;
- загибель нестійкої рослини внаслідок отруєння аміаком;
- у термофілів зростає обмін речовин та підвищується вміст РНК, утворюються комплекси РНК з білком, збільшується концентрація органічних кислот, що зв'язують аміак.

Однією з головних проблем виживання рослин є *аридизація* клімату, як природного, так і антропогенного походження.

Аридний клімат (від лат. aridus – сухий) — сухий клімат з високими температурами повітря і малою кількістю атмосферних опадів; властивий пустелям і напівпустелям. *Аридна рослинність* — рослинність території з

посушливим кліматом (характерні ксерофіти, ефемери та ін.). Індекс аридності $I=P/T-10$, де P — річна сума опадів, а T — середня річна температура.

Посушливий клімат значно послаблює рослинні організми та сприяє поширенню серед них патогенів різної природи. Тому уникнути в умовах сухого клімату спустошливих епіфітотій і підтримувати той рівноважний стан у природі, який склався між господарем і паразитом, дозволяє неспецифічна стійкість рослин, і наукові роботи в цьому напрямку привертають все більше уваги не тільки фітоімунологів, генетиків і селекціонерів, але й біохіміків та фізіологов. Так, отримані цікаві дані, згідно з якими, у результаті інфікування стійких і нестійких сортів, зміни деяких фізіологічних і біохімічних параметрів, що характеризують фотосинтез, дихання, проникність мембран, а також склад білків, мали діаметрально протилежну спрямованість. Зокрема, вміст АТФ підвищувався у стійких сортів і знижувався у нестійких. Нестача макроенергетичних сполук і деяких пластичних речовин знижувала активність біосинтетичних процесів у клітинах, необхідних для оновлення внутрішньоклітинних структур рослини й утворення захисних бар'єрів на шляху патогена. Напевно, мобілізація захисних механізмів клітини вимагає значних енергетичних витрат. Зараження чутливого сорту супроводилося підвищенням інтенсивності дихання і зниженням інтенсивності пов'язаного з окисним фосфорилуванням, а отже, зниженням показника Р/О: мало місце невідповідність процесів дихання і фосфорилування. У стійких рослин посилення дихання супроводжувалося підвищенням його енергетичної ефективності (дихання пов'язане з фосфорилуванням). Отже, у стійких організмах все зводилося до того, що клітинні ресурси перестали витрачатися на потреби самої клітини й використовувалися на синтез вірусних частинок або живлення патогенів грибної і бактерійної природи, що призводить до деградації клітинних структур.

Підвищити стійкість рослин до майбутньої інфекції дозволяє *сенсibilізація* рослинної тканини. Термін «сенсibilізація» був уведений у фітоімунологію швейцарським фітопатологом Е. Гойманом. Він розумів сенсibilізацію як підвищення реактивності організму у відповідь на впровадження чужорідних речовин, що давало можливість підняти стійкість рослин до фітопатогенів.

Вважають, що первинна дія більшості фітотоксинів направлена на зміну проникності плазмолем, викликану порушенням функцій електронних насосів та іонних каналів, через які виходять електроліти. У цьому процесі беруть участь утворення, які мають властивості іонофорів, інгібіторів H^+ -АТФ-аз або дестабілізаторів плазмолем, імуносупресорів, які впливають на іонний обмін, зокрема пригнічують АТФ -ну активність.

Ефективний захист організму можливий за правильно вибраного індуктора, причому в певній концентрації, щоб досягти потрібного рівня активності клітинного генома. Індуктор при цьому є ніби ключем до замка, відкриваючим стійкість рослини-господаря і звільняючим його захисні сили.

Антропогенне забруднення. Висока концентрація промислового виробництва та посилення антропогенного впливу на фоні високих температур влітку та низьких взимку в умовах Дніпропетровщини призвели до утворення техногенних ландшафтів або їх модифікацій. Рослинний покрив на території

промислових майданчиків зазнає впливу в першу чергу під час будівельних робіт, а потім – у результаті дії постійних або разових викидів підприємств. Ступінь порушення природних ландшафтів залежить від видів забруднюючих речовин, їх токсичності та тривалості впливу. При цьому велике значення мають відстань до джерел емісії, характер рельєфу місцевості та напрямок повітряних мас.

Для створення штучних фітоценозів деякі автори пропонують дотримуватись такої послідовності дій:

- складання схеми декоративно-естетичних властивостей рослин, що визначає доцільність використання в озелененні конкретного виду;
- встановлення пилезатримної здатності дерев та кущів;
- виявлення найбільш сприятливого впливу деревних рослин на іонний склад і стан атмосферного повітря;
- встановлення акустичного опору, притаманного зеленим насадженням;
- урахування понять світлової і психологічної комфортності для людини;
- встановлення позитивного впливу насаджень дерев і кущів на ґрунтове середовище – захист ґрунту від випаровування, перешкодження появі бур'янів, механічному захисту коріння від ущільнення тощо;
- зменшення швидкості повітря;
- підвищення відносної вологості навколишнього повітря за рахунок процесу транспірації рослин;
- впровадження заходів з підвищення стійкості рослин у несприятливих умовах індустриальних територій, які дозволяють підвищувати стійкість зелених насаджень.

8. Біотична взаємодія (пряма, опосередкована)

Відомо, що *природний відбір* у процесі еволюції відбувається за однією із двох стратегій, відомих під назвою r і K . Між собою вони пов'язані математично рівнянням популяційної динаміки Ферхюльста:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right),$$

де r — швидкість росту чисельності популяції (N); K — перенесений об'єм, або максимальна густина популяції.

Організми, які дотримуються r -стратегії, прагнуть до максимально можливої швидкості росту чисельності. Потомство таких видів переважно не доживе до зрілого віку. Організми, які дотримуються K -стратегії, навпаки, знаходяться в стані рівноваги зі своїми ресурсами і відтворюють відносно мало особин, однак віддають потомству якомога більше енергії.

Під впливом K -відбору головний внесок ресурсів вони здійснюють в активно функціонуючі особини, пригнічуючи репродуктивні процеси за несприятливих умов. Саме енергетичний аспект r - K -системи став основою взаєморозуміння польових екологів і фізіологів рослин, оскільки дозволив

перейти від прямих досліджень відмінностей життєвих стратегій до аналізу механізмів, що забезпечують ці стратегії.

Потрібно відзначити, що в одновимірній системі типів стратегій група *K*-стратегів у рослин дуже гетерогенна, оскільки великі витрати на підтримку життєдіяльності дорослих особин спостерігаються як у рослин стабільно багатих місцепроживань, так і рослин в умовах низької забезпеченості ресурсами.

У видів із різними типами стратегій (віоленти, патієнти, експлеранти) розрізняють способи регулювання густоти популяцій.

Віоленти – це види, які переважають в угрупованні, вони здатні пригнічувати конкурентів за рахунок більш інтенсивного росту і більш повного використання території. Зазвичай у віолентів потужна коренева система і добре розвинена надземна частина. Типові віоленти – це переважно дерева (особливо ті, що утворюють корінні ліси), також трав'янисті рослини, що домінують у інших угрупованнях, наприклад очерет.

Патієнти – це види, здатні виживати в несприятливих умовах, у яких більшість інших видів існувати не можуть, наприклад за недостатнього освітлення, вологи, мінеральних речовин тощо. До патієнтів належить багато посухостійких, тіньлюбних і навіть солелюбних рослин. Хоч експериментально доведено, що більшість із них за відсутності конкурентів можуть існувати і добре функціонувати в умовах достатньої вологості, освітленості тощо.

Експлеранти – це види, що швидко розмножуються і розселяються, з'являються там, де порушені корінні угруповання. До типових експлерантів належать рослини, що поселяються на вирубках і згарищах, наприклад іван-чай (*Chamaenerigon angustifolium*) або осика (*Populus tremula*).

Експлеренти однаково не стійкі до стресу як абіотичного, так і біотичного (впливу конкурентів і фітофагів). Їх реалізована екологічна ніша через це зменшується. У той же час фундаментальні (потенційні) ніші експлерентів дуже широкі, за відсутності конкуренції вони можуть займати широкий спектр місцезростань, що особливо характерно для синантропних видів з космополітними ареалами – польових бур'янів і рослин пустирів.

В основі виникнення та існування екосистем лежать *взаємозв'язки організмів*, які населяють один і той же біотоп. Ці зв'язки визначені перш за все умовами життя в угрупованні, можливістю добувати речовини живлення і заселяти новий простір.

Живі організми поселяються один із одним не випадково, а утворюють певні угруповання, пристосовані до спільного існування. Взаємодії в цих угрупованнях між рослинами можуть мати позитивний, негативний і нейтральний характер.

Наведемо найбільш поширені позитивні взаємозв'язки.

Симбіоз – співіснування, форма взаємозв'язків, за яких обидва організми або один із них має користь від іншого. Існує декілька форм симбіозу.

Мутуалізм – тип співіснування різних видів, у процесі якого вони отримують взаємну користь. Найвідоміший приклад таких зв'язків – лишайники,

які являють собою нероздільне співжиття гриба і водорості, коли наявність одного організму стає умовою життя кожного з них.

Коменсалізм – форма симбіозу, за якої користь має тільки один організм, при цьому він ані шкодить, ані приносить користь іншому. Прикладом коменсалізму можуть бути деякі тропічні рослини.

Квартиранство – це співіснування двох видів, за якого особини одного виду використовують інший (тіло особин або їх житло) для проживання і при цьому не приносять господарю ні користі, ні шкоди. Квартиранство являє собою різновид коменсалізму, що ґрунтується тільки на просторових, а не трофічних зв'язках. Типовим прикладом даного явища є епіфітні рослини. Епіфітами можуть бути водорості, лишайники, мохи, папороті. Деревні рослини служать їм місцем прикріплення, але не джерелом поживних речовин або мінеральних солей. Живляться епіфіти за рахунок відмираючих тканин і виділень господаря, а також шляхом фотосинтезу.

Серед негативних взаємозв'язків рослин розрізняють паразитизм і конкуренцію.

Паразитизм – це форма взаємодії між організмами різних видів, коли одні організми можуть використовувати інші не тільки як місце проживання, а й постійне джерело живлення. По суті, паразитичний характер мають зв'язки комах-шкідників із рослинами.

Конкуренція – взаємозв'язки між видами з подібними екологічними вимогами, коли вони живуть разом, кожен із них перебуває в невідповідному становищі, тому що наявність іншого зменшує можливості користування ресурсами. Конкуренція може бути внутрішньовидова і міжвидова.

Серед *нейтральних взаємозв'язків* виділяють аменсалізм. *Аменсалізм* – форма біотичних взаємовідносин між організмами, за якої один вид пригнічує життєдіяльність іншого, але при цьому не зазнає негативного або позитивного впливу у відповідь. Наприклад, світлолюбні трав'янисті види, що ростуть під деревами, зазнають пригнічення в результаті затінення, тоді як для самого дерева сусідство може бути нейтральним.

9. Конкуренція рослин за елементи живлення

Рослина поглинає мінеральні речовини (в іонній формі), розчинені в ґрунті. Їх доступність визначає ряд закономірностей, зокрема здатність мінеральних речовин взаємодіяти між собою. Виділяють такі механізми взаємодії компонентів суміші речовин у розчині:

– *адитивну*, коли дія суміші дорівнює сумі дії окремих компонентів, прикладом такої дії є осмотичний тиск, що в суміші солей дорівнює сумі парціальних осмотичних тисків солей, що входять до її складу;

– *синергічну*, коли суміш солей діє сильніше, ніж кожна із солей окремо: фізіологічний ефект сольової суміші перевищує суму ефектів її компонентів; синергізм може бути як позитивним (внесення суміші мінеральних добрив), так і негативним (суміш пестицидів може згубно впливати на рослини);

– *антагоністичну*, коли фізіологічний вплив суміші солей менший, ніж дія кожної із солей окремо або сума їх дії; типовий приклад антагонізму взаємодія одновалентних і двовалентних катіонів у розчині, активний розвиток життя в морській воді.

Розчин суміші солей називають фізіологічно *врівноваженим* розчином, коли кількість і співвідношення іонів забезпечують нормальний ріст, розвиток і високу продуктивність рослин.

Серед елементів ґрунтового розчину розрізняють рухливі й малорухливі сполуки:

– *рухливі* сполуки рослини активно поглинають на ранніх етапах розвитку, вони надходять зі швидкістю, що перевищує накопичення в рослині сухих речовин;

– *малорухливі* сполуки рослини поглинають пропорційно синтезу сухих речовин, а в ряді випадків швидкість поглинання менша за швидкість синтезу цих речовин.

Хімічна природа сполук, що знаходяться в тканинах рослини, визначає швидкість поглинання речовин цією рослиною. За даною ознакою поживні елементи розподіляють на дві групи.

Реутилізовані – азот, фосфор, калій і магній. У разі нестачі цих елементів у ґрунті рослина транспортує їх у новоутворені органи з нижніх листків, при цьому нижні листки в'януть і відмирають.

Нереутилізовані – бор, кальцій, залізо – більш міцно пов'язані з протоплазмою і менш рухливі, вони не використовуються повторно. За їх нестачі в ґрунті старі листки залишаються довгий час життєздатними, але рослина не утворює нових, втрачає здатність рости і розвиватися.

Установлено, що концентрація реутилізованих елементів у рослині має *акропетальний* градієнт вмісту, а нереутилізованих – *базипетальний*.

Для підвищення врожайності сільськогосподарських культур поповнення елементів живлення можливе за рахунок внесення мінеральних добрив.

Мінеральні солі, які використовують як мінеральні добрива, поділяють на три групи:

– *фізіологічно кислі*, які рослина більшою мірою поглинає в катіонній формі $((\text{NH}_4)_2\text{SO}_4)$;

– *фізіологічно лужні*, які рослина більшою мірою поглинає в аніонній формі (NaNO_3) ;

– *фізіологічно нейтральні*, які рослина поглинає як у катіонній, так і в аніонній формі з однаковою швидкістю $(\text{NH}_4 \text{NO}_3)$.

Наведемо найбільш поширені мінеральні добрива.

Нітратні добрива. Азот відіграє головну роль у підвищенні врожайності рослин. За Д.М. Прянишниковим, забезпеченість рослин азотом – основна умова високого врожаю. До нітратних добрив належать солі азотної кислоти, які містять азот тільки в нітратній формі. З нітратних добрив найбільш поширені натрієва і кальцієва селітра.

Натрієва селітра (NaNO_3) містить 16–16,4% азоту і 26% натрію. Це дрібнокристалічна сіль білого або сіруватого кольору, досить гігроскопічна, на смак гірко-солоня. За несприятливих умов зберігання злежується. Натрієва селітра – фізіологічно лужне добриво, оскільки аніон NO_3^- швидше поглинається рослиною, ніж натрій. У зв'язку з цим на кислих ґрунтах її використання небажане. Одержують натрієву селітру як побічний продукт у процесі виробництва азотної кислоти з аміаку.

Кальцієва селітра $[\text{Ca}(\text{NO}_3)_2]$ містить не менше 17,5% азоту. Отримують її в результаті нейтралізації азотної кислоти вапном. Також вона є побічним продуктом у виробництві комплексних добрив нітрофосок методом азотно-кислотної переробки фосфатів. Кальцієва селітра – це кристалічна сіль білого кольору, яка добре розчиняється у воді і має високу гігроскопічність. Зберігають і перевозять її в спеціальній упаковці.

Селітру рекомендовано вносити в ґрунт навесні перед культивуванням.

Тверді амонійні добрива. Серед твердих амонійних добрив найбільш поширений *сульфат амонію, або сірчаноокислий амоній* $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$, який містить 20,8–21% азоту. Це дрібнокристалічний порошок від світло-білого до темно-сірого кольору. Добре розчиняється у воді, практично не злежується, добре вбирається ґрунтом. Отримують сульфат амонію шляхом уловлювання сірчаної кислоти, газообмінного аміаку із газів, які утворюються в процесі коксування вугілля або шляхом нейтралізації синтетичного аміаку, обробленого сірчаною кислотою різних хімічних виробництв.

Хлористий амоній (NH_4Cl) містить 24–25% азоту і до 67% хлору, його отримують як побічний продукт під час виробництва соди. Ці добрива не вносять під культури, чутливі до хлору (тютюн, цитрусові та ін.).

Сульфат амонію і хлористий амоній – добрива біологічно кислі, оскільки рослини швидше і в більшій кількості споживають NH_4^+ ніж аніони SO_4^- (або Cl^-). У випадку одноразового внесення помірних доз цих добрив помітного підкислення ґрунтів не спостерігають. Амонійні добрива вносять завчасно з осені.

Негативна дія амонійних добрив полягає у тому, що вони локалізуються в ґрунті в місцях їх внесення. У молодих рослин із слаборозвиненою кореневою системою споживання добрив затруднене. На легких піщаних і супіщаних ґрунтах найбільш раціонально вносити мінеральні добрива навесні (особливо легкорухливі нітратні форми азоту).

Отже, перед внесенням добрив у ґрунт завжди необхідно враховувати його властивості на конкретному полі й підбирати відповідні солі так, щоб забезпечити рослинам максимально сприятливі умови живлення.

10. Алелопатія

Сучасна система сільського господарства, для якої характерні монодомінантні агроценози, призводить до руйнації природних зв'язків, збіднення біорізноманіття, зниження стійкості культур до несприятливих екологічних умов. Вивчення механізмів стійкості рослин до несприятливих умов навколишнього середовища в останні десятиліття стало найбільш актуальним у

фітофізіології і загальній біології, а також сільському господарстві. Адже здатність рослин адаптуватися до умов існування – один із факторів, що визначає ареали поширення видів на планеті й можливість їх інтродукції.

Надмірне антропогенне втручання у функціонування агрофітоценозів – інтенсивне оброблення ґрунту, збільшення засобів захисту рослин, мінеральних добрив тощо – негативно впливає на всі складники агроландшафтів. Для конструювання стійких і високопродуктивних агрофітоценозів Л.Д. Юрчак вважає необхідним проведення фундаментальних наукових досліджень, спрямованих на пізнання механізмів алелопатичної взаємодії «прижиттєвих виділень» рослин угруповання та післядії продуктів їх деструкції, які можуть впливати на подальшу сівозміну, формування ґрунтової біоти, алелопатичний режим і виникнення ґрунтової. Для кожного фітоценозу характерне конкретне *біохімічне середовище*, яке С.І. Чорнобривенко та В.І. Шанда розглядають як алелопатичний режим за аналогією до світлового, теплового, водяного та інших *екологічних режимів* (за А. П. Шенниковим).

Алелопатичний режим – це складний динамічний за кількісним і якісним складом комплекс алелопатично активних речовин, що формується в середовищі фітоценозу в результаті нагромадження і видозміни рослин і їх гетеротрофних консортів.

Особливий екологічний фактор – *алелопатичний режим* – разом з тепловим, світловим, водяним та іншими екологічними режимами є складовою частиною довкілля і впливає на рослини та інші організми. Окремі види рослин фітоценозу беруть неоднакову участь у формуванні алелопатичного режиму. Можна припустити, що основна роль у більшості випадків належить едифікаторам і домінантам, оскільки вони переважають чисельно і за фітомасою, а тому найбільше впливають на перетворення середовища. Це стосується, насамперед, лісових фітоценозів, хоча дане питання досі не досліджене. Домінанти трав'янистих угруповань, зокрема степових, найчастіше належать до алелопатично середньоактивних і малоактивних.

Дія алелопатичного фактора неспецифічна, оскільки визначена інтенсивністю його дії.

А. М. Гродзинський пропонує характеризувати кожен вид рослин з погляду алелопатичної активності і алелопатичної толерантності. Остання полягає в здатності рослин переносити вплив колінів (виділень). Згідно з уявленнями А.М. Гродзинського, толерантна рослина не тільки добре витримує коліни, але і потребує їх наявності в середовищі.

Упродовж другої половини ХХ століття вчені широко досліджували феноменологію загального адаптаційного синдрому і фізіологічних змін, що супроводжують пристосування рослин до конкретних несприятливих чинників. Було встановлено, що адаптаційний синдром є необхідним етапом формування пристосувальних реакцій, фактором збереження гомеостазу. На якісно новому рівні дослідження механізмів адаптації рослин почали проводити після з'ясування загальних принципів трансдукції стресових сигналів у їх клітинах, ідентифікації

генів і кодованих ними специфічних білків, які відповідають за розвиток стійкості.

Значний вклад у вивчення даної проблеми зробив Ю.Є. Колупаєв. На його думку, ранніми реакціями організму на дію стресорів є посилення утворення активних форм кисню (АФК) і активація пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ). В останні десятиліття досить активно досліджують роль АФК у стійкості рослин до дії патогенів. Проте досі не з'ясованим залишається фізіологічне значення порушення тканинного балансу антиоксидантів та прооксидантів (окиснювальний стрес) за дії абіотичних стресорів. Так, одні автори розглядають зв'язок між накопиченням АФК, продуктами ПОЛ та ступенем пошкодження тканин рослин за дії екстремальних факторів. Інші дослідники висловлюють припущення про роль АФК і продуктів ПОЛ як медіаторів, необхідних для запуску захисних реакцій рослинного організму, хоча дотепер практично відсутні прямі докази участі АФК в індукуванні стійкості рослин до абіотичних стресорів. Мало відомо про те, які саме захисні реакції, корисні для розвитку стійкості до несприятливих абіотичних чинників, індукуються за зміни окиснювально-відновного балансу.

Останнім часом активно також досліджують роль кальцію як вторинного месенджера, що бере участь у передачі сигналів у рослинних клітинах. Іони Ca^{2+} прямо чи опосередковано задіяні в роботі більшості сигнальних систем рослинних клітин. Проте відомості щодо впливу екзогенного кальцію і його внутрішньоклітинного пулу на стійкість рослин залишаються вельми суперечливими. З одного боку, є дані щодо підвищення іонами Ca^{2+} чутливості рослинних клітин до абіотичних стресорів, з іншого боку, нагромаджено і досить чисельні відомості про зростання стійкості рослин до несприятливих чинників під впливом екзогенного кальцію. Установлено важливе значення кальцію для розвитку окиснювального стресу як складника реакції надчутливості за ураження рослин патогенами. Водночас недостатньо доказів причетності іонів кальцію до регуляції процесу генерації АФК і окиснювально-відновного балансу (зокрема, активності про-/антиоксидантних ферментів) у рослинних тканинах за дії абіотичних стресорів. Неоднозначними залишаються і відомості щодо впливу потенційних агентів окиснювального стресу на кальцієвий статус рослинних клітин. У цілому значення зв'язків Ca^{2+} та АФК як компонентів сигнальної мережі рослинних клітин в адаптації рослин маловивчені, особливо за дії абіотичних стресорів.

11. Принципи створення та утримання культурфітоценозів на територіях промислових підприємств в умовах степу

Одна з найважливіших проблем екології – розробка наукових основ відтворення ландшафтів; інтродукція рослин та моделювання стійких фітоценозів в умовах дії органічних та неорганічних полютантів. Вирішення цього питання можливе лише шляхом збереження залишків природної рослинності на цих територіях і подальшого їх озеленення. Це особливо актуально в умовах степу, де мають місце глибокі порушення природних екосистем на фоні посушливого

клімату. Головними забрудниками промислово розвинених регіонів в останні роки стали важкі метали. Для таких територій характерні ґрунтові “плями“, де вміст свинцю, цинку, кадмію та деяких інших елементів у 2–7 разів перевищує природний фон. Високий рівень елементів виявлено не лише на території промислових підприємств, але й на значних відстанях від них.

Недосконалість системи нейтралізації промислових забруднювачів зумовлює використання для доочищення довкілля рослин, серед яких значну роль відіграють трави і дерноутворювальні злаки.

Особливого значення у формуванні рослинності первинних техногенних екотопів набуває флористичне оточення, зокрема наявність його контактів з локальними рослинними угрупованнями, здатними проникати на техногенні території та витримувати екотопний відбір в умовах промислового середовища за рахунок синантропних, космополітних та адвентивних елементів фітоценозів. Урбанофлора Південно-Східної України нараховує 350–400 видів, що становить 1/6 флори цього регіону. Адвентивні рослини представлені 41 видом.

Зміни довкілля на техногенних територіях настільки глибокі, що спонтанне проростання й виживання рослин дуже проблематичне. Рослини, які все ж таки витримують ці умови, дуже видозмінюються.

Таким чином, у формуванні рослинного покриву існують певні тенденції, зумовлені антропогенними змінами: скорочення обсягу корінної рослинності та формування антропогенних рослинних угруповань, а також заповнення витісненого природного покриву культурфітоценозами.

У процесі формування дернового покриву техногенних територій необхідно реалізовувати наведені нижче технології.

1. Оновлення або повна перебудова ґрунтового покриву конкретної ділянки, що передбачає видалення верхнього шару на 20–30 см через його цілковиту непридатність для вирощування повноцінного дернового покриву.

2. Докорінне поліпшення ґрунтового покриву за рахунок видалення механічних домішок промислового походження, застосування сидератів, добрив, дренажу, зрошення та ін.

3. Поверхнєве поліпшення ґрунтового покриву, коли не потрібна заміна його верхнього шару.

4. Улаштування дернового покриву на основі існуючих природних фітоценозів із цілеспрямованим корегуванням природних сукцесій із метою підвищення ролі наявних високоякісних дерноутворювальних популяцій.

Під час озеленення зони максимального забруднення особливу увагу приділяють газонам, які навіть в умовах з підвищеною концентрацією токсичних речовин покращують навколишнє середовище. Зважаючи на специфіку поширення токсичних речовин від головних джерел забруднення, у процесі створення фітофільтра необхідно враховувати мікрорельєф ґрунту як фактор, який впливає на розподіл вологи, освітленості тощо. Дерновий покрив повинен складатися із газостійких трав. У зв'язку глибокими деструктивними змінами угруповань степових формацій дернових рослин, особливо в безпосередній близькості до джерел емісії, на початкових стадіях формування рослинного

покриву доцільно використовувати невластиві степу компоненти, у тому числі малодекоративні, наприклад *Elytrigia repens* та *Cynodon dactylon*. Далі необхідно поступово замінювати кореневищні рослини дернинно-злаковими, наприклад *Poa angustifolia* та *Festuca rubra*.

Функціональна здатність дернового покриття тим більша, чим ближчі екологічний режим рослинного дерноутворювального виду і конкретного об'єкта задернення. За умов повного їх збігу можлива тривала життєздатність дерну. Оскільки в степовій зоні лімітуючим фактором життєдіяльності рослин є волога, необхідно в першу чергу орієнтуватися на водний режим конкретної ділянки.

Таким чином, на вершинах та верхніх частинах південної експозиції відвалів можна використовувати, наприклад, *Agropyron rectinatum*, *Festuca rupicola*. У середній частині схилу разом із зазначеними видами треба висівати *Poa angustifolia*, у нижній частині – *Festuca valesiaca*. На схилах північної експозиції, особливо в нижній половині, у зв'язку з поліпшенням зволоження можна застосовувати види з відносно високими водними вимогами: *Festuca rubra*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis* та ін.

Щоб надати газону декоративності та запобігти пожежо-небезпечним ситуаціям його періодично скошують. Разом з видаленням зеленої маси, насиченої компонентами, відновлюється поглинальна поверхня, що дозволяє підвищити акумулюючу здатність газону. Цей захід важливий і для боротьби з бур'янами.

Зону середнього забруднення озеленюють із застосуванням різноманітних засобів ландшафтного оформлення. Перевагу надають видам, які не тільки продукують кисень, а й мають високу газонакопичувальну здатність та декоративність. Основний елемент оформлення даних територій – мікрогрупові насадження дерев і чагарників: одновидових (*Betula pendula*, *Salix alba*, *Forsythia suspensa*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Populus Bolleana* та ін.) і змішаних. Найбільш перспективними в цих групах вважають *Picea pungens*, *Juniperus sabina*, *Elaeagnus angustifolia*, *Lonicera tatarica*, *Forsythia suspensa* та ін.

Одне з найбільш токсичних у степовому Придніпров'ї – коксохімічне виробництво. Забруднення повітря на території підприємств цієї галузі в десятки разів перевищує допустимі норми. Проведені на промислових майданчиках дослідження показали, що в зоні найбільшого впливу токсичних речовин (до 0,2 км від коксових батарей) виживає тільки вкрай обмежена кількість видів рослин: *Elytrigia repens*, *Echinochloa crusgalli*, *Setaria glauca* та деякі інші. На цих і подібних ділянках із сильним забрудненням повітря К.М. Яковлевас-Матецькіс рекомендує робити покриття із асфальту, бетону темного кольору та інших матеріалів, які нагріваються значно сильніше за газони і зумовлюють появу течій теплого повітря, які піднімають газоподібні речовини вгору.

Із багаторічних злаків, застосовуваних з метою озеленення площ коксохімічних виробництв, найбільш стійкими за умов зрошення виявились лише *Festuca rubra*, *Poa angustifolia* та *Elytrigia repens* (другорядний газонний злак). Позитивні результати дають одновидові посіви.

Квітники перед цехами рекомендовано створювати тільки з однорічних

рослин. Із дослідженого асортименту найбільш придатний для цього *Tagetes erecta*. Висока стійкість до забруднювачів і тривале цвітіння (із початку літа до заморозків) роблять цю рослину незамінною. У разі пошкодження рослин токсикантами можна їх замінити (пересаджують у будь-якому віці).

Отже, незважаючи на вкрай негативний екологічний стан довкілля біля джерел емісії, існує реальна можливість покращити його шляхом озеленення. Основою добору рослин повинно бути зонування прилеглої території залежно від рівня забруднення довкілля. Принципи створення та утримання культур фітоценозів на урбанізованих територіях постійно удосконалюються. В основу відбору рослин для цієї мети закладено останні досягнення в галузі фізіології адаптації рослин.

Список рекомендованої літератури

- Гродзинский, А.М.* Аллелопатия растений и почвоутомление [Текст]: избр. тр. /А.М. Гродзинский. – К.: Наук. думка, 1991. – 432 с.
- Казаков, Є.О.* Методологічні основи постановки експерименту з фізіології рослин [Текст] /Є.О. Казаков. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 272 с.
- Колупаєв, Ю. Є.* Фізіолого-біохімічні механізми формування адаптивних реакцій рослин: роль активних форм кисню та іонів кальцію [Текст]: дис... д-ра наук: 03.00.12 /Ю. Є. Колупаєв. – К.: ІФРГ, 2008. – 320 с.
- Косаківська, І.В.* Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів [Текст] /І.В. Косаківська. – К.: Сталь, 2003. — 191 с.
- Мусієнко, М. М.* Фізіологія рослин [Текст]: підруч. для вузів; 2-ге вид., доповн. і допрацьов. – К.: Либідь, 2005. – 808 с.
- Лихолат, Ю.В.* Землеробство з основами агрохімії декоративних рослин [Текст] / Ю.В. Лихолат. – Д.: ДДУ, 1999. – 74 с.
- Медведев, С.С.* Электрофизиология [Текст] /С.С. Медведев. – СПб.: СПУ, 1998. – 180 с.
- Озерецковская, О.Л.* Индуцирование устойчивости растений [Текст] / О.Л. Озерецковская //Аграр. Россия. – 1999. – № 1. – С. 4 –9.
- Усманов, И.Ю.* Экологическая физиология растений [Текст] /И.Ю. Усманов, З.Ф. Рахманкулова, А.Ю. Кулагин. – М.: Логос, 2001. – 224 с.
- Шенников, А. П.* Введение в геоботанику [Текст] /А.П. Шенников. – Л.: ЛГУ, 1964. – 447 с.
- Юрчак, Л.Д.* Аллелопатия в агробіогеоценозах ароматичних рослин [Текст] / Л.Д. Юрчак. – К.: Фітосоціоцентр, 2005. – 411с

Зміст

Вступ	3
1. Стан та загальні риси рослинності в умовах дії чинників довкілля	3
2. Реакція рослинного організму на умови довкілля	6
3. Донорно-акцепторні зв'язки рослин	9
4. Система передачі сигналу. Ефектори	12
5. Адаптивні стратегії	13
6. Еколого-фітоценотичні стратегії	15
7. Стійкість рослин до умов існування. Аридизація клімату. Антропогенне забруднення	17
8. Біотична взаємодія (пряма, опосередкована)	20
9. Конкуренція рослин за елементи живлення	22
10. Алелопатія	24
11. Принципи створення та утримання культурфітоценозів на територіях промислових підприємств в умовах степу	26
Список використаної літератури	30

Темплан 2013, поз. 39

Навчальне видання
Юрій Васильович Лихолат

**Конспект лекцій із курсу
«Фізіологія адаптації рослин»**

Редактор А. Я. Пащенко, А. А. Гриженко
Техредактор Л. П. Замятіна
Коректор Т.А.Белиба

Підписано до друку 31.10.13. Формат 60x84/16. Папір друкарський.
Друк плоский. Ум. друк. арк. 1,9. Ум. фарбовідб.1,9. Обл.-вид. арк. 2,7.
Тираж 100 пр. Зам. №

РВВ ДНУ, просп. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010.
Друкарня «Ліра», пл. Десантників, 1, м. Дніпропетровськ, 49038.
Свідоцтво про внесення до Державного реєстру серія ДП № 14 від 13.07.2000р.