

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/322299177>

Стійкість рослин (Приседський, 2017)

Book · January 2018

CITATIONS

0

READS

2,210

1 author:



Yuriy Prysedsky

Vasyl Stus Donetsk National University, Vinnytsya, Ukraine

26 PUBLICATIONS 40 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Influence of air and soil pollution on plants [View project](#)



Influence of LED laser irradiation on plant organisms [View project](#)

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДОНЕЦЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ВАСИЛЯ СТУСА
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

Ю. Г. ПРИСЕДСЬКИЙ

СТІЙКІСТЬ РОСЛИН



Вінниця 2017

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДОНЕЦЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ВАСИЛЯ СТУСА
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

Ю. Г. ПРИСЕДСЬКИЙ

СТІЙКІСТЬ РОСЛИН

**Підручник для студентів спеціальності «Біологія»
вищих навчальних закладів**

**Вінниця
ТОВ «Нілан-ЛТД»
2017**

УДК 632.938(075)

ББК 44.13я73

П77

Автор:

Ю. Г. Приседський, канд. біол. наук, доц.

Рецензенти:

Ю. В. Лихолат, д-р біол. наук, проф., зав. каф. фізіології рослин Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара;

М. М. Сухомлин, д-р біол. наук, проф., професор кафедри ботаніки ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

*Рекомендовано Вченою радою Донецького національного університету
(протокол № 6 від 26 червня 2015 р.)*

П77 Стьйкість рослин (підручник для студентів спеціальності «Біологія» вищих навчальних закладів) / Ю. Г. Приседський. – ДонНУ імені Василя Стуса. Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017. – 252 с.

ISBN 978-966-924-447-5

У підручнику наводяться відомості про механізми стійкості рослин до несприятливих умов навколишнього середовища. Приводиться характеристика адаптації рослин до абіотичних та антропогенних факторів. Підручник призначений для студентів бакалаврату спеціальностей «Біологія» (спеціалізація «Фізіологія рослин») та «Екологія». Підручник може також використовуватися аспірантами та науковими співробітниками, які працюють у галузі фізіології стійкості рослин та екології рослин.

УДК 632.938(075)

ББК 44.13я73

© Приседський Ю. Г., 2017

© ДонНУ імені Василя Стуса, 2017

© ТОВ «Нілан-ЛТД», 2017

ISBN 978-966-924-447-5

ПЕРЕДМОВА

Підготовка підручника обумовлена глибокими змінами довкілля, які відбулися за останні десятиріччя. Вивчення процесів життєдіяльності рослин за умов аридизації клімату, значного антропогенного навантаження є надзвичайно важливим для розуміння механізмів пристосування рослин до несприятливих умов та повноцінного їхнього функціонування у зміненому середовищі. Такі знання дадуть змогу ефективно вести фітомеліорацію та сільськогосподарське виробництво на територіях, які піддалися значному антропогенному навантаженню, успішно проводити роботи з інтродукції рослин, протистояти зменшенню біорізноманіття у природних екосистемах. Поява підручника пов'язана з відсутністю методичного матеріалу з теми «Стійкість рослин», разом з тим на кафедрі фізіології рослин викладаються курси «фізіологія стійкості рослин» для студентів спеціальності «Біологія», що спеціалізуються на кафедрі, та «Стійкість рослин» для студентів спеціальності «Екологія та охорона навколишнього середовища».

У підручнику розглянуті загальні відомості про стійкість та адаптацію рослинних організмів до несприятливих умов довкілля, способи підтримки гомеостазу за дії стресових факторів та характеристики формування реакцій відповіді на різних рівнях. У другому розділі («Стійкість рослин до абіотичних факторів довкілля») наведені механізми реагування рослин на дію низьких (холодостійкість та морозовитривалість) та високих (геліостійкість, жаростійкість та посухостійкість) температур, несприятливих едафічних умов (засолення ґрунтів, піщані та кам'яністи ґрунти). Розглянуті способи діагностики та підвищення стійкості рослин до цих факторів. У розділі «Стійкість рослин до біотичних факторів» подана характеристика збудників інфекційних хвороб рослин, типи хвороб та заходи боротьби з хворобами. Розглядаються механізми активного та пасивного фітоімунітету. Значна увага у підручнику приділена характеристиці дії на рослинні організми антропогенних факторів: хімічного забруднення повітря та ґрунту промисловими, автотранспортними викидами та радіаційного забруднення довкілля.

Висловлюю щирю вдячність колективу кафедри фізіології рослин Донецького національного університету імені Василя Стуса за неоціненну допомогу на різних етапах підготовки цього підручника до видання.

Також хочу висловити щирю вдячність рецензентам: доктору біологічних наук, професору М. М. Сухомлин та доктору біологічних наук, професору Ю. В. Лихолату за велику роботу з рецензування підручника та зроблені зауваження та корисні поради.

Автор буде вдячний своїм колегам і всім читачам цієї книги за всі зауваження та можливі недоліки.

Ю. Г. Приседський

ВСТУП

Різке загострення екологічної ситуації у світі в результаті антропогенного впливу, глобальне потепління та аридизація клімату роблять проблему адаптації і стійкості рослин однією з центральних в сучасній фізіології рослин. Особливо актуальною для України є ця проблема тепер, коли внаслідок деградації природних екосистем (наприклад, у степовій зоні, в зоні чорнобильської катастрофи), нераціонального ведення меліоративних програм спостерігається часткове або повне знищення природних ландшафтів, зміна умов навколишнього середовища.

Слід зазначити, що термін «стійкість» може більш обґрунтовано застосовуватися для штучних фітоценозів (агроценозів, парків тощо) та регіонів, які зазнають значного антропогенного навантаження. Це пов'язано з тим, що для створення таких фітоценозів використовуються інтродуковані види рослин, для яких довкілля, до якого вони потрапили, створює несприятливі, а іноді і «ворожі» умови існування. Процес адаптації до таких умов може тривати досить довго, оскільки ці умови можуть виходити за межі норми реакції і потребувати генетичної перебудови. Крім того, господарська діяльність людини призводить до появи нових екологічних факторів, таких як промислове, автотраспортне, радіоактивне забруднення довкілля, до яких рослини за короткий термін з часу виникнення цих факторів не встигли адаптуватися. Природні екосистеми розвивалися паралельно зі зміною середовища. Тому у більшості випадків вони адаптовані до умов зростання. Разом з тим ці рослини також, з певних причин, про які буде йти мова у відповідних розділах, можуть зазнавати пошкоджень. Для таких випадків краще підходить термін «витривалість». Тобто, на мій погляд, правильно використовувати терміни «холодостійкість» (стійкість термофілів до низьких температур), «газостійкість» (стійкість до антропогенного забруднення атмосфери) тощо. Але якщо ми говоримо про перенесення зимових холодів фригофільними рослинами, то краще вживати термін «морозовитривалість». Це стосується і терміну «солевитривалість» для галофітів, але для сільськогосподарських рослин (бавовна, томати), які вирощують за умов засолення ґрунтів, доцільно вживати термін «солестійкість».

Значний прогрес у вивченні механізмів адаптації та стійкості рослинного організму став можливим завдяки дослідженню фізіологічних аспектів цього явища, розширенню методичних можливостей та проникненню молекулярно-генетичних підходів у фізіологію рослин.

1 ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА СТІЙКОСТІ ТА АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО УМОВ СЕРЕДОВИЩА

1.1. ПОНЯТТЯ ФІТОСТРЕСУ. ХАРАКТЕРИСТИКА СТІЙКОСТІ РОСЛИН

Стійкість живих об'єктів, в тому числі рослин, сумнівів не викликає (адже нестійких форм життя не існує), однак сам термін ще не має чіткого визначення в літературі. Одним із загальних питань, що повинні лежати в основі вивчення стійкості рослин, є питання про вивчення тих захисно-приспосувальних реакцій, що виникають у рослині під впливом несприятливих умов існування. В наш час популярним є вчення канадського дослідника Сельє, який ввів поняття стресу у медицину. Воно стало широко вживатися і у фізіології рослин. Разом з тим необхідно розглянути, наскільки можливе застосування цього поняття до рослин, у яких відсутня нервова система, емоційні та інші реакції психічного порядку, що супроводжують явище стресу. Сельє (1979) у такий спосіб визначає це поняття: *«Стрес – неспецифічна відповідь організму на будь-яку запропоновану йому вимогу»*. Приведене визначення начебто задовольняє можливості його застосування для рослин. Однак, більш глибокий аналіз поняття стресу виявляє деякі ускладнення у його безпосередньому застосуванні до рослин. Насамперед стрес, у розумінні фізіологів рослин, є деяке порушення, викликане несприятливими умовами, тоді як за Сельє, стрес є не тільки потрібною, але навіть необхідною умовою життя. Без стресу настає смерть. Шкідливий або неприємний стрес автор називає дистресом. У такому стресі він відзначає трифазну природу пристосовності організмів: *1) фаза тривоги; 2) фаза опору; 3) фаза виснаження*. Якщо фаза виснаження буде тривати довгий час, то настає смерть. Вчений відзначає, що та сама реакція на стрес призводить до різних уражень.

Безсумнівний інтерес становлять думки Сельє про сталість внутрішнього середовища організму. На його думку, гомеостаз організму підтримується двома основними типами реакцій: *1) синтоскопічною* (від грецького слова *syn* – разом) та *2) катоскопічною* (від грецького слова *kata* – проти). Таким чином, організм або співіснує з відповідними порушеннями (синтоскопічні реакції), або їх знищує (катоскопічні реакції). У зв'язку з цими уявленнями Сельє вводить нове поняття – *гетеростаза*, тобто якогось нового стану внутрішнього середовища. У цьому стані необхідно допомогти організмові підвищити свої власні синтоскопічні і катоскопічні реакції шляхом уведення відповідних препаратів.

Загальна характеристика стійкості рослин

Виходячи з вищевикладеного, можна зробити висновок, що для застосування вчення Сельє до рослинного світу поняття стресу треба дещо змінити. Тому багатьма вченими пропонується термін «*фітострес*», розуміючи під ним реакцію рослини на будь-які відхилення від норми. *Фітострес відрізняється від стресу і дистресу тим, що рослина позбавлена нервових і емоційних реакцій через відсутність нервової системи. Крім того, у рослин існують не тільки загальні, але і специфічні відповіді захисно-приспосувальних реакцій рослин на несприятливі екстремальні умови.* Гомеостаз рослини завдяки цим реакціям ефективно підтримується, хоча і на іншому рівні (рис. 1).



Рис. 1 – Складові гомеостазу у рослин

У роботах Б. Н. Строгонова добре показано, що процес пристосування до сульфатного або хлоридного засолення йде неоднаково, і часто тут можна бачити протилежну реакцію. Наприклад, на сульфатному засоленні транспірація у рослин зростає, а на хлоридному – знижується. Щодо пристосувальної реакції рослини Штокер відмічає наявність двох фаз: 1) *фаза реакції* і 2) *фаза реституції*. За сильного впливу, коли рослина не в змозі утримувати свій гомеостаз, настає стадія незворотного ушкодження і загибелі. Таким чином, організм, скоріше, має три фази реакції. Однак фаза незворотного ушкодження уже виходить за рамки пристосовності, тобто починається вже летальна дія несприятливих факторів. Перехід від гомеостазу до гетеростазу, тобто пристосування до нового рівня внутрішнього середовища, цілком притаманний представникам рослинного світу. Синтоскопічні і катоскопічні реакції розігруються у випадках симбіозу в різних його напрямках,

Загальна характеристика стійкості рослин

починаючи від збалансованого симбіозу до симбіоморфозу, наприклад, у лишайників.

Такі загальні закономірності застосування вчення Сельє про роль стресу в пристосуванні рослин, тобто дії фітостресу. Сельє висловлюється про адаптаційні пристосування організму як про найбільш відмітну рису життя. Лабільність і здатність адаптуватися до змін навколишнього середовища він і називає життям. Втрата їх означає смерть. Адаптаційні пристосування під впливом навколишніх умов викликають у рослинному організмі досить істотні зміни. На будь-який вплив рослинний організм відповідає цілою низкою захисно-пристосувальних реакцій, що складаються як із загальних (неспецифічних), так і специфічних процесів (рис. 2). Знаючи механізми адаптаційних реакцій, можна адаптувати рослини, наприклад, до посухи, засолення ґрунту, забруднення середовища та ін.

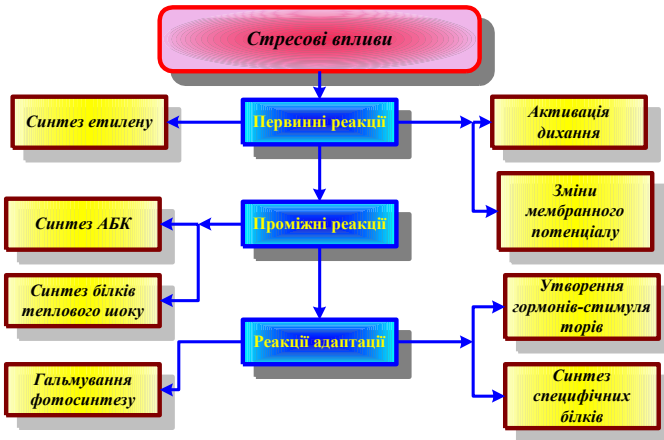


Рис. 2 – Специфічні та неспецифічні пристосувальні реакції рослин на стресові впливи

Виходячи зі сказаного, поширене наступне визначення стійкості рослин до несприятливих умов довкілля, яке зараз є загальноприйнятим: **стійкість** – це реакція організму на дію несприятливих факторів, здатність його витримувати стресові навантаження, ймовірність ефективного функціонування біологічного об'єкта і форма або фактор надійності організму як живої системи.

Селекціонери визначають стійкість рослин як здатність зберегти високу продуктивність за несприятливих умов; екологи – здатність живої системи,

завдяки внутрішнім механізмам захисту протистояти зовнішнім стресовим впливам, захищатися від цих впливів, адаптуватися до них без істотних змін структурно-функціональних параметрів або швидко повертатися до стійкого, парастабільного стану, якщо цей вплив зумовив лише тимчасове відхилення системи від заданої програми. Так чи інакше стійкість поєднують з ідеєю самозбереження, і кожен дослідник вміщує в це поняття елемент індивідуального підходу. В усіх цих визначеннях є доля істини і суб'єктивізму, якщо визнати, що стійкість – важлива властивість рослинного організму, яка передає сам феномен життя, і що різні форми стійкості слід розглядати в зростаючій складності еволюційного розвитку. Здатність рослинного організму протистояти несприятливим впливам відображає міру його надійності.

В організмі рослини його стійкість забезпечується, з одного боку, завдяки *метаболізму* як сукупності обміну речовин, функція якого полягає в забезпеченні біосистеми енергією та пластичними речовинами. З іншого – *сприйняттям, збереженням, переробкою та використанням інформації*, тобто генетичними та фізіологічними механізмами регуляції життєдіяльності. Регуляторні системи організму, перш за все, забезпечують збереження стаціонарного стану нерівноваги, тобто адекватного забезпечення організму енергією. Порушення енергетичного постачання є межею життя, адже біологічна система, з одного боку, має відкритий характер, а з іншого – знаходиться далеко від стану рівноваги з навколишнім середовищем.

Підтримка стаціонарного стану нерівноваги – потрібна умова життя. Високоякісне функціонування організму можливе у відносно вузькому діапазоні коливань зовнішніх факторів, в, так званих, адекватних умовах. Життєздатність за цих умов потребує включення додаткових механізмів регуляторних систем з метою забезпечення стаціонарного стану внутрішнього середовища, а потім і стаціонарного стану нерівноваги. Якщо ж це неможливо, організм гине.

Під поняттям *стабільність* екологи розуміють суму різноманітних стійкостей у часі. Стабільні системи не можуть бути нестійкими, але стійкі до того або іншого фактора системи необов'язково є стабільними. *Стабільність – це узагальнена властивість живої системи, яка характеризує її нормальний, за генетичною програмою, розвиток за конкретних екологічних умов, а стійкість – це окрема властивість живої системи, яка характеризує здатність її протистояти несприятливим впливам певного екологічного фактора* (Голубець, 1992). Вони розрізняються і за часо-просторовими показниками. Так, стабільність зумовлюється загальною структурно-функціональною організацією системи протягом усього часу її

існування, а стійкість пов'язана з окремими структурно-функціональними показниками її і переважно з невеликим відрізком часу.

Поняття *стійкість* слід вживати тоді, коли слід встановити, як діє на організм, живу систему в певний час той чи інший фактор або яким чином вони зберігають свої властивості чи відновлюють їх після негативного впливу несприятливого фактора.

1.2. ТИПИ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ТА ЇХНЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

На основі аналізу результатів багаторічних досліджень проблем стійкості до промислових забруднювачів та посухостійкості деревних рослин Ю. З. Кулагін у 1974 р. сформулював уявлення про рівні і форми стійкості, згідно з якими стійкість поділяється на три рівні: *клітинний, організаційний та популяційно-ценотичний* (рис. 3).

На клітинному рівні виділяють наступні форми:

1) *анатомічна* форма стійкості пов'язана з особливостями будови покривних і внутрішніх тканин, що забезпечують захист рослини від проникнення і поширення по організму токсичних сполук. Ксероморфізм, зокрема стовщення епідермісу, розвиток кутикули, опушення листків, збільшення числа продихів на одиницю площі листка в сукупності з щільним розташуванням внутрішніх тканин листків знижує імовірність проникнення забруднювачів у лист і обмежує їхнє переміщення в мезофілі листка. Про винятково важливе значення покривних тканин говорить той факт, що багаторічні стовбури і гілки дерев і чагарників, захищені корою і корковим шаром, не ушкоджуються забруднювачами;

2) *фізіологічна* форма стійкості пов'язана з особливостями життєдіяльності рослин (фотосинтезом, диханням, газообміном, транспірацією). Яскравою ілюстрацією цієї форми стійкості виступає активна робота продихів, спрямована на зниження газообміну і транспірації у випадку дії атмосферних забруднювачів або посухи;

3) *біохімічна* форма стійкості визначається особливостями метаболізму рослин, що знижують чи виключають імовірність ушкодження ферментних систем, білкового, вуглеводного, азотного, фосфорного та інших обмінів. Характеристика буферності цитоплазми, катіонно-аніонного балансу у зв'язку з подкислюючою дією більшості промислових забруднювачів лягла в основу розробок, спрямованих на підвищення газостійкості рослин за допомогою впливу мінеральних добрив на окислювально-відновний режим.

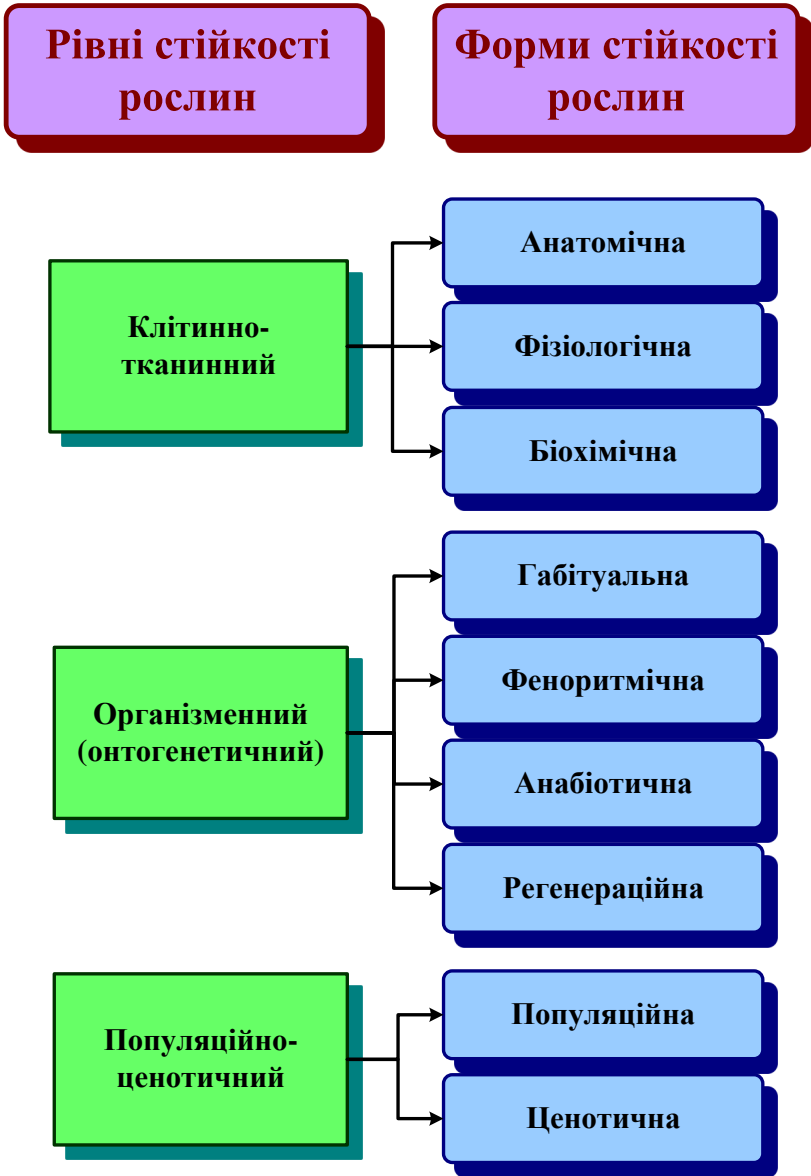


Рис. 3 – Класифікація типів стійкості рослин (за Ю. З. Кулагіним)

Організмений рівень включас:

1) *габітуальну* форму стійкості до несприятливих факторів зовнішнього середовища, яка пов'язана з морфологічними особливостями рослин. Наприклад, ажурні крони, які продуваються, піддаються усебічному впливу атмосферних забруднювачів, у той час як сланикові або щільні форми рослин – більш життєстійкі;

2) *феноритмічну* форму стійкості, що виявляється у розбіжності критичного періоду вегетації рослини з дією екстремального фактора. У процесі вегетації і сезонного розвитку рослин спостерігається слабка морфологічна захищеність і фізіологічна активність зростаючих пагонів і квіток у ранній літній період і висока, аж до летальної, пошкоджуваність рослин токсикантами. А ушкодження рослин промисловими викидами в пізній літній період приведе до передчасного, але не небезпечного для життя рослини листопаду;

3) *анабіотичну* форму стійкості, яка близька до фізіологічної і феноритмічної форми стійкості. Підготовка рослин до стану спокою пов'язана з біохімічними змінами, зі зниженням фізіологічної активності, із припиненням ростових процесів, анатомічними змінами, спрямованими на підготовку до несприятливого періоду (зимовий період для багаторічних рослин у лісостеповій, тайговій і тундровій зонах, літній посушливий період для рослин ефемерів і ефемероїдів у степовій і напівпустельній зонах). Практично не ставиться питання про ушкодження рослин промисловими забруднювачами в осінньо-зимовий період, коли рослини знаходяться в стані глибокого і вимушеного спокою;

4) *регенераційну* форму стійкості, що базується на здатності рослин до відновлення втрачених органів. Це один з розповсюджених способів збереження життєздатності рослин. Можливе відновлення структур, а отже, і функцій практично на всіх рівнях організації рослинного організму: від субклітинного до цілої рослини. Експериментальним шляхом встановлено, що можливо дво-, три- і чотириразове відновлення асиміляційного апарата деревних рослин після повної дефоліації.

На популяційно-ценотичному рівні розрізняють:

1) *популяційну* форму стійкості пов'язану з неоднорідністю біотипічного та вікового складу популяції і модифікаційних розходжень між рослинами одного виду. Стійкість до несприятливих факторів популяції окремого виду тим вище, ніж вище ступінь поліморфізму рослин;

2) *ценотичну* форму стійкості, що обумовлюється особливостями будови рослинного співтовариства і визначається вертикальною розчленованістю і горизонтальною неоднорідністю фітоценозу, густотою і зімкненістю ярусів. Ефективність функціонування окремих компонентів фітоценозу нерозривно пов'язана зі структурною організацією рослинного угруповання, і складні багатовидові угруповання в цілому характеризуються підвищеною стійкістю до екстремальних техногенних факторів зовнішнього середовища.

Говорячи про взаємозв'язки форм стійкості, слід зазначити їхню співвідпорядкованість, нерозривний зв'язок однієї форми з іншою. Так, габітуальна, феноритмічна, анабіотична і регенераційна форми стійкості включають в себе перші три форми (анатомічну, фізіологічну і біохімічну). Популяційна форма стійкості передбачає наявність розходжень між окремими рослинами за віком, габітусом, сезонною ритмікою розвитку та інших характеристик і включає попередні сім форм стійкості. Ця обставина важлива для розуміння значення поліморфізму ценопопуляцій, що по суті є основою виживання виду в екстремальних умовах довкілля.

Екстремальні умови чи екстремальні фактори це гіпо- і гіпероптимальні значення факторів середовища, за дії яких відбувається порушення метаболізму, органогенезу, спостерігаються ушкодження тканин і органів рослин, що негативно впливають на розвиток, ріст, розмноження і розселення рослин. Прийнято вважати, що деревні рослини, порівняно з трав'янистими, менш досконалі в еколого-еволюційному плані. І це підтверджується під час аналізу видового складу рослинних угруповань, які формуються в ландшафтах з несприятливими умовами росту. Однак террофітність не стала вищою точкою пристосувальної еволюції. Характерно, що саме за несприятливих умов середовища (наприклад, у аридній зоні) серед трав домінують багаторічні форми. Такі види, як деревні рослини, уникають щорічного проходження найбільш уразливих фаз проростання насіння і формування проростків і сянців. У цьому полягає значне збільшення імовірності успішного проходження онтогенезу в цілому, оскільки однократне проходження гермінального і ювенільного періодів сполучається з багаторічним функціонуванням надійно захищеної дорослої рослини.

В онтогенезі деревних рослин розрізняють шість якісно різних періодів.

Ембріональний, гермінальний і ювенільний періоди характеризуються процесами народження і поступового формування рослини. Рослини в цілому мають знижену резистентність тканин і відрізняються інтенсивним органогенезом, у процесі якого зародкові органи швидко змінюються ювенільними первинними структурами.

У *віргінільному* періоді розвитку рослина цілком звільняється від палеоморфних структур, формуються справжнє листя, стовбурна деревина, перидерма, крона, розгалужена коренева система. У той же час рослина ще не готова до цвітіння і плодоношення. У цілому резистентність тканин і стабільність протікання фізіолого-біохімічних процесів віргінільної рослини, порівняно з ювенільним і гермінальним, значно зростає.

За умов переходу до *репродуктивного* періоду в процесі насінневого розмноження у рослини щорічно виникають уразливі фази, пов'язані з утворенням насінневих зачатків, пильовиків, оцвітини і зародка в насінні. Слід зазначити, що останнє відноситься до ембріонального періоду рослини наступного покоління. Структуротворчі процеси в генеративній сфері можуть трохи знижувати резистентність тканин рослин після рясного плодоношення, що обумовлено перерозподілом поживних речовин у рослині між вегетативними органами, плодами і насінням.

Сенільний період у деревних рослин, як правило, розтягнутий на десятки років. У цьому періоді спостерігається формування структурних новоутворень у вигляді річного приросту пагонів, коренів, стовбурної деревини, квіток і насіння, однак їхня кількість згодом зменшується, скорочується регенераційна здатність, і відзначається значне зниження стійкості рослини до зовнішніх впливів. На рівні організму спостерігаються структурні і фізіологічні диспропорції у кроні, кореневій системі, транспорті води, солей, асимілятів.

1.3. АДАПТАЦІЯ. ХАРАКТЕРИСТИКА АДАПТАЦІЙ. ОСНОВНІ КОНЦЕПЦІЇ АДАПТАЦІЙНИХ ПРИСТОСУВАНЬ

Стійкість проявляється лише тоді, коли організм характеризується потрібним для певної ситуації резервом адаптаційної пам'яті, яка дає йому змогу реалізувати свої можливості для виживання. Тому для аналізу можливих механізмів стійкості слід розрізняти рівні адаптаційних можливостей.

Адаптація – сукупність морфологічних, фізіологічних і біохімічних первинних пристосувальних реакцій, які забезпечують можливість видоспецифічного виживання рослин за дії вертикальних і горизонтальних біотичних зв'язків, а також за несприятливих для цього виду умов середовища. Адаптація можлива лише тоді, коли організм здатний проявити стійкість на будь-якому рівні (від клітинного до популяційного) та пристосувати свою життєдіяльність до нових умов.

Усі процеси адаптації спрямовані на підтримку потрібного для життєдіяльності гомеостазу. Жива природа адаптивна. Ламарк розумів еволюцію як пряме успадкування набутих адаптивних ознак. Дарвін рушійною силою еволюції вважав природний добір форм живих істот, найбільш адаптованих до умов середовища різних угруповань і екосистем. Адаптивність, доцільність як споконвічна рушійна сила лежить в основі неदारвінівських теорій еволюції – ортогенезу і номогенезу (Еймер, Берг).

Розрізняють *генетичну адаптацію, аклімацію, акліматизацію* та *швидку адаптацію*.

Генетична адаптація відбувається протягом багатьох поколінь. У цьому процесі використовуються всі можливі стратегії пристосування, в тому числі і мутації. Тобто пристосувальні реакції відбуваються не тільки на фенотипічному, але і на рівні геному.

Інші типи адаптації проявляються лише на рівні фенотипу, тобто пристосування організму відбувається в межах інформації, яка зберігається та реалізується генотипом.

Акліматизація – процес пристосування до зміни комплексу параметрів навколишнього середовища в природних умовах. Саме акліматизація використовується в інтродукції рослин.

Якщо пристосування відбувається лише до одного з факторів, наприклад, в умовах фітотрону, коли всі інші контролюються, то такий процес називають *аклімацією*.

Як правило, акліматизація та аклімація відбувається завдяки змінам експресії генів, що веде до появи в організмі специфічних білків, які і викликають певні пристосувальні зміни життєдіяльності організму.

Нарешті, *швидка адаптація* – пристосування, не пов'язане зі змінами в експресії генів або значною перебудовою клітинних структур. Змінюється лише конформація деяких макромолекул, рівень активності ферментів, характер їхньої дії, спостерігаються зміни біоенергетики, рН, концентрації іонів в клітинних компартментах тощо.

Рівень адаптаційних пристосувань, а отже і механізм адаптації, визначається як інтенсивністю дії стресового фактора, швидкістю його відхилення від норми, так і ступенем *біохімічної (молекулярної), фізіологічної та анатомо-морфологічної адаптації*.

Біохімічна або молекулярна адаптація проявляється в зміні іонного і молекулярного складу клітинного розчину та мембранних структур, в зміцненні зв'язку між хімічними компонентами, які визначають структуру мембран клітини. Змінюється і структура нуклеїнових кислот, викликаючи

зміну їхньої функціональної активності. Цей вид пристосувань викликає зміну спрямованості та інтенсивності дії багатьох функціональних систем клітини. Така первинна реакція рослин на стрес. Стійкість, яка формується завдяки такій перебудові, в цілому обумовлює фізіологічну відповідь на рівні цілісного організму.

Фізіологічна адаптація є наслідком біохімічної і проявляється, наприклад, в зміні інтенсивності фотосинтезу, дихання, росту і розвитку та, зрештою, продуктивності, яка за дії стресових факторів знижується. До появи фізіологічної відповіді виникають зміни на молекулярному рівні; змінюється співвідношення катаболізму та анаболізму, спряження функціональних систем клітини, зокрема таких органел, як хлоропласти та мітохондрії.

Анатомо-морфологічна адаптація проявляється в специфічних особливостях анатомічної і морфологічної будови клітин, тканин, окремих органів і організму в цілому, що виникли в процесі еволюції в різних екологічних умовах.

За всієї різноманітності умов середовища і величезної кількості варіантів індивідуальних реакцій рослин будь-яка адаптація може бути описана, виходячи з трьох фундаментальних концепцій.

Перша з них – **теорія рефлексу** – створена у позаминулому столітті російськими вченими. Основні її елементи: *сприйняття зовнішнього сигналу, переробка отриманої інформації*, тобто переклад на «внутрішню» мову біохімії клітини (органу), і *формування адекватної відповіді*, яка підвищує ймовірність виживання за змінених умов існування. Ланцюг подій від сприйняття зовнішнього сигналу, через його переробку до передачі на робочі органи – ефектори, які і завершують відповідну реакцію на зміни умов середовища, можна розглядати як сукупність, систему з елементарних, первинних пристосувальних реакцій.

Друга – **концепція донорно-акцепторних відносин**. За відсутності центральної нервової системи у рослин донорно-акцепторні відносини – основний механізм оперативної інтеграції виробляючих і споживаючих структур за постійно змінюваних умов середовища. Первинні адаптивні реакції рослин інтегруються в донорно-акцепторні системи, які являють собою цілком самодостатню систему взаємодії просторово і функціонально розділених структур рослини. Саме в рамках донорно-акцепторної системи відбувається збалансований обмін ресурсами між виробляючими і споживаючими частинами рослин. Донорно-акцепторні системи дуже пластичні і реагують як на зовнішні фактори, так і на зміну функціональної активності внутрішнього

сеоедовища рослин. Наприклад, листок, який росте, споживає фотоасиміляти ззовні (є акцептором), а цілком розвинутий листок експортує продукти фотосинтезу і виступає вже як донор. Одна з найбільш простих донорно-акцепторних систем – проросток, де надземна частина передає в корінь фотоасиміляти, а корінь постачає надземну частину елементами мінерального живлення і водою. Такі самодостатні донорно-акцепторні системи А. Т. Мокроносов запропонував називати донорно-акцепторними одиницями. У розвинених, диференційованих рослинах, де є вегетативні і генеративні пагони, кореневі паростки та інші функціонально різні структури, донорно-акцепторних одиниць може одночасно співіснувати досить багато.

Третя – **концепція типів адаптивних стратегій**. У рамках цієї теоретичної конструкції аналізуються основні напрямки розподілу ресурсів у рослині. За тим, на які процеси чи структури, або яким донорно-акцепторним одиницям «виділяються» ресурси в першу чергу Раменський, 1938 та Грайм, 1978 виділили три основних типи системи «стратегічної поведінки» рослин: *віоленти – competitors* («леви»), *патієнти – stress-tolerators* («верблюди») і *експлеренти – ruderales* («шакали»). Ці групи чітко розрізняються за основними потоками матеріально-енергетичних ресурсів і відповідно зовнішнім проявам адаптації. Англійський дослідник Е. Піанка розробив концепцію двох полярних типів **K** і **r**, які виділяються відносно частки життєвої енергії, що використовується на розмноження. У першому випадку (**K**), основна життєва енергія рослини, йде на підтримку вегетативної активності (на ріст і підтримання організму в дорослому стані), а в другому (**r**) – велика кількість енергії використовується на розмноження, на «виробництво» великої кількості потомства і виживання виду завдяки потужному «банку насіння».

Об'єднавши обидві концепції, рослини можна поділити на такі типи:

- **K-стратегі (віоленти)** – потужні рослини, сильні конкуренти, які за несприятливих умов виживають завдяки дорослим організмам, інколи навІть за рахунок розмноження;
- **S-стратегі (патієнти)** – рослини, пристосовані до несприятливих умов існування;
- **R-стратегі (експлеренти)** – рослини, які захоплюють територію, звільнену віолентами, інтенсивно розмножуються, формують «банки насіння», зростають на порушених територіях (бур'яни, рудерали).

1.4. УЗАГАЛЬНЕНА СХЕМА РЕАГУВАННЯ НА ЗОВНІШНІ ВПЛИВИ

Відмінною рисою взаємодії різних структурних і функціональних елементів у рослинах є їхня пластичність. Відсутність такого інтегруючого органа, як центральна нервова система, дозволяє розглядати рослини як організми зі специфічною децентралізованою системою керування. За такої системи керування координація функцій здійснюється не через «центральну диспетчерську» мозку, а за прямої взаємодії виробляючих і споживаючих ресурси структур. Ці взаємодії постійно переналаштовуються: формуються нові донорно-акцепторні одиниці, у ході онтогенезу змінюється тип адаптивної стратегії. Елементи децентралізованого керування чітко виявляються у формуванні гормональних, енергетичних (фотосинтез, дихання) та інших відповідних фізіологічних реакцій рослин на мінливі умови середовища.

У ході адаптації рослини, пристосовуючись до змінюваних умов середовища, змінюються разом з ними. У зв'язку з цим адаптацію можна розглядати як пристосування всієї рослини як системи.

Система – сукупність взаємозалежних і розташованих у визначеному порядку елементів (частин) якогось цілого утворення. Елементи, з яких складається система, можуть бути як однаковими, так і різними; їхнє число може бути будь-яким – від двох до нескінченності, і з'єднуватися вони можуть довільним чином. Таке універсальне визначення підходить практично до будь-якого об'єкта, від атома до екосистеми чи будь-якої біологічної структури.

Зміна будь-якої системи, як показав Ю. А. Урманцев, може відбуватися в один із семи способів, а саме шляхом зміни:

- 1) числа елементів, які утворюють систему;
- 2) якості елементів, які утворюють систему, наприклад заміна мени продуктивного елемента більш продуктивним за того ж числа елементів;
- 3) відносин між елементами («закони композиції»);
- 4) числа і якості елементів;
- 5) числа елементів та їхніх відносин;
- 6) якості елементів та їхніх відносин;
- 7) числа, якості і відносин елементів.

Легко уявити, що будь-які зміни в рості і розвитку рослин можуть бути визначені в ролі одного з таких перетворень: вегетативний ріст пагону на якомусь відрізу часу можна розглядати як збільшення кількості листків –

елементів пагону; перехід до цвітіння – як появу якісно нового елемента тощо. Розглянемо основні елементи ланцюжка «сприйняття → обробка інформації → адекватна відповідь» і їхнього зв'язку між собою, іншими елементами та фізіологічними системами рослин під час формування відповідної реакції на зміни умов середовища.

Молекулярно-біохімічний рівень. У найбільш простих системах сприйняття зовнішнього сигналу часто сполучене із системою реагування. Це стосується молекулярних комплексів ферментів, комплексів фотосинтетичних пігментів або систем мембранного переносу речовин. Дійсно, фермент у силу спеціалізації сприймає появу тільки власного субстрату і не реагує на сполуки, часто дуже близькі до нього за хімічними властивостями. Приєднання субстрату (субстратів) веде до змін структури ферменту, у результаті чого фермент здійснює реакцію, яку каталізує, і повертається у вихідний стан. Пігмент фотосинтезу сприймає квант світла, збуджується і передає його

енергію на фотохімічні реакції. H^+ -АТФаза плазмалеми «пізнає» протон, захоплює його і переносить через мембрану. Для інших речовин є свої транспортні канали, які, у свою чергу, не реагують або реагують слабо на чужі речовини. За механічного і хімічного контактів сприймаючої і робочої частин реагуючих систем додаткові, проміжні структури тільки ускладнюють усю систему, і тому просто не потрібні (рис. 4).



Рис. 4 – Узагальнена схема формування відповіді організму

Клітинний рівень. У клітині, де існує просторовий і функціональний поділ сприймаючих і реагуючих систем, стає необхідною додаткова підсистема (нові елементи і зв'язки між ними) для передачі інформації від

Загальна характеристика стійкості рослин

сприймаючих до робочих елементів. Наприклад сигнал сприймається рецептором на зовнішній мембрані, а реагуюча система розташована в ендоплазматичному ретикулі чи ядрі. Останніми роками ведуться інтенсивні роботи з розшифровки механізмів передачі інформації з поверхні клітини на внутрішньоклітинні структури. Схеми сприйняття і переробки інформації в рослинних клітинах складаються з поверхневих рецепторів, які сприймають сигнал, а також кількох незалежних систем трансформації зовнішнього сигналу (Ca^{2+} і кальмодулін, система цАМФ, лектини та ін. (рис. 4, 5).

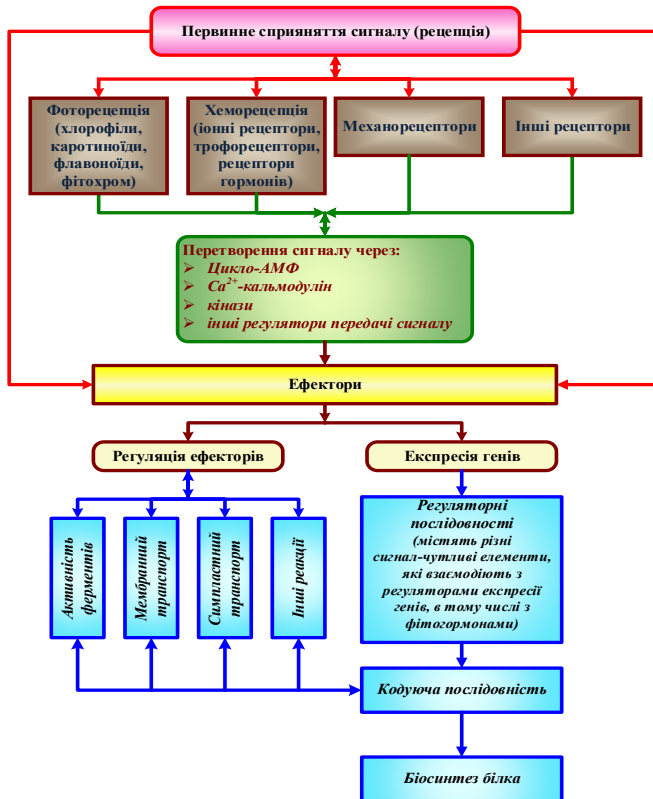


Рис. 5 – Формування сигналу на клітинному рівні

Ціла рослина. Послідовність процесів сприйняття сигналу та відповіді у рослинах у цілому відповідає уявленням про «узгодження руху з відчуттям»: рослини мають систему «відчуття» і реагують на сигнали

зовнішнього середовища. Однак перераховані вище особливості організації рослин неминуче обумовлюють специфіку реагування рослин на зовнішній сигнал, яка проявляється, перш за все, у зміні фізіолого-біохімічних процесів.

**ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ
ТА САМОКОНТРОЛЮ**

1. Охарактеризуйте поняття фітостресу.
2. Дайте визначення поняттю «стійкість рослин».
3. Дайте характеристику формам стійкості рослин.
4. Охарактеризуйте зміни чутливості рослин до несприятливих факторів протягом онтогенезу.
5. Охарактеризуйте стан гомеостазу та гетеростазу. Коли виявляється гетеростаз?
6. Як підтримується гомеостаз у рослинному організмі?
7. Адаптація. Характеристика адаптацій. Типи адаптацій.
8. Основні концепції адаптаційних пристосувань.
9. Охарактеризуйте узагальнену схему реагування на зовнішні впливи.
10. Як відбувається реагування рослин на подразники на молекулярно-біохімічному рівні?
11. Як відбувається реагування рослин на подразники на клітинному та організменному рівнях?

СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ ДОВКІЛЛЯ

ТЕМПЕРАТУРНИЙ ФАКТОР ТА ВОЛОГА

Географічне розповсюдження різних видів рослин тісно пов'язане з температурним фактором. Серед багатьох екзогенних факторів, до яких рослини здатні формувати стійкість, особливе місце належить процесам, які дозволяють зберегти життєздатність їх за умов знижених або підвищених температур. Адаптація організмів до температурного фактора є одним з найважливіших механізмів виживання рослин у різних природно-кліматичних зонах.

У вивченні механізмів температурної адаптації рослинних організмів основне місце належить дослідженням залежності швидкості різних фізіолого-біохімічних процесів від температури. Цю залежність виражають кривими з трьома кардинальними точками: *мінімумом*, *оптимумом* та *максимумом*. За положенням температурних кардинальних точок рослини поділяють на *термофільні* та *фригофільні*. Перші – *теплолюбиві*, з високими кардинальними точками. Температурний оптимум більшості фізіолого-біохімічних процесів цих рослин (дихання, фотосинтез та ін.) знаходиться у межах 25–35 °С, а мінімум – у межах температур вище 10 °С. За більш низьких температур у них відбувається затримка ростових процесів, а часто спостерігається пошкодження та загибель. Це рослини тропічного та субтропічного поясів. До цієї групи рослин належать також мешканці термальних джерел. Інші – *холодовитривалі*, які ростуть за більш низьких температур. Оптимум фотосинтезу, дихання та інших реакцій у цих рослин знаходиться у межах 20–25 °С. Деякі з них здатні переносити значне зниження температур. Так, у Якутії, де температура знижується до –68 °С, флора нараховує близько 200 видів.

2 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НИЗЬКИХ ТЕМПЕРАТУР

Здатність термофільних рослин витримувати температури дещо вище 0 °С називають *холодостійкістю*, тоді як здатність фригофільних рослинних організмів витримувати температури нижче 0 °С – *морозовитривалістю*.

2.1 ХОЛОДОСТІЙКІСТЬ ТЕРМОФІЛЬНИХ РОСЛИН. АДАПТАЦІЯ ДО НИЗЬКИХ ПОЗИТИВНИХ ТЕМПЕРАТУР

Звичайно навесні, у період активного вегетативного росту, рослини піддаються дії низьких позитивних температур, які викликають серйозні ушкодження, а в окремих випадках – їхню загибель. З цим явищем рослинники зіштовхуються з незапам'ятних часів, але зрозуміти його фізіологічну сутність і розкрити механізм адаптації до нього рослин вдалося лише порівняно недавно.

Холодостійкі види легко адаптуються до низьких позитивних температур. У теплолюбних же рослин (огірки, томати, кукурудза, гречка та ін.) пристосувальні можливості до цього фактора обмежені. Вони ушкоджуються і гинуть навіть за одноразового похолодання, якщо термін його дії перевищує певні межі. Температури, за яких відбуваються глибокі фізіологічні розлади і загибель рослин, називаються *ушкоджуючими*. Разом з тим за короткочасного повторюваного впливу температур, які трохи вище ушкоджуючих, у рослин відбуваються пристосувальні зміни. Такі температури називаються *гартуючими*. Для різних видів рослин гартуючі і ушкоджуючі температури лежать у різних межах. Наприклад, для огірків гартуючими є температури 8–12 °С, а ушкоджуючими – 0–5 °С.

Листя теплолюбних рослин навіть за короткотермівової дії ушкоджуючих температур втрачають тургор, а за більш тривалої – стають хлоротичними і засихають. За цими зовнішніми ушкодженнями стоїть глибока дезорганізація всіх життєво важливих процесів. Починається вона з порушення структури мембран. Ліпіди мембран переходять із рідинно-кристалічного стану в стан гелю. Унаслідок цього мембрани стискаються, викликаючи тим самим збільшення їхньої проникності для води та інших речовин. Крім того, мембрани втрачають еластичність та рухливість. Через порушення структури і властивостей мембран (особливо мітохондріальних і фотосинтетичних) пригнічується процес дихання (роз'єднується окислення і синтез АТФ), фотосинтезу і біосинтезу хлорофілу, зсувається баланс між реакціями, контрольованими мембранними і водорозчинними ферментами на користь останніх, що призводить до накопичення в клітинах токсичних продуктів – ацетальдегіду, етанолу та ін. Внаслідок дезорганізації метаболізму підкислюється внутрішньоклітинне середовище, що викликає порушення просторової структури ДНК і ферментів та негативно позначається на активності останніх, а також гальмує рух цитоплазми і викликає

деградацію хлорофілу (у результаті феофітинізації). Зі збільшенням проникності мембран вода більш інтенсивно залишає клітини і рослина зневоднюється, що і викликає падіння тургору клітин. Таким чином, навіть за нетривалої дії (1–2 доби) ушкоджуючих температур у рослині відбуваються необоротні фізіолого-біохімічні розлади.

Аналогічні ушкодження, але не настільки глибокі, викликають і гартуючі температури. Однак якщо вони діють більш-менш тривало, у теплолюбних рослин відбувається фізіологічна перебудова всіх систем, спрямована на усунення ушкоджень (катоскопічна реакція). У мембранах насичені жирні кислоти ліпідів заміщуються ненасиченими (для них характерна більш низька температура застигання), унаслідок чого відновлюється їхня еластичність і розміри пір (це стосується і мітохондріальних та фотосинтетичних мембран). Завдяки репарації структури мітохондрій і синтезові нових ізоферментів, які окислюють субстрат за порівняно більш низьких температур, відновлюється дихання, реакції окислення та фосфорилювання залишаються супряженими. За таких умов клітина одержує цілком достатню кількість АТФ. Крім того, нормалізуються значення внутрішньоклітинного рН, що створює сприятливі умови для діяльності ферментів і синтезу білків, зокрема водорозчинних. Унаслідок цього частка міцнозв'язаної води, а разом з тим і водоутримуюча здатність колоїдів цитоплазми збільшуються, у результаті чого підвищується стійкість рослини до низьких температур.

Використовуючи здатність рослин до загартування гартуючими температурами, їхню холодостійкість можна підвищити і штучним шляхом – за допомогою передпосівного загартування насіння зниженими перемінними температурами (у клітинах зародка за цих умов відбуваються фізіолого-біохімічні зміни, аналогічні тим, які спостерігаються під час загартування дорослих рослин у природних умовах). Ефективним заходом є також систематичний добір форм рослин, здатних переносити низькі гартуючі температури, не зменшуючи своєї продуктивності.

2.2. МОРОЗОВИТРИВАЛІСТЬ РОСЛИН

Значною перешкодою для підвищення врожайності сільськогосподарських рослин, а також просування їх у нові райони, виявляються осінньозимово-весняні умови, що викликають загибель або ушкодження посівів і насаджень. Умови зимівлі визначають районування багатьох сільськогосподарських культур і сортів. Навіть стійкі до холоду форми за несприятливих

умов зимівлі можуть гинути у великій кількості, від чого посіви зріджуються, а постраждалі рослини виявляються малорослими, запізнюються з дозріванням і дають низькі врожаї поганої якості. В окремі роки посіви і насадження гинуть повністю на великих площах.

Важливими чинниками пошкоджень озимих культур, крім нормальної підготовки рослин до зим, є погодні умови. Так, за безсніжної зими та низьких температур озимі культури можуть вимерзати (таке пошкодження називається *вимерзанням*), оскільки мінімальні температури, які здатні витримувати трав'янисті рослини, визначаються тільки накопиченням кріопротекторів і не перевищують $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$. Крім того, можливе так зване *витискання* рослин, яке відбувається у тому випадку, коли перед настанням морозів ідуть ясні опади, що насичують ґрунт водою. В результаті замерзання вологи у ґрунті її об'єм збільшується і витискає з ґрунту рослини, розриваючи їхні кореневі системи. Ще одне пошкодження – *випрівання* – спостерігається під



Рис. 6 – Морозобойна на стовбурі
дерев

сніговим покривом за відносно високих температур. Оскільки під снігом температура залежно від товщини шару снігу на декілька градусів вище, ніж у повітрі, за температур, близьких до $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (до $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$) під сніговим покривом температура може бути позитивною. За цих умов рослини починають активно дихати. Разом з тим під снігом рослинам бракує кисню, що викликає анаеробне дихання. Через порушення внутрішньоклітинних фізіолого-біохімічних реакцій (накопичення молочної кислоти, гідроліз білків та накопичення аміаку) рослини гинуть.

У деревних рослин у зимовий період спостерігаються такі пошкодження, як *морозобойни*. Вони з'являються найчастіше на сонячному боці дерев (рис. 6). Через поглинання сонячних променів, відбувається нерівномірний нагрів кори. Вночі, за відсутності теплового випромінювання, нагріта вдень кора швидко охолоджується. Нагрів та охолодження кори веде до швидких змін її об'єму, що і є причиною появи тріщин.

2.2.1. Механізми набуття морозовитривалості трав'янистими рослинами

Зимуючі трав'янисті рослини не мають періоду глибокого спокою. Стійкість до перенесення низьких температур у них досягається в інший спосіб. Рослинники давно помітили, що у рослин озимої пшениці, які вимерзають, як правило, більш велике листя, ніж у витривалих сортів. Менші розміри органів у добре зимуючих форм озимої пшениці утворюються в результаті уповільнення поділу клітин і зменшення їхнього розтягнення. Так, І. М. Васильєв, вивчаючи величину листя у озимих та ярових сортів пшениці та жита з різною зимостійкістю, виявив, що за сприятливої температури рослини не відрізнялися за розмірами надземних частин, але за умов низьких позитивних температур у чутливих сортів цих культур листя було більшим. Озимі пшениці, порівняно з яровими, за зниженої температури мали менше листя та менш розвинуті кореневі системи (І. І. Туманов і Р. Л. Винокур) (рис. 7). Протиріччя між ростом і зимостійкістю виявляється і у інших трав'янистих рослин. Так, менш стійкі сорти зимуючих ячменів більш потужно розвиваються з осені. Така ж закономірність спостерігається і у морозостійких форм багаторічних трав. Наприклад, синя люцерна восени росте інтенсивніше, ніж витривала жовта люцерна. У конюшини витривалі форми закінчують свій осінній ріст до настання холодів, а чутливі вегетують до морозів. Добре зимують конюшини, у яких восени рано закінчуються ростові процеси. У північних форм ріст припиняється на 1,5 тижня раніше, ніж у південних. У зимостійких сортів також не спостерігається вегетації наприкінці зими під снігом. Таким чином, огляд наявних даних показує, що трав'янисті рослини, які не мають глибокого періоду спокою, знижують восени інтенсивність свого росту, але не в однаковому ступені: добре зимуючі форми сповільнюють ростові процеси сильніше, ніж менш витривалі.

Одним з механізмів гальмування росту є перерозподіл фітогормонів – регуляторів росту. За наявності значного вмісту ауксинів у клітинах протоплазма не здатна успішно проходити загартовування. Наприклад, було виявлене зниження



Рис. 7 – Озиме жито перед зимівлею (за І. І. Тумановим)
(а – малостійке; б – стійке)

морозостійкості зі зростанням концентрації ІОК. За цих умов інтенсивність ростових процесів майже не змінювалася. Також встановлено, що збільшення кількості ауксинів у ендокарпії бобів квасолі різко збільшує проникність для води плазмалеми та тонопласту. Тому ІОК (100 мг/л) різко погіршила морозостійкість колеоптилів: у контролі вижило 84 %, у дослідному зберіглося тільки 9 %. Можна припустити, що значна концентрація ІОК зменшує проникність мембран та сприяє утворенню льоду усередині клітин.

Ослаблення ростових процесів у озимих під час загартовування також досягається впливом низької позитивної температури та шляхом нагромадження в тканинах цукрів. Було встановлено, що загартовування у зелених озимих рослин може протікати тільки на світлі з запасанням цукрів. За природних умов світло може відігравати помітну роль лише за позитивних температур, близьких до 0°. Ця залежність обумовлюється необхідністю для тканин накопичити в процесі фотосинтезу достатню кількість цукрів. Так, вивчення у чутливих і стійких сортів пшениці інтенсивності фотосинтезу і дихання у період загартовування і зіставлення цих величини зі збільшенням змісту цукрів показало значне збільшення останніх у стійких рослин. Збільшення змісту цукрів у озимих злаків є результатом нового утворення їх шляхом фотосинтезу, а не гідролізу високомолекулярних вуглеводів. Завдяки продуктам фотосинтезу розвивається морозостійкість у озимих рослин, які, як відомо, не мають запасів крохмалю. Була також встановлена можливість загартовування насіння, яке проростає, у темряві, тобто за відсутності фотосинтезу, за рахунок гідролізу крохмалю ендосперму. Дослідження показують, що у загартованих озимих рослинах (жита і пшениці) містяться різноманітні цукри, моносахариди, дисахариди та олігосахариди. Роль кожного виду цукру визначається кількісним його вмістом, а не хімічною будовою, тобто всі зазначені форми цукрів є захисними речовинами. Також встановлено, що етіюляція рослин призводить до значного погіршення їхньої морозостійкості. Це явище пов'язується з гальмуванням фотосинтезу і відсутністю фази накопичення цукрів у клітинах рослин.

На здатність деревних рослин до проходження першої фази загартовування значно впливає фотоперіод. Так, вивчення впливу різних фотоперіодів з довжиною дня 8, 12, 16, 20, 24 г на добу на формування морозостійкості озимої пшениці у кондиційованих камерах фітотрона показали, що за температури близько 0 °С і безперервного освітлення висока морозостійкість набувається протягом 1 тижня. У цьому варіанті навіть після морозу -26 °С усі рослини залишилися живими. Подовження першої фази загартовування з 1 до 3 тижнів в умовах цілодобового освітлення не привело до підвищення

стійкості. На короткому дні (8 годин) за такої ж інтенсивності освітлення і температури висока морозостійкість розвивається після тривалого загартовування протягом 4 тижнів. Значення фотоперіодів визначається переважно швидкістю нагромадження в клітинах достатньої кількості цукрів. Вивчення процесу нагромадження цукрів за безперервного освітлення і на короткому дні показало, що рослини пшениці вже до початку загартовування містили значну кількість цукрів: 18,5 % у листі і 22,9 % у вузлах кущіння; причому на моносахариди і дисахариди приходилося 9,9 і 8,6 % відповідно. Олігосахариди містилися у вузлах кущіння в більшій кількості, ніж у листі. Після 3-денного загартовування за цілодобового освітлення вміст цукрів зріс у листі до 25,4 %, а у вузлах кущіння – до 26,6 %. Особливо інтенсивне нагромадження цукрів спостерігалось в останні дні. До кінця тижневого загартовування кількість цукрів зростає в 25,3 раза порівняно з вихідним. Ще більш тривале витримування рослин за цілодобового освітлення не збільшує кількості цукрів. Отримані дані про динаміку накопичення цукрів добре погоджуються зі ступенем морозовитривалості рослин. На короткому (8-годинному) дні процес накопичення цукрів сповільнюється порівняно з безперервним освітленням. У цьому досліді максимум вмісту цукрів досягається лише до кінця третього тижня загартовування, що відповідає розвиткові морозовитривалості рослин.

Підвищення морозовитривалості можна досягти і у рослин за допомогою послідовної дії факторів. Тобто, спочатку штучно збагатити рослинні тканини цукрами, а потім піддати дії низьких позитивних температур (близько 0 °С). Виявилось, що вплив температур близько 0 °С – навіть сильніший фактор для підвищення морозостійкості озимих, ніж нагромадження великої кількості цукрів у клітинах. Дослідами встановлено, що під впливом таких температур стійкість рослин може зростати на 10 °С, а під впливом накопичення цукрів – лише на 3 °С. Однак охолодження виявляється ефективним тільки після збагачення клітин цукрами. Коли рослини витримували у темряві за 2 °С у воді, стійкість рослин знижувалася. Тобто, рослини повинні спочатку збагатитися цукрами, а потім вплив низької позитивної температури змінює стан протопласта. Хоча за такої послідовності морозовитривалість рослин різко зростає, вона все-таки менша, ніж за одночасної дії обох факторів. Це явище пояснює несприятливий вплив етіолоїції на здатність клітин до загартовування.

2.2.2. Механізми набуття морозовитривалості деревними та чагарниковими рослинами

У 1934 р. американський дендролог Тейшер опублікував свої спостереження над перезимівлею великого числа деревних рослин. Після першої зими він зробив облік результатів перезимівлі. Однак наступного року деякі рослини, відзначені ним попередньої зими як морозовитривалі, виявилися чутливими до холодів, хоча друга зима була більш м'якою. Припускаючи помилки у своїх спостереженнях, Тейшер продовжував стежити за перезимівлею дерев і в наступні роки. Після чотирьох зим результати спостережень настільки ускладнилися, стали настільки суперечливими, що він дійшов висновку, начебто зимостійкість рослин являє собою досить невизначену властивість, що залежить від багатьох випадкових причин. Довгий час вважалося, що одні рослини завжди морозостійкі, а інші завжди чутливі до холоду. Тому здавалося неможливим пояснити, чому сибірська ялиця витримує морози до -60°C поблизу полюса холоду в Сибіру, утворює там великі ліси, і підмерзає на берегах Рейну, у теплому кліматі центральної Європи.

Досить плідний етап у розвитку уявлень про морозовитривалість почався з появи робіт Н. А. Максимова, який вивчив її фізіологічні основи. Він піддав принциповій критиці поняття про специфічний мінімум Меца, що заперечував теорію зневоднення, запроповану Мюллером–Тургау та Молішем. Випробовуючи ряд розчинів, які чинять захисну дію на рослинну клітину і ускладнюють замерзання, Максимов дійшов висновку, що відмирання протоплазми відбувається внаслідок утворення на її поверхні кристалів льоду, які не тільки віднімають воду, але і викликають коагуляцію зневоднених колоїдів протоплазми. Теорія механічного тиску льоду одержала визнання і дуже вплинула на розвиток вчення про морозовитривалість рослин. У подальшому розвитку цієї теорії велику участь узяв І. І. Туманов, який встановив, що з появою кристалів льоду в протоплазмі поверхневий шар її ушкоджується, за цього відбувається утворення і ріст кристалів, унаслідок більш легкої віддачі води з ушкодженої клітини порівняно з неушкодженою.

Надалі фізіологами велика увага була приділена вивченню явища загартовування, тобто того комплексу фізіологічних і біохімічних процесів, які забезпечують рослинам морозовитривалість. Було з'ясовано, за яких зовнішніх умов успішно протікає загартовування деревних рослин. Встановлено, що розвиткові зимостійкості у зимуючих видів сприяють низькі позитивні температури (перша фаза загартовування). За цих температур припиняється

або сильно гальмується ріст рослин, і в їхніх клітках накопичуються захисні речовини: різні розчинні цукри, низькомолекулярні сполуки (органічні кислоти, амінокислоти тощо) та інші сполуки, які підвищують водотривку силу. Подальше, більш різке підвищення морозостійкості деревних рослин проходить вже в замерзлих рослинах, за таких негативних температур, які ще не ушкоджують клітин (друга фаза загартовування). ніж більш морозостійким є організм, тим за нижчих температур у нього закінчується загартовування. Звичайно висока витривалість досягається на початку зими, ще до настання суворих морозів. Однак не всі рослини мають здатність добре загартовуватися. Навіть у найбільш зимостійких форм така здатність виникає на певному етапі розвитку.

Ще одне пояснення ушкодження протоплазми було запропоновано В. С. Ільїним. Вивчаючи дію зневоднення в клітинах під час посухи і дії низьких температур, він встановив, що зневоднення протоплазми чинить сприятливу дію на її стійкість. Ним було встановлено, що зневоднені плазмолізовані клітини мають більшу стійкість ніж неплазмолізовані, і витримують без ушкодження температуру до -30°C . Грунтуючись на цих фактах, Ільїн висловив гіпотезу, що *протоплазма плазмолізованих клітин, не зв'язана зі стінками клітини, стягується під час зневоднення без порушення цілісності*. У неплазмолізованій клітині під час заморожування спостерігається відрив протоплазми від стінок клітини і розпад її на окремі частини.

Оригінальне пояснення вимерзання клітини дав Стайлс. Він вважає, що за швидкого заморожування утворюються дрібні кристали, які викликають загибель клітин, а за повільного – у клітинах утворюються великі кристали, які не викликають ушкоджень. Якщо швидкість заморожування не дуже висока, то кристали льоду утворюються поза клітиною. В міру росту кристалів підвищується осмотичний тиск, у результаті вода виходить із клітин і замерзає поза клітиною.

Багато дослідників відзначають, що під впливом низьких температур відбувається порушення обміну речовин; особливо чутливий у цьому відношенні ферментативний апарат. На думку Шафніта, зміна обміну речовин є першою ознакою, яка спостерігається в ушкоджених під час вимерзання клітинах; коагуляцію протоплазми він розглядає як кінцеве явище, що відбувається під впливом кислот, які нагромадилися в клітинному соці. Причиною вимерзання рослин багато дослідників вважали отрутну дію солей, які накопичуються в клітинному соці під час зневоднення клітин під дією низьких негативних температур. Гарвей спостерігав дуже сильне

зростання кислотності клітинного соку в листі капусти під час переходу води в лід за їхнього заморожування.

І. І. Туманов показав, що морозостійкість рослин досягається в процесі загартовування, яке розвивається протягом осені і початку зими. Першим етапом загартовування є нагромадження у рослині цукрів, які слугують енергетичним матеріалом, а також підвищують осмотичний тиск клітин. Нагромадження цукрів є першою фазою загартовування і починається з моменту припинення росту. Друга фаза загартовування проходить за дії температур від -2 до -5 °C; у цей час і набувається морозовитривалість, характерна для певного виду. І. І. Туманов вважає, що у другу фазу загартовування відбуваються зміни в поверхневому шарі протоплазми. Він відзначає, що є два типи стану рослин: загартоване і незагартоване. Висока морозовитривалість властива загартованим рослинам і розвивається в процесі загартовування під дією знижених температур.

Таким чином, витривалість до морозу виникає в підсумку складної, але цілком закономірної зміни певних етапів розвитку рослин. Необхідність послідовного проходження рослиною ряду фізіологічних станів для виникнення у ньому морозовитривалого стану доводить, що ця властивість з'являється строго закономірно, а не випадково. Наприклад, дерева повинні попередньо успішно закінчити літній цикл розвитку (ріст у довжину і товщину, плодоношення, накопичення запасних речовин) і ввійти в період спокою. Тільки після цього вони досягають такого фізіологічного стану, за якого в них може виробитися висока витривалість до морозів. Вона визначається не тільки спадковою природою рослин, але і впливом конкретних зовнішніх умов. За відсутності необхідних зовнішніх факторів ця властивість може залишитися нерозвиненою. Так, через літню посуху дерева часто не встигають нормально закінчити вегетацію. Тому вони не можуть підготуватися до зими і гинуть за таких морозів, які після сприятливих літніх умов витримують без шкоди. Деякі південні деревні рослини (абрикос, волоський горіх, робінія звичайна та ін.) за просування на північ також не встигають через коротке літо закінчити повний цикл розвитку до осені, унаслідок чого вони часто вимерзають навіть за відносно теплих зим.

Завдяки застосуванню у фізіологічних лабораторіях холодильних установок вдається простежити, як і за яких зовнішніх умов у організму розвивається висока витривалість до морозів і за яких умов вона втрачається. Одночасно вивчаються ті внутрішні зміни, що відбуваються в рослині як за підвищення, так і за зниження їхньої морозовитривалості. Так, велику роль у процесі загартовування відіграють зміни, які відбуваються у протопласті рослин. Є підстави вважати, що ці зміни попереджають утворення льоду в

протопласті. У зимуючих видів вода, яка утримується в клітках, за негативних температур відтікає з них і замерзає в міжклітинниках а не в протоплазмі. Лід, який утворюється в клітині, викликає руйнування субмікроскопічної будови протопласта.

Вивчення процесів загартовування привело до нових уявлень про самий характер явища морозовитривалості. З'ясувалося, що цю властивість варто розглядати як особливий прояв життя рослин за дуже низьких температур, коли життєві процеси в організмі протікають за сильного зневоднення і різкого послаблення обміну речовин. Тому вивчення морозовитривалості рослин має не тільки практичне, але і велике теоретичне значення.

Стан спокою у рослин

Підготовка деревних рослин до перезимівлі пов'язана з переходом їх у стан спокою, за якого майже цілком припиняються ростові процеси, різко знижується інтенсивність обміну речовин і протоплазма клітин зазнає глибоких біохімічних і фізіологічних змін, які супроводжуються явищем відокремлення протоплазми. Загартовування рослин, докладно вивчене І. І. Тумановим і О. А. Красавцевим, можна розглядати як пристосувальний процес, пов'язаний з переходом рослин у стан спокою в осінньо-зимових умовах. У стан спокою впадають як ембріональні, так і соматичні тканини, але спокій для них має неоднакове значення. Так, для соматичних тканин стан спокою є пристосуванням до суворих зовнішніх умов, яке склалося в процесі еволюції. Для ембріональних тканин стан спокою має, очевидно, ще й інше значення: *у стані спокою в ембріональних тканинах відбуваються складні фізіолого-біохімічні процеси, що передують росту клітини*. Встановлено, що без проходження стану спокою у багатьох деревних рослин не відбувається нормального росту і розвитку.

Стан спокою є обов'язковим етапом в індивідуальному розвитку багатьох зимуючих рослин. Д. А. Сабінін називав цей етап прихованим ростом рослин. Якщо ростом є новоутворення елементів структури в організмі, то, мабуть, у стані спокою спостерігається явище передембріонального росту, тому що під ембріональним ростом розуміють звичайно фазу, пов'язану не тільки з новоутворенням структурних елементів клітини, але і їхнім розподілом, що не спостерігається у рослин у стані спокою.

Дослідження спокою рослин у зв'язку з їхньою морозовитривалістю вивчалися багатьма авторами (Шульц, Коновалів, Гужев, Кондо, Генкель, Окніна, Hemberg, Vegis, Nitsch, Соловійова, Wareing, Saunders та ін.).

Для здійснення росту в організмі необхідна погодженість усіх фізіологічних процесів. З цього погляду стає зрозумілим той факт, що у вегетуючої рослини легко вимерзають не тільки зони росту, але і більш старі частини. Ця обставина дає можливість розглядати зазначене явище більш широко і говорити не про протиріччя між ростом і стійкістю, а про вегетуючий та зимостійкий стан рослин. Відомо, що зниження морозовитривалості може мати місце і за відсутності видимого росту, коли протікає лише складна біохімічна підготовка до зовнішнього його прояву. Ріст являє собою вкрай складний процес. На різних його фазах стійкість рослин знижується в неоднаковому ступені. Особливо різке зменшення морозостійкості клітин спостерігається у фазу розтягнення. Поділ їх викликає менш помітне зменшення стійкості, особливо в початковій фазі мітотичного поділу ядра. Одного припинення росту ще недостатньо, щоб зробити організм морозотривким. Для цього необхідно змінити напрямок обміну речовин. Замість створення структурних елементів, тобто збільшення числа і розмірів клітин і підготовки для цього необхідних сполук, обмін речовин повинен бути спрямований на нагромадження захисних речовин і переведення організму в новий фізіологічний стан, що дає тканинам здатність виносити низькі температури.

На підставі наявних даних, у зимуючих рослин варто розрізняти два фізіологічні стани: *вегетуючий* і *зимостійкий*. Останній відрізняється від першого особливою організацією життя, пристосованого до зовсім інших зовнішніх умов. Зимостійкий стан характеризується своєрідним і дуже ослабленим обміном речовин. Інтенсивний ріст і висока морозовитривалість несумісні. Вегетація і стійкість є різними, протилежними якісними ознаками рослинної клітини. Неможливість сполучення росту і зимостійкості привела до розділення цих проявів у часі: у теплі місяці року йде ріст, а в холодний період розвивається зимостійкість. Таке пристосування забезпечує великий приріст у певні етапи розвитку без небезпеки загибелі в зимові місяці. Реакція рослини на зовнішнє середовище в зазначені два етапи їхнього життя різне. Температури нижче 0 °C необхідні для підтримки морозовитривалого стану; вони гартують організм і зберігають його в стійкій формі. Навпаки, у період вегетації негативні температури не тільки не є умовою життя рослини, але вони ушкоджують і вбивають рослину. Якщо визнати у зимуючих об'єктів чергування двох якісно різних станів: вегетуючого і морозовитривалого, то явище загартування можна розглядати як перехідний між ними етап, коли відбувається процес якісної перебудови організму. З цього погляду під терміном «загартування рослин» варто розуміти складний комплекс багатьох фізіологічних і біохімічних змін, у результаті яких досягається захист клітин від вимерзання та інших несприятливих зимових впливів. Припинення росту

або його різке послаблення необхідне для виникнення процесу загартовування. Успішність його проходження залежить також від ряду інших умов.

Настання періоду спокою у рослині спостерігається восени, коли зменшується не тільки тривалість дня, але і знижується температура. Тому особливий інтерес представляє значення кожного із зазначених факторів у цьому процесі.

Насамперед була досліджена морозовитривалість у рослин за умов безперервного освітлення. Було з'ясовано, що за таких умов вони не входили в стан спокою і продовжували рости. Морозовитривалість у них виявилася дуже низькою: навіть такий морозовитривалий вид, як береза, цілком загинув за температури -5°C . В одному з дослідів сіянці берези і робінії звичайної інтенсивно росли влітку за безперервного освітлення. Потім з 1 вересня вони продовжували знаходитися за безперервного освітлення, але під відкритим небом за знижених температур, сприятливих для осіннього загартовування у природних умовах. Хоча у рослин спостерігалось послаблення росту, але безперервне освітлення заважало рослинам ввійти у стан спокою. Після цього в лабораторії створювали умови для проходження тільки другої фази загартовування за повільного і поступового зниження негативних температур. Визначення морозовитривалості таких рослин показало, що береза і робінія звичайна здатні гартуватися і у стані росту. Однак без входження в період спокою (який перевіряли за розпусканням бруньок) підвищення морозостійкості було слабким. Такі сіянці берези витримували проморожування до -15°C . Після дії температури -20°C тільки у поодиноких пагонів відростали деякі бруньки. Зростаюча робінія звичайна гартувалася ще менше і витримувала проморожування лише до -5°C , за -10°C у неї вимерзла навіть нижня частина пагонів, а після впливу морозів -15°C рослини цього виду загинули. Разом з тим, сплячі бруньки, які знаходяться у стані спокою і розташовані у нижній частині пагонів, навіть за безперервного освітлення мали високу морозовитривалість (-25°C), хоча і проходили лише другу фазу загартовування. З'ясовувалося також, як впливає на розвиток морозовитривалості деревних рослин тільки входження рослин у період спокою без наступного проходження ними першої фази загартовування. У цьому досліді сіянці, вирощені за безперервного освітлення, були у вересні переставлені на два місяці на природний день у теплу оранжерею. За цих умов береза цілком увійшла в період спокою (хоча листопаду в неї ще не було, але бруньки після обриву листів не розпускалися). Температурний режим в оранжереї виключав можливість проходження першої фази загартовування. Після такої підготовки сіянцям були створені умови для проходження лише

другої фази загартовування, потім визначали їхню морозовитривалість і встановили, що вона підвищилася незначно (за -20°C у берези вимерзла верхня частина пагонів). Отже, входження деревних рослин у період спокою хоча і створює умови для загартовування до дії негативних температур, але все-таки не забезпечує їхньої перезимівлі у суворі зими. Після входження в стан спокою рослини повинні ще пройти першу фазу загартовування за низьких позитивних температур.

Максимальна морозостійкість у деревних порід була отримана після проходження повного циклу підготовки рослин до зими. Для цього вони повинні спочатку ввійти в стан фізіологічного спокою, а далі послідовно пройти першу і другу фази загартовування. Після цього сіянці берези виносили без ушкоджень морози -60°C і навіть переносили температуру -195°C , хоча і зі значними ушкодженнями.

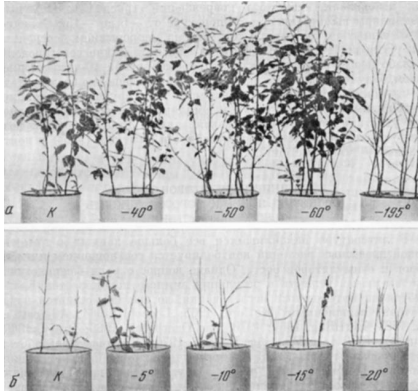


Рис. 8 – Вплив глибини спокою на підготовку берези до зими (за І. І. Тумановим)

У рослин, вирощених на безперервному освітленні, за якого вони інтенсивно росли, складніше отримати високу морозостійкість, ніж у рослин, вирощених на короткому дні. Перші гартуються гірше, ніж останні. Коли березу і білу акацію вирощували за умов 10-годинного дня, а потім за природних умов осені, то вони краще входили в період спокою і цілком закінчували листопад. Отже, період спокою викликається коротким днем, а не впливом зниженої температури (рис. 8).

Одночасно із загартовуванням у рослинах під впливом охолодження протікають процеси, що виводять організми зі стану спокою. У дослідах 30 днів за 0°C було достатньо, щоб перевести сіянці берези, які мали влітку короткий день, з органічного спокою у вимушений. Разом з тим, це не погіршило у дерев здатність до проходження другої фази загартовування.

Підготовка до стану спокою – складний фізіологічний процес, що супроводжується істотним уповільненням і пригніченням усіх функцій. Одним з явищ, що характеризують період спокою, є відокремлення протоплазми. У зимовий час у клітинах бруньок і пагонів плодкових та інших рослин, що

знаходяться в стані спокою, спостерігається в тому або іншому ступені відокремлення протоплазми від стінок клітини, що нагадує явище плазмолізу. Воно було описано Катером (1927) та Міддендорфом (1939), які виявили це явище в насінні сої і квасолі і кваліфікували його як плазмоліз. Аналогічну зміну стану протоплазми під впливом осінньо-зимових умов спостерігали у жита Булерт (1906), у капусти та озимої пшениці Гарвей (1933) і описували це явище так само, як плазмоліз.

П. А. Генкелем було показано, що під час відокремлення протоплазми плазмоліз не відбувається. Він запропонував назвати це явище процесом **відокремлення протоплазми**. Таким чином, *відокремлення протоплазми – процес, що спостерігається в рослинах у стані спокою, під час якого відбуваються глибокі зміни властивостей біоколоїдів протоплазми*. У деревних порід на поверхні протоплазми утворюються ліпоїдні шари, часто разом з дубильними речовинами. За цього відбувається зневоднення протоплазми. Відокремлення протоплазми починається з поступового роз'єднання плазмодесм, і протоплазма в тому або іншому ступені відокремлюється від стінок клітини (рис. 9). Між стінкою клітини та протоплазмою та у порах клітинної стінки утворюються речовини типу жирних кислот або фосфатидів.

Відокремлення протоплазми має величезне значення для морозовитривалості рослин, кристали льоду, які утворюються у міжклітинниках, не ушкоджують протоплазму. Під час вегетації явище відокремлення протоплазми не спостерігається. Відокремлення протоплазми в стані спокою спостерігали багато дослідників. Воно добре виражене в клітинах зимуючих багаторічних рослин.

Під час вивчення процесу відокремлення протоплазми встановлено, що не всі клітини рослин виявляють морфологічне відокремлення протоплазми, але у всіх випадках найбільше число клітин із протоплазмою, яка відокремилася, спостерігається в середині зими. Відокремлення протоплазми починається звичайно на початку листопада і зникає в квітні. За наявності або відсутності процесу відокремлення протоплазми можна установити початок вступу рослини у спокій та його кінець.

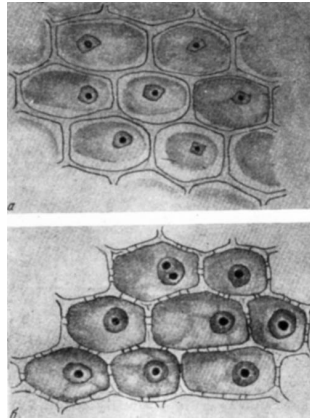


Рис. 9 – Відокремлення протоплазми (за І. І. Тумановим)

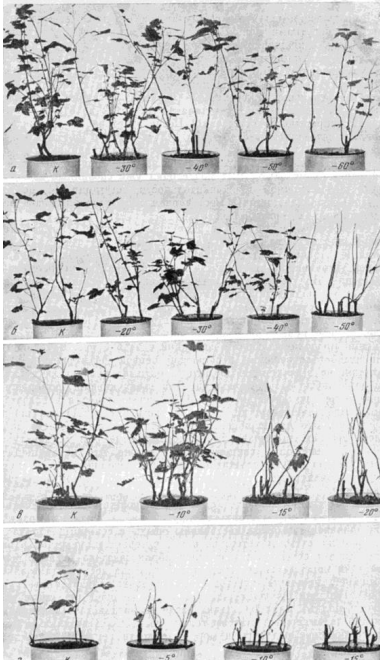
Захисна функція процесу відокремлення протоплазми зводиться, мабуть, не тільки до усунення механічного тиску льоду на протоплазму. Другим її значенням є переривання шляхів кристалізації. Відсутність протоплазматичного зв'язку між клітинами перешкоджає процесові кристалізації води, який може швидко поширюватися у протоплазмі клітини за наявності плазмодесм. Нарешті, під час зневоднення рослин узимку не може виникнути негативний тургор, і протоплазма не випробує тих великих натягів, які виникають при сильному зневодненні під час вегетації, коли процес відокремлення протоплазми не відбувається. Такі основні значення процесу відокремлення протоплазми в морозовитривалості рослин.

Досліди показали, що тривалість періоду спокою у рослин непостійна. Навіть у тієї самої рослини вона може коливатися залежно від ступеня завершення осінньої фотоперіодичної реакції. Після повного її проходження рослини виходять зі спокою після менш тривалого охолодження. Для зняття спокою найбільш тривале охолодження потрібне рослинам, які припинили ріст за безперервного освітлення. Впливу на них звичайних осінніх знижених температур виявляється недостатньо.

Деревні рослини не завжди розвивають високу морозостійкість навіть за оптимальних умов загартовування. Спостереження показали, що це може залежати від умов вирощування, особливо від тривалості вегетації (рис. 10). Для з'ясування цього явища були проведені дослідження впливу тривалості вегетації (від 2 до 5 міс.) на розвиток морозостійкості у одноліток чорної смородини. Для цього укорінені живці висаджували в першій половині квітня, травня і червня. Вегетацію припиняли у всіх варіантах досліду одночасно в середині вересня, після чого створювалися умови для проходження рослинами першої фази загартовування. Випробували два способи загартовування. У першому з них рослини витримували протягом 2 міс. за +2 °С у темній камері. За другого способу перша фаза загартовування тривала 5 міс. (з жовтня до березня).

У варіантах, у яких рослини проходили першу фазу загартовування протягом 2 міс., чорна смородина, яка вегетувала за безперервного освітлення тільки 2 міс., цілком загинула після -50 °С (більш слабкі морози в цьому досліді не випробувалися). Коли тривалість вегетації була збільшена до 5 міс., нижня половина рослин витримала температуру -60 °С. Отже, подовження періоду вегетації виявилось корисним для нижньої, більш дорослої частини пагонів. Особливо різке зниження стійкості спостерігали за скорочення періоду росту рослин з 3 до 2 міс.

В іншому досліді укорінені черешки чорної смородини були також висаджені в середині травня, червня, липня і серпня і вирощувалися в умовах природної довжини дня. Першу фазу загартовування всі рослини проходили в однакових умовах: при осінніх температурах і фотоперіодах, до настання морозної погоди на початку листопада. У цьому досліді тривалість першої фази загартовування визначалася умовами природної обстановки. В іншому



*Рис. 10 – Вплив тривалості вегетації на зимостійкість смородини (за І. І. Тумановим)
(а – посадка у травні; б – посадка у червні, в – посадка у липні, г – посадка у серпні)*

методика залишалася такою ж, як і в попередньому експерименті. Результати показують, що після посадки в травні і наступному вирощуванні за умов природної довжини дня однолітки чорної смородини встигають до листопада закінчити вегетацію і в осінні місяці успішно пройти першу фазу загартовування. Вони витримували проморожування до температури -60°C . Інші результати отримані при пізній посадці в липні і серпні. У цьому випадку чорна смородина після такої ж підготовки до зими виявилася не зимостійкою, у кращому випадку вона зберігалася після проморожування за -10°C .

У природних умовах скорочення періоду вегетації у деревних порід може спостерігатися і внаслідок сильної і тривалої посухи.

Спокій деревних рослин контролюється співвідношенням інгібіторів і стимуляторів росту. У рослин, які знаходилися на природному дні, до початку зими інгібітори з'являються у всіх бруньках (верхніх, середніх і нижніх). Однак у цей час верхні і середні бруньки містять ще стимулятори росту, а в нижніх їх уже немає. Десятигодинної день сприяє збільшенню активності інгібіторів росту, особливо в нижніх бруньках. Максимум нагромадження комплексу інгібіторів у верхівках пагонів збігається за часом із глибоким спокоєм, особливо багато його з вересня до листопада. З листопада

до січня вміст інгібіторів росту змінюється мало, за винятком тих випадків, коли вихід зі стану спокою прискорюється безперервним світлом та охолодженням. За природного дня в період глибокого спокою стимуляторів у бруньках дуже мало або вони зовсім не уловлюються методами, які застосовувалися. В міру виходу з глибокого спокою поступово починає рости кількість стимуляторів, особливо у верхніх бруньках. У лютому спостерігається різке зменшення вмісту комплексу інгібіторів.

Якщо чорну смородину, яка знаходиться в глибокому спокої, поставити в грудні–січні в теплу оранжерею на відростання, то перед розпусканням листків у бруньках з'являється багато *стимуляторів росту*, але інгібітори не зникають. Якщо це зробити в квітні і травні, то в бруньках виявляється багато стимуляторів, а інгібіторів вже немає. В останньому випадку інтенсивність росту пагонів набагато більше, ніж у першому.

Кореляція між вмістом регуляторів росту та інтенсивністю росту спостерігається як за безперервного освітлення, так і в інших сприятливих умовах. Тому варто визнати, що зміни в складі і кількості стимуляторів та інгібіторів можуть викликатися в рослинах не тільки зовнішніми, але і внутрішніми факторами (спадковим ритмом розвитку). Так, якщо рослини, які знаходилися 2 міс. на безперервному світлі, перенести в умови 10-годинного дня, то укорочення довжини дня приводить до зникнення в корі стимуляторів росту, однак інгібіторів накопичується ще мало. Після вегетації за безперервного освітлення протягом 5 міс. у корі смородини вже немає стимуляторів росту. Нагромадження інгібіторів на наступному короткому дні протікає більш інтенсивно. Отже, короткі фотоперіоди прискорюють зникнення стимуляторів і збільшують нагромадження інгібіторів. На цей процес великий вплив чинить також тривалість вегетації.

Різде збільшення вмісту гіберелінів у бруньках і корі відбувалося в морозний період. Тобто, нагромадження гіберелінів може відбуватися в замерзлих рослинах за помірних і невеликих морозів. Імовірно, що гібереліни у клітинах були, але вони знаходилися в неактивній формі. Варто також звернути увагу на те, що максимум гіберелінів підтримується наприкінці зими у деревних рослин тривалий час, більше місяця. Очевидно, перехід рослини з органічного спокою в змушений протікає під впливом збагачення клітин гіберелінами повільно, можливо через морозну погоду. Установлено також, що дія гіберелінів залежить від фізіологічного стану рослини.

Перша фаза загартовування

Вивчення умов проходження першої фази загартовування у деревних рослин, проведене в природних умовах пізньої осені, показало, що деревні

рослини здатні за температури трохи вище нуля проходити першу фазу загартовування в багато разів краще, ніж озими. Останні підвищують стійкість до -10 і -12 °C, а дерева від -30 до -35 °C. Таке велике розходження у витривалості вказує на неоднаковий характер фізіологічних змін у клітинах, які спостерігаються у цих двох груп рослин за низьких позитивних температур.

Різні деревні породи здатні підвищувати стійкість однакових умов першої фази загартовування в неоднаковому ступені. Сосна і береза різко збільшують морозостійкість ще восени. У цей час вони не ушкоджуються навіть за раптового настання сильних морозів. Повільніше йде підготовка до зими у ялини і особливо у дуба. Липа займає в цьому відношенні проміжне положення. Навіть різні органи однієї рослини гартуються неоднаково швидко. У берези менш стійкі чоловічі сережки, які пізньої осені можуть загинути за -20 °C, а узимку виносять температуру -45 °C. У липи більш високу здатність до загартовування мають бруньки. У яблуні пізньої осені погано захищені від несподіваних сильних морозів бруньки.

У деревних, так само як і у озимих рослин, під час першої фази загартовування протікають три процеси: припинення росту, нагромадження захисних речовин і зміна в структурах протопласта. Однією з відмінностей деревних є входження в стан спокою вже наприкінці літа, коли зовнішні умови ще сприятливі для росту. У морозостійких видів під час першої фази загартовування спокій стає тільки більш глибоким. Менш стійкі деревні, особливо південні види, які мають тривалий період вегетації, не встигають цілком ввійти в період спокою, іноді в них зростаючою є тільки верхівкова брунька. Таким рослинам приходится використовувати і осінній період. Тому наступні процеси (накопичення вуглеводів і структурні зміни протопласта) можуть не встигати завершитися до настання морозної погоди. У таких випадках рослини приходять до другої фази загартовування менш підготовленими і не можуть розвивати потенційну, властиву їм морозостійкість.

Особливістю деревних порід є також те, що вони не відразу накопичують цукри. Спочатку вони запасають крохмаль і геміцелюлози, які потім у першій фазі загартовування перетворюються в захисні речовини. Наприклад, у корі берези у вересні виявлено крохмалю $10,76$, а в жовтні – $6,81$ мг на 1 г сухої маси, у дуба у вересні було крохмалю в корі $14,18$, а наприкінці жовтня – $8,36$ мг. Процес гідролізу полісахаридів у деревних продовжується і за негативних температур (під час слабких і помірних морозів).

У деревних порід восени за низьких позитивних температур проходить ще один важливий процес: поступовий вихід зі стану спокою без ослаблення здатності до проходження другої фази загартовування. Явище це складне, воно супроводжується зменшенням кількості інгібіторів росту, а пізніше,

вже узимку, за негативних температур спостерігається нагромадження значної кількості гіберелінів. Досліди показують, що для проходження першої фази загартовування необхідний більш короткий осінній період, ніж для зняття стану спокою. З'ясовано, що регулятори росту не визначають напрямок фізіологічних процесів, вони тільки прискорюють або сповільнюють їх. Зміна фізіологічного стану обумовлюється спадковістю. Тому восени в деревних залежно від зовнішніх умов може спостерігатися як нагромадження інгібіторів, так і їхнє зменшення.

Для добре підготовлених деревних рослин необхідна тривалість першої фази загартовування складає 30 днів; у видів, які не встигли ввійти в період спокою, вона може продовжуватися 4 міс. Входження деревних у період спокою дозволяє їм проходити першу фазу загартовування і у темряві, коли помітної етіюляції у них не спостерігається навіть за дуже тривалого перебування у темряві. Це показує, що період спокою не тільки захищає структуру протопласта від етіюляції, але і сприяє розвитку в ньому певних структур. Період спокою поліпшує проходження першої фази загартовування.

Інше поводження деревних рослин за витримування їх у темряві можна ілюструвати дослідями із сіянцями берези бородавчастої і білої акації. Наприкінці літа рослини ввели в період спокою за допомогою короткого дня (Туманов та ін., 1964). Після цього вони проходили першу фазу загартовування протягом 60 днів за температури біля нуля. В одному варіанті об'єкти знаходилися за осінньої довжини дня (у вересні і жовтні), а в іншому – стояли в темряві за такої ж температури. Визначення морозостійкості показало, що береза після 2-місячного охолодження витримувала температуру рідкого азоту (-195°C) як у варіантах, де рослини знаходилися під час першої фази загартовування на короткому осінньому природному дні, так і у варіанті, де вони були увесь час у темряві. У наступному вони росли все-таки в першому варіанті краще, ніж у другому. У білої акації після настання періоду спокою загартовування за низьких позитивних температур проходило в темряві навіть краще, ніж на світлі. Коли білу акацію прохолоджували за 0°C у темряві протягом 60 днів, то після другої фази загартовування вона витримала морози -40°C . При охолодженні за умов осіннього короткого дня біла акація зберігалася за морозів -35°C , а за -40°C – загинула. Це можна пояснити привхідною обставиною. На світлі перша фаза загартовування проходила у оранжереї, де рослини у світловий відрізок часу в деякі дні (у вересні і жовтні) могли перегріватися, що погіршувало умови загартовування. Менш чутлива до такого явища береза здатна гартуватися за більш широкою амплітуди температур. Цей дослід доводить, що у деревних видів під час першої фази загартовування провідним фактором є низька

температура, а світло може помітної ролі не відігравати. Перша фаза в деревних порід може успішно протікати і у темряві.

Друга фаза загартовування

Уперше здатність рослин гартуватися негативними температурами була встановлена І. І. Тумановим у озимої пшениці ще в 1931 р. Надалі були отримані дані про максимальну стійкість різних деревних порід у зимовий період. Так, у сосни хвоя ушкоджується за температури -55°C . У берези, липи і ялини ушкодження з'явилися за такої ж температури. Дуб виявився менш загартованим: за -55°C у нього спостерігалось багато відмерзлих частин. Яблуня Антонівка витримала -45°C з невеликими ушкодженнями. Більш стійка яблуня Сибірська рожева: температуру -45°C вона перенесла добре, а за -55°C у неї вижили квіткові бруньки, але сильно постраждала деревина. Зазначена морозостійкість розвивалася у деревних порід, коли вони вже знаходилися в змушеному спокої. Особливо інтенсивне загартовування протікало за -10 і -15°C . Сосна, береза, липа і навіть ялина за цих умов стають здатними переносити без істотних ушкоджень температуру -55°C . Дуб і особливо культурні форми яблуні менш стійкі. Наприкінці зими, коли встановлюється погода зі слабкими морозами, у дерев спостерігається різке зниження стійкості. Пізніше, навесні, коли установилися температури трохи вище нуля з незначними заморозками, спостерігалось ще більш різке зниження стійкості однолітніх пагонів. Витривалі породи витримували в цей час тільки -15°C (рис. 11).

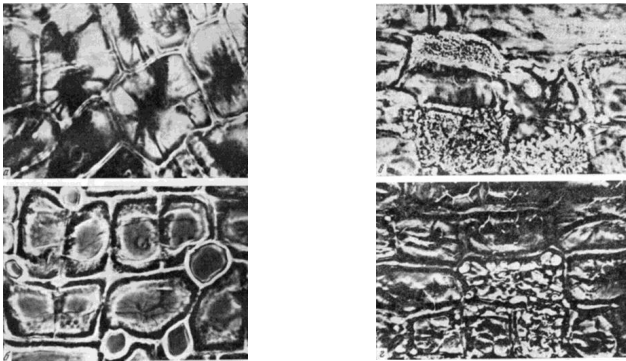


Рис. 11 – Клітини корової паренхіми бузини червоної після фіксації у замерзлому стані (фазово-контрастна мікроскопія)

а – позаклітинний лід (повільне охолодження);

б-г – внутрішньоклітинний лід

Загально визнаною причиною ушкодження рослин низькими температурами є утворення льоду у клітинах, що приводить до їхніх механічних ушкоджень. Спостереження за процесом замерзання хвої ялини (рис. 11) показали, що за повільного охолодження загартованих тканин лід спочатку утворюється поза клітинами. Вода виходить з них і замерзає в міжклітинниках. Протопласт за цього сильно зневоднюється. Клітини зсулюються, збільшуючи таким шляхом розміри міжклітинників. Однак за дуже сильних морозів (40, 65 °C) у мезофілі стиск клітин припиняється, причому вони стають непрозорими, у них з'являються темні штрихи. Очевидно, після часткового зневоднення в цей час усередині протопласта з'являється лід. Такі клітини після відтавання не плазмолізуються. Мікроскопічні спостереження говорять про більш високу стійкість тонопласта у загартованих клітин порівняно з іншою частиною протопласта. Тонопласт у ялини узимку зберігається живим до -65 °C. Тонопласт потім за кімнатної температури відмирав звичайно через два дні. За швидкого охолодження клітини вимерзають іншим шляхом. За цих умов уже за температури -15 °C і нижче лід утворюється усередині клітин, клітини замерзають швидко одна за іншою, об'єм їх при цьому збільшується. Після відтавання клітини, усередині яких утворився лід, не плазмолізуються, тобто виявляються мертвими. За швидкого охолодження гине звичайно і тонопласт. Навіть загартовані клітини здатні переносити тільки відносно повільне охолодження. Якщо ж воно протікає швидко, вода не встигає відтікати з протопласта в міжклітинники, сильно переохолоджується, а потім і замерзає усередині протопласта, що завжди приводить до його загибелі. За дуже суворих морозів виживання клітин забезпечується тільки шляхом своєчасного зневоднення їх у результаті утворення льоду в міжклітинниках. За умов позаклітинного льодоутворення загартований протопласт здатний витримувати не тільки сильне зневоднення, але і механічні деформації. Відмирання може все-таки наставати після подальшого охолодження, наприклад, у ялини за температур нижче -40 °C, коли об'єм клітин перестає помітно зменшуватися. Такий же процес спостерігав Асахіна (1956). Це явище можна пояснити, якщо припустити можливість переохолодження води внаслідок утрудненого її відтоку з клітин за зниження температури до -40 °C або нижче. У клітинах накопичується переохолоджена вода, і далі утворюється лід усередині протопласта, руйнуючи його субмікроскопічну структуру. Пояснити вимерзання загартованих клітин зневодненням позаклітинним льодом не представляється можливим, тому що відмирання відбувається після того, як об'єм клітин за подальшого охолодження перестає помітно зменшуватися.

Було встановлено, що за повільного охолодження загартованого листа до -3 і -4 °C з'являвся лід поза клітинами, а у незагартованих це відбувалося вже за $-2,5$ – -3 °C. За подальшого зниження температури кількість льоду збільшувалася. Унаслідок відтоку води паренхімні клітини стискалися. У загартованих рослин позаклітинний лід утворювався за температури -9 °C, нижче -12 °C об'єм клітин помітно не зменшувався. За подальшого зниженні температури змінювалося забарвлення і зменшувалася прозорість клітин, але льоду в протопласті не було видно. Після відтавання ці клітини були мертвими. Зміна забарвлення клітин обумовлюється руйнуванням хлоропластів. В ушкоджених клітин протоплазма під час відтавання розправлялася повністю і прилягала до клітинної стінки, але через кілька годин протопласт стискувався і відставав від клітинної стінки. Ушкоджені незагартовані протопласти також розправлялися, хоча і повільніше, повертаючись до первісної форми. Це явище вказує на те, що внутрішні шари протоплазми ушкоджуються раніше, ніж плазмалема, остання після відтавання ще кілька годин зберігає властивості напівпроникності. Застосовуючи прискорену кінозйомку, Самігін встановив, що замерзання клітини може відбуватися дуже швидко, завершуючись за $0,1$ с. «Зародки» кристалів льоду поширювалися із замерзлої клітини в іншу, ще незамерзлу. Однак клітина може залишатися незамерзлою, будучи з усіх боків оточена замерзлимими. Плазмолізовані клітини замерзають так само, як і тургесцентні, незневоднені, тобто спостерігалася передача запалу з боку замерзлої клітини, мабуть, за цитоплазматичними тяжами. Центри кристалізації в самих клітинах не виникали. Передбачається, що лід утворюється спочатку в протоплазмі, а потім дуже швидко у вакуолі. Потемніння клітин відбувається в результаті утворення дрібних кристалів льоду. Потім клітина світлішає. Унаслідок перекристалізації в ній утворюються більш великі прозорі кристали льоду.

Встановлено, що під час розвитку морозостійкості змінюється також структура плазмалеми, ендоплазматичного ретикулума та інших органел. У плазмалемі зимуючих паренхімних клітин спостерігалися вигини та інші деформації. Іноді в зовнішніх шарах протоплазми на місці плазмалеми міститься багато темних осміофільних краплин, що свідчить про нагромадження великої кількості ліпідів. Особливістю зимуючих клітин є збільшення тяжів і цистерн гладкого ендоплазматичного ретикулума. Мітохондрії узимку мали більш світлий матрикс і менш розвинуті кристи. У хлоропластах корової паренхіми восени спостерігали великі крохмальні зерна, узимку під час морозної погоди ці зерна пропадали. Узимку хлоропласти мали сильно розвинуту строму і менше число гран і ламел. Ці зміни електронномікроскопічної картини клітин під час розвитку морозостійкого стану свідчать про

глибоку структурну перебудову, яка сприяє захистові від внутрішньоклітинного льодоутворення. Підвищення проникності плазмалеми сприяє своєчасному відтоку води з клітин у міжклітинники. Зміни структури протоплазми і вакуолі створюють умови, що утруднюють зародження і ріст кристаликів льоду усередині клітини.

На підставі мікроскопічних і електронномікроскопічних спостережень, проведених на різних рослинних об'єктах, які заморожували у різних температурних режимах, можна зробити наступні висновки щодо механізму вимерзання рослинних клітин. Швидке охолодження слабкостійких рослин призводить до замерзання води усередині клітин. У стійких об'єктів льодоутворення звичайно буває спочатку позаклітинним, однак надалі (за більш сильних морозів) частково зневоднені позаклітинним льодом клітини все-таки гинуть від утворення льоду усередині протопласта. У цьому випадку кристали внутрішньоклітинного льоду погано помітні у світловому мікроскопі, але на електронномікроскопічних препаратах, отриманих після заміщення льоду розчинником, у протопласті виявляється велике число порожнин. Навіть у сильно зневодненому протопласті після позаклітинного поступового замерзання до температури -10°C при наступному швидкому охолодженні утворюється багато дрібних кристалів льоду, що виявляється за наявністю відповідних дрібних порожнин. Тому можна припускати, що за сильних морозів переохолоджена вода в клітинах замерзає в результаті самочинного утворення в протопласті великого числа самостійних центрів кристалізації льоду. Утворення усередині протоплазми льоду, навіть його дрібних кристаликів, веде до швидкого зсуву структурних часток відносно один одного й у підсумку – до руйнування структури.

Виникнення льоду – результат двох послідовних процесів: 1) утворення центрів кристалізації і 2) подальшого їхнього розростання. Перехід води в лід завжди починається в окремих точках системи – у так званих «зародках». Процес розвивається у вигляді ланцюгової реакції. Самочинне утворення центрів кристалізації проходить складно і тільки після дуже сильного переохолодження. Звичайно кристалізація викликається проникненням зачатків ззовні («запалу») або починається на сторонніх твердих поверхнях. Останні можуть адсорбувати один–два шари молекул рідини, чинячи на них орієнтуючий певний вплив. Такі гетерогенні центри кристалізації потім легко досягають стійкої величини.

Для вітрифікації води необхідно попередити появу в ній центрів кристалізації або хоча б не допустити їхнього розростання. Для цього використовується дуже швидке і глибоке охолодження, а також підвищення в'язкості

середовища. Високомолекулярні сполуки, особливо з розгалуженими молекулами, ускладнюють кристалізацію води і сприяють більш сильному її переохолодженню. Переходові води в склоподібний стан сприяють розчини гліколів, гліцерину, оксикислот (винна, лимонна), різних цукрів. Крім того, помічено, що кристалізація води ускладнюється в результаті укрупнення розчинених молекул шляхом утворення з них агрегатів. Цьому процесові сприяє охолодження і наявність полярності у молекул. Отже, в'язкість середовища визначається не тільки концентрацією розчиненої речовини, але також формою і величиною молекул.

Для вітрифікації води усередині незагартованих рослинних клітин необхідно зменшити в них вміст води. Воду, яка залишилася, треба зробити важко замерзаючою введенням усередину протопласта захисних розчинів. Ці два фактори діють за природних умов під час загартовування рослин. Під час першої фази загартовування відбувається накопичення в клітинах захисних речовин, під час другої – клітини зневоднюються шляхом утворення льоду в міжклітинниках. Після входження рослин у стан спокою протопласт набуває властивостей, що ускладнюють утворення в ньому льоду. Але виникаюча в період спокою певна організація протопласта в змозі захистити від замерзання тільки порівняно невелику кількість води, тому необхідне попереднє зневоднення. Досліди, проведені пізньої осені, показали, що в жовтні під впливом низьких позитивних температур йде нагромадження в рослинах захисних речовин, що приводить до зменшення ступеня попереднього зневоднення.

Механізми відмирання рослин за швидкого відтавання

Для з'ясування механізму другої фази загартовування становить інтерес вивчення процесу загибелі рослин за дуже швидкого відтавання після сильних морозів (Туманов, Красенов, 1962). Отримані дані показали, що вирішальними факторами, що обумовлюють загибель, є: *швидкість відтавання, кінцева температура охолодження, наявність у міжклітинниках достатньої кількості поталої води.*

Причину загибелі після сильних морозів можна пояснити надмірно швидким усмоктуванням значної кількості поталої води сильно зневодненим протопластом. Очевидно, за цих умов відбуваються механічні зміни в організації протопласта в результаті швидкого і сильного зсуву структурних часток відносно одна одної, які призводять до загибелі. Досліди показують, що в теплій воді підвищення температури пагонів відбувається з більшою швидкістю, ніж у повітрі. Отже, за достатнього надходження тепла в пагонах

лід може швидко перетворюватися на воду. Протягом 2 с значна частина льоду в міжклітинниках встигає розтанути. Морозостійкі рослини мають високу проникність клітин для води. Тому протягом 2 с у занурених у воду пагонів потала вода може з міжклітинників у значній кількості всмоктатися сильно зневодненим протопластом. Відтавання пагонів на повітрі відбувається порівняно повільно. Наприклад, за температури повітря 30 °С температура у пагоні з –37 °С піднялася до 1 °С протягом 3 хв. На повітрі за 20 °С це відбулося за 4 хв, а за температури повітря 2 °С потрібно 45 хв, щоб досягти нуля. Крім швидкості обігріву, на процеси відтавання впливають також наявність достатньої кількості поталої води в міжклітинниках і ступінь зневоднення рослини під час заморожування під час позаклітинного льодоутворення (рис. 12).

На підставі отриманих даних можна припустити наступний характер відмирання замерзлих клітин за швидкого обігріву. У сильно зневоднений протопласт миттєвонадходить потала вода в такій кількості, що нею ушкоджується ядро, хлоропласти і цитоплазма, але плазмалема відновлює свою напівпроникність, яка потім втрачається. Ймовірно, за таких умов відбувається швидкий зсув структурних часток відносно одна одної, що призводить до руйнування наявної субмікроскопічної організації протопласта. Після цього він відмирає. Якщо усмоктування такої ж кількості поталої води протікає повільно, то орієнтування часток відносно одна одної зберігається, клітина залишається живою. Відмирання сильно зневоднених рослин після миттєвого відтавання подібне до витоку розчинних речовин з насіння на початку їхнього набрякання. Численні досліді не тільки з насінням, але і з пилковими зернами, спорами, лишайниками та іншими об'єктами показують, що мембрани можуть нормально функціонувати тільки за вмісту в клітинах не менше 20–30 % води. За більш сильного зневоднення мембрани стають пористими і проникними для розчинених речовин: амінокислот,



*Рис. 12 – Загартовані пагони берези бородавчастої, які відтанули за різних умов після охолодження до –20 °С (за І. І. Тумановим)
а – у воді 30 °С; б – у повітрі 2 °С 30 хвилин, а далі у воді 30 °С;
в – у повітрі 2 °С 2 години, а далі у воді 30 °С; г – у повітрі 2 °С*

цукрів, органічних кислот тощо. Звичайно такий фізіологічний стан мембран є оборотним. Після підвищення вмісту води в клітинах витік речовин з них припиняється.

Методи діагностики морозовитривалості деревних рослин

Перехід рослин у стан спокою в короткі осінні дні за низьких температур – широко розповсюджене явище серед вищих рослин. Ступінь морозовитривалості рослин визначається тією підготовкою до зимових умов, яку вони проходять під час літньо-осіннього періоду. Появі ушкоджень деревних рослин сприяють не тільки низькі температури протягом зими, але й умови вегетації рослин улітку та восени. Молоді дерева, що швидко ростуть, часто ушкоджуються набагато сильніше від морозу, ніж старі, у яких ріст іде менш інтенсивно. Морозовитривалість сянців залежить від того, у якій географічній зоні було вирощене батьківське дерево, тобто на онтогенез рослини впливає екологічний фактор. Органи і тканини рослин відрізняються різною глибиною спокою. Найбільш глибокий спокій мають пагони та криючі луски бруньок; неглибокий спокій спостерігається у внутрішніх частинах бруньок і в коріннях.

Практика порушує питання про необхідність розробки методів, що дозволяють проводити оцінку зимостійкості та морозовитривалості деревних рослин і можливості прогнозу з осені на перезимівлю рослин за цих умов. Методи визначення морозовитривалості деревних рослин можна поділити на прямі та непрямі.

Прямі методи визначення морозовитривалості

1. Польовий метод діагностики заснований на реєстрації ушкоджень, що з'являються за природних умов пізньої осені, суворою зимою та навесні.
2. Метод штучного проморожування в холодильних камерах відділених від дерева пагонів, або проморожування пагонів на дереві в підвісних холодильних камерах.
3. Прямий лабораторний метод заморожування зрізів або шматочків тканин у криогідратних розчинах або в охолоджувальних сумішах.
4. Мікроскопічний метод заморожування безпосередньо на столику мікроскопа.

Непрямі методи визначення морозовитривалості рослин

1. Метод визначення морозовитривалості за діяльністю каталази. Активність каталази визначалася за відношенням швидкості розкладання

пероксиду водню за 25 °С до швидкості розкладання за 15 °С під впливом витяжки з листя. На підставі отриманих даних проводилося обчислення температурного коефіцієнта. Більш висока активність каталази у рослин характеризує знижену стійкість до морозу. Визначення активності каталази дає можливість робити висновки про стан рослин узимку.

2. Метод морфо-фізіологічний. Заснований на визначенні швидкості розпускання бруньок на зрізаних пагонах за лабораторних умов і на спробі встановлення залежності між анатомо-морфологічними ознаками та морозовитривалістю. Метод включає також вивчення змін властивостей протоплазми, фізіолого-біохімічних процесів, що відбуваються в ній, а також змін запасних поживних речовин.

3. Метод визначення морозовитривалості за ступенем диференціації точок росту. В основу методу покладено теорію стадійного розвитку рослин.

4. Метод визначення морозовитривалості за динамікою зміни запасних поживних речовин (цукрів, крохмалю, білків, ліпоїдів, дубильних речовин, геміцелюлоз тощо).

5. Метод визначення морозовитривалості за глибиною стану спокою клітин і тканин рослин. Встановлення зміни важливих життєвих функцій рослин, що ведуть до припинення або уповільнення росту та підвищують морозовитривалість.

Про глибину спокою в рослин і, відповідно, їхньої морозовитривалості можна робити висновки за наступними ознаками:

- ☞ Відсутністю плазмодесм, як однією з ознак стану спокою рослин.
- ☞ Спостереженням за процесом відокремлення протоплазми, яке може включати візуальне визначення, спостереження на постійних препаратах, визначення за формою плазмолізу, за можливістю виділення цілих протопластів із клітини.
- ☞ Плазмолітичний метод визначення стану спокою.
- ☞ Проникність і здатність до набухання протоплазми. Час настання ковпачкового плазмолізу в розчинах за дії роданідів.
- ☞ Перетворення запасних поживних речовин.
- ☞ Міцність зв'язку ліпоїдів і дубильних речовин з білками протоплазми та стійкість їх до температурних впливів.

Відсутність плазмодесм. У вегетуючому стані у рослин спостерігаються плазмодесми, що проникають через пори стінок клітин і з'єднують протопласти сусідніх клітин один з одним. Під час переходу рослин до стану спокою, у зв'язку зі зміною обміну речовин, плазмодесми роз'єднуються та втягуються усередину клітин, протоплазма відокремлюється від стінок клітин і протоплазматичний зв'язок між клітинами роз'єднується.

Спостереження за процесом відокремлення протоплазми. Відокремлення протоплазми може бути виявлене під час безпосереднього перегляду під мікроскопом зрізів живих рослин: пагонів, бруньок, точок росту деревних та деяких зимуючих трав'янистих рослин. Картина відокремлення протоплазми трохи нагадує плазмоліз. Протоплазма в багатьох місцях відходить повністю або частково від стінок клітин. Це може відбуватися лише за досить сильного зневоднення клітин, тому добре буває помітним лише узимку (грудень, січень та лютий). За числом клітин з відособленою протоплазмою можна робити висновки про глибину спокою: ніж більше таких клітин, порівняно із загальним числом клітин у полі зору мікроскопа, тим глибше спокій.

Плазмолітичний метод визначення стану спокою. Для встановлення відокремлення протоплазми може бути використаний характер плазмолізу в клітинах рослин у розчині сахарози. Якщо процес відокремлення протоплазми не виявляється мікроскопічно, то визначити, чи перебувають клітини в стані спокою, можна за формою плазмолізу в молярному розчині сахарози або хлористого натрію. Для цього приготовлені зрізи поміщають у краплю розчину й переглядають під мікроскопом. У клітинах вегетуючих рослин у цих розчинах відбувається увігнутий плазмоліз, що переходить в опуклий через певний проміжок часу (звичайно через 30–60 хв). У клітинах рослин, що перебувають у стані спокою, завжди спостерігається плазмоліз опуклої форми. Стан протоплазми в період переходу рослини в спокій або виходу зі спокою характеризується змішаним плазмолізом, а саме: в одних клітинах спостерігається увігнутий, а в інших – опуклий плазмоліз. Опуклий плазмоліз у клітині, яка знаходиться у стані спокою, спостерігається тому, що протоплазма у цьому стані втрачає зв'язок з оболонкою клітини.

Слід зазначити, що взимку не можна робити висновки про в'язкість протоплазми за формою плазмолізу внаслідок відокремлення протоплазми. Форма плазмолізу в цю пору року є типовим показником процесу відокремлення протоплазми.

Проникність і набрякання протоплазми. Час настання ковпачкового плазмолізу є показником ступеня проникності та набрякання протоплазми. Для визначення ступеня проникності колоїдів мезоплазми можна використовувати ковпачковий плазмоліз, який під дією молярного розчину роданистого калію у клітинах, які перебувають у спокої, утворюється плазмоліз опуклої форми. Потім під впливом плазмолітика, який проникає у мезоплазму, відбувається її набрякання з утворенням так званих ковпачків. За утворення

ковпачкового плазмолізу набряклу мезоплазму вдається виявити під мікроскопом. ніж більш зимостійка рослина, тим глибше її спокій, тим більше часу потрібно для виявлення ковпачкового плазмолізу в молярному розчині роданистого калію. Звичайно в клітинах у стані спокою ковпачковий плазмоліз настає не раніше, ніж через 10 хв, у той час як у клітинах вегетуючих рослин протягом 1–3 хв.

Перетворення запасних поживних речовин. Встановлено, що зниження вмісту крохмалю та накопичення цукрів і жирів характеризує стан спокою. У більшості злаків і деяких інших трав'янистих рослин перетворення речовин під час переходу їх у зимостійкий стан не відбувається утворення ліпоїдів. Тому якість підготовки до зими клітин трав'янистих рослин можна встановлювати за ступенем відокремлення протоплазми та відсутності плазмодесм. Для морозотривких порід характерне утворення ліпоїдних шарів на поверхні протоплазми, що містять дубильні речовини. Спостереження за цими перетвореннями проводяться за допомогою мікрореакцій.

Реакція на виявлення крохмалю. Крохмаль виявляється за йодною реакцією в розчині Люголя (*в 10 мл води розчиняють 2 г йодистого калію, потім 1 г йоду, після чого розчин у мірній колбі доводять до 100 мл*). У цей розчин поміщають зріз на 5 хв; крохмаль забарвлюється у фіолетовий колір. Якщо крохмаль забарвлюється в чорний колір, то необхідно розчин Люголя розбавляти водою доти, поки крохмаль не буде забарвлюватися у фіолетовий колір. Під час переходу рослин у стан спокою починається перетворення крохмалю з утворенням речовин, що дають реакцію тільки з осмієвою кислотою. З настанням більш глибокого спокою виявляються реакції із Суданом III та з осмієвою кислотою і шарлахом. Ці перетворення крохмалю спостерігаються тільки в зимові місяці.

Визначення цукрів зручніше робити у витяжках із тканин рослин шляхом нанесення їх на папір і наступним розгоном за методом, запропонованим А. Н. Бояркіним.

Реакція на жири й ліпоїди. Реактивом на жири й ліпоїди служать речовини осмієвої кислоти, судану III і шарлаху. Реакцію з осмієвою кислотою проводять у такий спосіб. Зрізи поміщають у краплю 0,5 % водного розчину осмієвої кислоти на 5 хв, після чого їх переносять у краплю гліцерину на покривне скло та переглядають під мікроскопом (переглядати зрізи під мікроскопом в осмієвій кислоті не можна, тому що її пари отруйні). Жири, у результаті випадіння осмію, чорніють. Крім жирів, осмію забарвлює продукти розпаду крохмалю, що переходять у жири. В осінній період клітини деревних рослин звичайно заповнені крохмалем, причому реакція на жири,

як правило, при цьому відсутня. У початковий період стану спокою слабка реакція з осміевою кислотою виявляється в окремих клітинах. Пізніше за більш глибокого перетворення стає позитивною реакція із Суданом III і шарлахом. Реакція з осміевою кислотою менш характерна, тому що з осмієм реагують і дубильні речовини, але їхнє забарвлення трохи відрізняється від забарвлення на ліпоїди та жири. Якщо ліпоїди та жири забарвлюються в чорний колір, то дубильні речовини – у сірий.

Реакції із суданом III і шарлахом більш специфічні, але і вони реагують не тільки з жирами, але і смолами. Для приготування розчину судану III 0,01 г Судан III розчиняють в 5 мл 90 ° спирту, після чого до розчину додають 5 мл гліцерину. Для приготування розчину шарлаху насичений розчин шарлаху в бензолі перед використанням розбавляють спиртом у 8 разів. Більш стійкими рослинами до дії низьких температур є ті, у яких інтенсивніше протікає реакція з осміевою кислотою, шарлахом та суданом III. Відсутність реакції на жири в ростових бруньках характеризує стан вегетації. На початку входження деревних рослин у стан спокою в клітинах виявляється почорніння протоплазми від осміевої кислоти лише в окремих клітинах квітколожа та серцевини й у крайових клітинах криючих лусок. Така ж реакція спостерігається й у неморозостійких рослин, причому реакція надалі не підсилюється, і бруньки зимують у такому стані. Клітини точки росту не дають реакції з осміевою кислотою. У тканинах слабо морозостійких рослин у період спокою почорніння від осміевої кислоти виявляється в клітинах квітколожа та серцевини, і спостерігається збільшення числа забарвлених шарів у криючих лусках. У середньостійких сортів у стані спокою в клітинах бруньок і пагонів реакція з осміевою кислотою інтенсивна в клітинах серцевини, квітколожа та у клітинах криючих лусок. У точці росту реакцію дають тільки крайові клітини епідермісу. У морозотривких сортів у стані спокою реакція підсилюється, захоплюючи в бруньці значне число шарів і епідермальних клітин меристеми, серцевини бруньок криючих лусок. На зрізі з 2-літніх пагонів реакція з'являється в окремих клітинах корової паренхіми. У найбільш морозотривких рослин під дією осміевої кислоти вміст клітин забарвлюється в інтенсивно чорний колір на всьому зрізі бруньки та пагона. Ця реакція добре виражена в зимові місяці.

Крім того, у протоплазмі клітин бруньок і пагонів деревних рослин виявляються включення жирів, оточені білком, які являють собою запасні речовини. Установити наявність таких включень можна шляхом подвійної обробки зрізів реактивами на білок (ксантопротеїнова або біуретова реакції) і на жири (шарлахом).

Біуретова реакція. Готують два розчини: 1) 40 % розчин їдкового калію або натрію, 2) 1 % розчин мідного купоросу. До краплі першого розчину на предметному склі додають краплю другого розчину, у неї поміщують зріз і злегка підігрівають протягом 10 хв. Зріз забарвлюється у фіолетово-блакитний колір, на тлі якого виявляються включення, що мають світлу середину і темні краї. За фзабарвлення цього ж зрізу шарлахом середина цих включень забарвлюється в червоний колір, а краї – у фіолетово-блакитний.

Ксантопротеїнова реакція. У міцну азотну кислоту поміщують зріз і нагрівають злегка протягом 10–15 хв, після чого додають 1–2 краплі 10 % розчину аміаку. За ксантопротеїнової реакції весь зріз забарвлюється в жовтий колір; на цьому тлі виявляються включення, середина яких забарвлена в оранжевий або червоно-оранжевий колір за додаткової обробки шарлахом, а краї – у жовтий.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ ТА САМОКОНТРОЛЮ

1. Дайте характеристику екологічних груп рослин відносно температурного фактора.
2. Охарактеризуйте холодостійкість рослин, ніж обумовлюються пошкодження рослин низькими позитивними температурами?
3. Які основні причини пошкодження озимих культур у зимовий період? Дайте характеристику поняттям «випрівання», «вимержання» та «випирання».
4. Охарактеризуйте зовнішні пошкодження морозами деревних рослин. Причини їхнього виникнення.
5. Охарактеризуйте процеси, які відбуваються у фазу загартування у трав'янистих рослин.
6. Які умови зовнішнього середовища викликають входження рослин у період спокою?
7. Охарактеризуйте період спокою деревних рослин у зимовий період. Які особливості фізіолого-біохімічних процесів у цей період?
8. Як умови зовнішнього середовища впливають на стан спокою деревних рослин.
9. Охарактеризуйте першу фазу загартування у деревних рослин. У чому її відмінність від зимуючих трав?

Стійкість рослин до абіотичних факторів

10. Яке значення має накопичення цукрів у морозовитривалості рослин?
11. Чому рослини, які мають відокремлену протоплазму, більш стійкі до дії низьких температур, ніж рослини, у яких зберігається зв'язок між клітинами?
12. Охарактеризуйте другу фазу загартування деревних рослин. Що таке вітрифікація води у рослинних клітинах?
13. Як впливають проходження першої фази загартування та глибина спокою на проходження другої фази загартування?
14. Які причини загибелі рослин за умов швидкого відтавання?
15. Які методи діагностики морозовитривалості рослин Ви знаєте?

3 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ПІДВИЩЕНИХ ТЕМПЕРАТУР ТА ПОСУХИ

Іншим температурним фактором, який діє на рослини, є підвищена температура довкілля. За таких умов розрізняють жаростійкість та посухостійкість, оскільки у багатьох регіонах підвищені температури супроводжуються значним зневодненням ґрунту та повітря. Посухостійкість рослин проявляється як здатність переносити 1) *тимчасове або тривале зневоднення* і 2) *перегрів*. Жаростійкість рослин складається з двох величин: 1) *здатність протистояти підвищеній температурі навколишнього середовища (теплотривкість)* і 2) *здатність витримувати дію прямої сонячної радіації (геліостійкість)*. Поняття перегріву позначається терміном «жаростійкість». Слід зазначити, що в обох випадках відбувається підвищення температури тіла рослини, але воно особливо згубне в другому випадку, тому що, крім перегріву, до нього приєднується фотодинамічна дія прямих сонячних променів.

3.1. ГЕЛІОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН



Рис. 13 – Плантація кави

Проблема геліостійкості рослин була виявлена під час спостережень за тропічною рослиною кави (*Coffea robusta*, рис. 13), що є стійкою до підвищеної температури повітря, але не має достатньої геліостійкості і сильно ушкоджується дією прямих сонячних променів. Тому в тропіках кави культивується під пологом більш високих дерев. Спостерігаються цілком нормальні зелені кущі кави під пологом акацій і червоне листя у кави, що культивувалася на прямому сонячному світлі на невеликій ділянці за однакової температури. Аналогічне явище спостерігається у вівса за польових умов, де під впливом сонячних променів нижні листки рослин набували червоного забарвлення, у той час як у суховійній камері фітотрона це відбувається в слабкому ступені.

Багато рослин, що не мають досить високої геліостійкості (тіньовитривалі), мають ряд добре відомих пристосувань для протистояння прямому сонячному перегрівові. У цьому відношенні класичним об'єктом є кислиця,

яка при сильному освітленні завжди складає своє листя. Відомо, що у багатьох рослин, що не можуть змінити положення своїх листків, змінюють своє положення хлоропласти. Це явище зустрічається частіше, ніж прийнято вважати. Відомо, що часто рослина бореться фізіологічно, шляхом набуття високої стійкості до цього несприятливого фактора. Л. Н. Бабушкін відзначив наявність адаптації фототаксису хлоропластів залежно від інтенсивності світла (рис. 14). Він показав також, що характеристика фототаксису хлоропластів добре відбиває світлолюбивість рослин, а величина світлолюбивості знаходиться в межах спадковості для цього виду. Зменшенню інсоляції служать і пристосування у компасних рослин, що займають визначене положення до сторін світу, наприклад, у рослини *Lactuca scariola* (рис. 15). Цьому ж служать і всі численні випадки вертикального розташування листя у багатьох рослин, що дуже характерно для австралійських евкаліптів. Безсумнівно, дуже велику роль в ушкодженні рослин відіграє не тільки інтенсивність сонячної радіації, але і її спектральний склад. Штокер указує, що спектр сонячних променів у пустелі істотно відмінний від такого в умовах Середньої Європи, і пов'язує це з великою сухістю і високим вмістом пилу в атмосфері пустелі. За даними М. І. Сидорина, живе листя різних сільськогосподарських рослин поглинає приблизно до 80–84 % падаючої на них світлової сонячної радіації. Інша частина відбивається і пропускається листям. Пряма сонячна радіація поглинається в межах від 41 до 55 %, за цього пряма сонячна радіація відбивається і пропускається в рівній кількості. У поглинанні сонячної радіації 3/4 світлової і половина прямої приходяться на частку хлорофілу. Анатомічна будова листка позначається на величині поглинання сонячних променів. Нижня сторона листка поглинає на 12–13 % сонячного світла менше порівняно з верхньою. Особливо впливають на поглинання волоски, часто розташовані на нижній поверхні. У цьому випадку різниця в поглинанні світла між верхньою і нижньою поверхнями складає вже 20–28 %. У рослин, що мають ізолатеральну будову листя (кукурудза), поглинання світлової сонячної радіації відбувається однаково як з нижньої, так і з верхньої сторони.

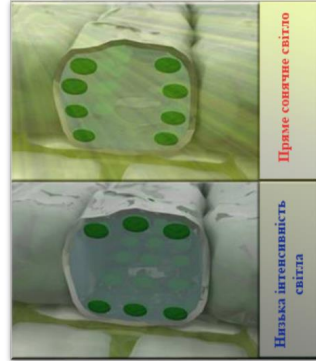


Рис. 14 – Розташування хлоропластів у геліостійких рослин (схема з Інтернету)



Рис. 15 – Розташування листя латука компасного у тіні та на світлі

М. І. Сидорин, вивчаючи розкладання хлорофілу у відмерлих тканинах рослин і порівнюючи свої результати з даними К. А. Тімірязєва, отриманими з живим листям, дійшов висновку, що вицвітання жовтих пігментів (каротину і ксантофілу) йде швидше, ніж хлорофілу. Їхню підвищену чутливість він пояснює фотоокисною здатністю хлорофілу. Він показав, що на прямому сонячному світлі і на ослабленому в

тому або іншому ступені вицвітання підкоряється основному закономірності про пропорційність між хімічною дією світла і його напруженістю. Було також встановлено, що найбільш активними променями, що викликали вицвітання, є червоні промені спектра. Ультрафіолетові й інфрачервоні промені не беруть участі у вицвітанні тканин у відмерлих рослин, а синьо-фіолетові – менш активні, ніж червоні, і значно більш активні, ніж зелені. Тобто спостерігається повна аналогія між променями, що обумовлюють фотосинтез і вицвітання хлорофілу у відмерлих тканинах рослин. Отже, положення листя стосовно сонячного світла має важливе значення. Орієнтоване під кутом до прямої сонячної радіації листя зменшує поглинання сонячної радіації, і цим, безсумнівно, зменшує небезпеку перегріву листя сонячними променями. Анатомічна будова листя і профільне положення хлоропластів на стінках клітин також служать цій меті.

Згідно з даними І. А. Шульгіна, у рослин як у процесі філогенезу, так і в онтогенезі відбувається адаптація до світлового режиму. У ході онтогенезу у рослин збільшується поглинаюча здатність. У кожного наступного листка зростає вміст пігментів, число хлоропластів у клітині і їхня фотоактивна поверхня. У той же час вміст хлорофілу в окремому хлоропласті знижується, що явно свідчить про зростаючу стійкість рослин до радіаційного режиму. Про це ж говорить і зростаюча ксероморфність листів верхніх поверхів. Таким чином, геліостійкість в онтогенезі покритонасінних рослин зростає. Очевидно, у більш пристосованих до радіаційного режиму рослин хлоропласти більш рухливі і можуть у випадках максимального фоторежиму приймати захисні положення.

Вивчення впливу прямого освітлення у 40 видів рослин підтвердило висновки В. Н. Любименко, який поділяв рослини на три групи: **1) тіньові**

(*тіньолюбіві*); 2) *тіньовитривалі* і 3) *світлолюбні (геліофіти)*. До тіньових можна віднести рослини, у яких хлоропласти не переміщуються ні на розсіяному, ні на прямому світлі. До них відносять багато мохів, конвалія (*Convallaria majalis*) та інші рослини. На прямому сонячному світлі у них відбувається ушкодження хлоропластів. До тіньовитривалих належать рослини, у яких на розсіяному і прямому світлі хлоропласти переміщуються на бічні стінки і перевертаються, займаючи профільне положення. Такими є мокриця, буквиця, мох *Mnium*. Все-таки в них за тривалої дії витримування на прямому світлі відбувається ушкодження хлоропластів, зокрема їхнє розбухання. У геліофітів можна розрізнити три групи зі зростаючою геліостійкістю. Хлоропласти в них переміщуються, перевертаються, але не ушкоджуються, у деяких з них хлоропласти купчуються в нижній частині кліток при більш тривалих експозиціях. Це велика група мезофітних рослин. До них можна віднести конюшини, борщівник, щавель, манжетку, овес, кульбабу.

3.2. ПОСУХА ТА ЇЇ ВПЛИВ НА РОСЛИНИ

Посухою називається явище, пов'язане з циркуляційними процесами в атмосфері під впливом сонячної радіації, у результаті чого, а також завдяки обертанню Землі виникають циклони, що приносять дощову і посушливу погоду. В. Г. Ротмістрів характеризує посуху як бездощовий період, що призводить до вичерпання засвоєваної рослиною вологи. У цьому розумінні посухи зовсім упущений вплив температури, що також відіграє важливу роль за посух. А. А. Камінський дійшов висновку, що типовою особливістю посухи є стійке підвищення температури повітря в денні години (13 год) на 0,5 °С на добу, що у випадку тривалої відсутності опадів може привести до великого підвищення температури, особливо в південних широтах, – вище 40 °С. Таким чином, А. А. Камінський врахував вплив температури, але ігнорував вплив посухи на рослину. У словнику С. П. Хромова і Л. І. Мамонтова посуха визначається в такий спосіб: *«Тривалий період навесні або влітку з опадами значно нижче норми за підвищених температур повітря, у результаті чого вичерпуються запаси вологи в ґрунті (шляхом випаровування і транспірації) і створюються несприятливі умови для нормального розвитку рослин, а врожай польових культур знижується або гине»*. У цьому визначенні відзначений вплив температури, первинність атмосферної посухи і зниження врожаю, але зовсім ігнорується зниження

відносної вологості повітря або, краще сказати, дефіциту насичення повітря парами води, що відіграє значну роль у збільшенні транспірації рослин.

А. А. Камінський розрізняє два типи посухи: 1) *посухи, пов'язані з областями високого тиску в південній частині стаціонарних антициклонів* і 2) *посухи, пов'язані з областями зниженого тиску за наявності на північ від них антициклону*. Останній тип посухи характерний, наприклад, для Середньої Азії. Крім того, посухи можуть супроводжуватися суховіями, що в більшості випадків збігаються з антициклоном. Під суховієм метеорологи розуміють вітер з високою температурою і низькою відносною вологістю повітря (з великим дефіцитом вологості).

Крім того, слід зазначити явище імлі, на яке звернув увагу П. А. Сафонов. Він вважав, що імла впливає на рослину шляхом посилення випару. У результаті цього відбувається висушіння рослини. П. А. Сафонов, однак, відзначає пряму залежність дії імлі від температури повітря і ґрунту, сили вітру і частки впливу пилу, що носить в повітрі, тобто визнає комплексний характер її впливу. У словнику С. П. Хромова і Л. І. Мамонтова імла характеризується в такий спосіб: *«Більш-менш сильне помутніння повітря зв'язаними в ньому часточками пилу, диму, гару»*.

У своїй роботі Г. Т. Селянінов відзначає, що бездощів'я, яке супроводжується підвищеною температурою, яка значно перевищує кліматичну норму, є основною метеорологічною характеристикою атмосферної посухи. У той же час низьку відносну вологість він вважає явищем, їй супутнім. Г. Т. Селянінов указує на наявність холодних весняних посух у той період, коли ярові культури тільки починають вегетувати, і їхня коренева система розташовується у верхньому шарі ґрунту. У зв'язку з цим подібні посухи можуть бути дуже губними.

Я. І. Фельдман і Л. А. Чубуков дають характеристику погоди і клімату посушливих районів у зональному розрізі від європейського і західносибірського лісостепу до суворих пустель Середньої Азії. Автори застосували метод вираження багаторічного режиму погоди, тобто клімату, за допомогою комплексів метеорологічних елементів, що спостерігаються одночасно, за системою, запропонованою Є. Є. Федоровим. Згідно з цим підходом, вся погода доби поділяється за певними градаціями на типи погоди, а останні – на 16 класів. У плані вивчення посухостійкості і жаростійкості рослин найбільший інтерес представляють типи суховійно-посушливої погоди (табл. 1).

Типи суховійно-посушливої погоди за Фельдманом, Чубуковим

t °C	Відносна вологість, %	Інтенсивність дії	t °C	Відносна вологість, %	Інтенсивність дії
22,5–27,5	21–40	Слабка	27,5–32,5	0–20	Сильна
27,5–32,5	41–60		32,5–37,5	21–40	
22,5–27,5	0–20	Середня	32,5–37,5	0–20	Жорстока
27,5–32,5	21–40		37,5–42,5	0–20	Украї жорстока
32,5–37,5	41–60				

Ще одне визначення посухи, яке враховує не тільки відсутність опадів, але і високі температури повітря, дає А. М. Шульгін: *«Посуха – явище, яке відбувається в ґрунті та атмосфері, що виникає за тривалої відсутності опадів, високих температур повітря в сполученні зі значною випаровуваністю, у результаті чого порушується водний баланс і рослини різко знижують свою продуктивність»*.

Найбільшу чутливість рослини мають до швидкого (раптового) настання атмосферної посухи. У різко континентальному кліматі раптові перепади температури спостерігаються досить часто. Вони в ряді випадків пов'язані зі спадом температури або її підвищенням. Ці порушення і можуть викликати сильні ушкодження рослин. Іншими словами, рослини не встигають у нетривалий термін адаптуватися до умов, що змінилися, і пройти процес загартовування до цих факторів. Це особливо позначається на зрощуваних культурах. Визначальним моментом ушкодження і загибелі рослин від раптової посухи буде значною мірою не тільки абсолютна, але і відносна величина зміни факторів. Іншими словами, ушкодження і загибель рослин будуть залежати від ступеня їхньої загартованості в період, що передував посусі, і самого розмаху стрибка (головним чином падіння відносної вологості і підвищення температури) протягом одного або декількох днів, а потім, звичайно, і від абсолютних величин напруги тих же факторів. Як приклад можна привести результати спостережень В. Р. Заленського. За один день середньодобова відносна вологість знизилася на 27 %, а за наступну добу – більш ніж на 50 %. Середньодобова температура повітря зросла на 6 °C. Спостерігався хлороз, тобто побіління, пожовтіння і побуріння листів. В іншому режимі відзначений повільний підйом температури (на 1 °C на год) до порівняно невисоких меж (25–28 °C) за зниження відносної вологості до 19–22 % (дефіцит вологості 19–22 мм) і сильному вітрі (7–8 м/с). Тривала дія (4–10 год) цих умов викликає підсихання листків у зеленому

стані. Тут виявлявся ефект висушення (захоплення) у люпину, червоного перцю й озимого жита.

Залежно від водопостачання рослини виявляють неоднакову стійкість до атмосферної посухи. Кращий водний баланс рослини обумовлює більш інтенсивну транспірацію і відповідно менше ушкодження від атмосферної посухи. Таким чином, між вмістом доступної води в ґрунті і дією атмосферної посухи існує дуже тісна залежність.

3.3. КЛАСИФІКАЦІЯ РОСЛИН ВІДНОСНО РЕГУЛЯЦІЇ ВОДООБМІНУ

За здатністю регулювати свій водний режим усі рослини можна поділити на дві великі групи: 1) *пойкілогідрових* і 2) *гомеогідрових* рослин (Walter, 1931, 1967). Перші не регулюють свій водний режим, а другі мають численні анатомічні, біохімічні і фізіологічні пристосування для регулювання свого водного режиму. До останньої групи належить найбільше число існуючих видів на нашій планеті. Відомо, що уже починаючи з групи мохів серед наземних рослин виділяються три групи рослин, а саме: *пойкілогідрофітів*, *пойкіломезофітів* і *пойкілоксерофітів*. Дві перші групи пойкилогідрових рослин не виносять зневоднення до повітряно-сухого стану й у природі живуть у сирих місцях. Третя група – пойкилоксерофіти – здатна виносити без шкоди таке повне зневоднення і переходити при цьому в стан криптобіозу (анабіозу). Однак майже у всіх рослинних організмів у результаті статевого і безстатевого розмноження виникають утворення, здатні переходити в стан криптобіозу (спори, конідії, аутоспори, акінети, зигоспори, партеноспори). У покритонасінних рослин утворюються спеціальні органи відтворення – насіння або плоди, що до свого проростання знаходяться в криптобіозі (анабіозі), і, таким чином, здатні переносити несприятливі умови навколишнього середовища.

Найбільшу досконалість пристосувальних реакцій до умов навколишнього середовища виробили гомеогідрові рослини, здатні регулювати свій водний режим і зберігати сталість кількості води в організмі. Відповідно до сучасної еколого-фізіологічної класифікації всі рослини поділяються на наступні групи (Генкель, рис. 16): *ксерофіти* – посухостійкі рослини, найбільш пристосовані до перенесення посухи; *ксерофітоїди* – мезоморфні рослини з широким діапазоном пристосувань до посушливих умов;

псевдоксерофіти – мезоморфні рослини посушливих місць помешкання, які уникають посухи; *мезофіти* – мешканці місць з достатнім зволоженням; *гігроморфні рослини* – мешканці вологих територій.

Особливу групу у цій класифікації займають *галофіти* – рослини засоленних ґрунтів, які характеризуються низькою доступністю вологи.

3.4. КЛАСИФІКАЦІЯ ТА ОСОБЛИВОСТІ ПРИСТОСУВАНЬ ДО ПОСУХИ КСЕРОФІТІВ

Однією з найбільш пристосованих до перенесення посухи і високої температури груп рослин є ксерофіти. За визначенням Генкеля, *ксерофіти – рослини сухих місць помешкання і сухого сезону, що мають здатність у процесі онтогенезу добре пристосовуватися до посухи (перегріву і зневоднення) завдяки наявності ряду ознак і властивостей, що виникли під впливом умов існування і природного добору в процесі еволюції популяції*. Поняття «ксерофіт» склалося в екології рослин. Протягом довгого часу основну увагу дослідників привертало анатомо-морфологічні особливості будови ксерофітів. Особливо яскраво з ксерофітів виділялася група сукулентів, що, крім своїх анатомо-морфологічних ознак, легко характеризувалася і фізіологічно (запасання води на посушливий період і її ощадлива витрата). Особливості будови і біології сукулентів настільки чітко помітні, що і морфологічно відмінним від них ксерофітам (склерофітам) стали приписувати ті ж властивості. Наприклад, Шимпер вважав основною особливістю ксерофітів низьку інтенсивність транспірації, тобто ощадливу витрату води. З 1916 р., з моменту появи робіт Н. А. Максимова, центр уваги вивчення фізіології ксерофітів і проблеми посухостійкості був перенесений з транспіраційного критерію на вивчення протоплазматичних властивостей, а потім і на особливості обміну. Н. А. Максимов експериментально показав, що ксерофіти, за винятком сукулентів, транспірують або однаково, або в більшості випадків навіть сильніше, ніж мезофіти (рис. 17).

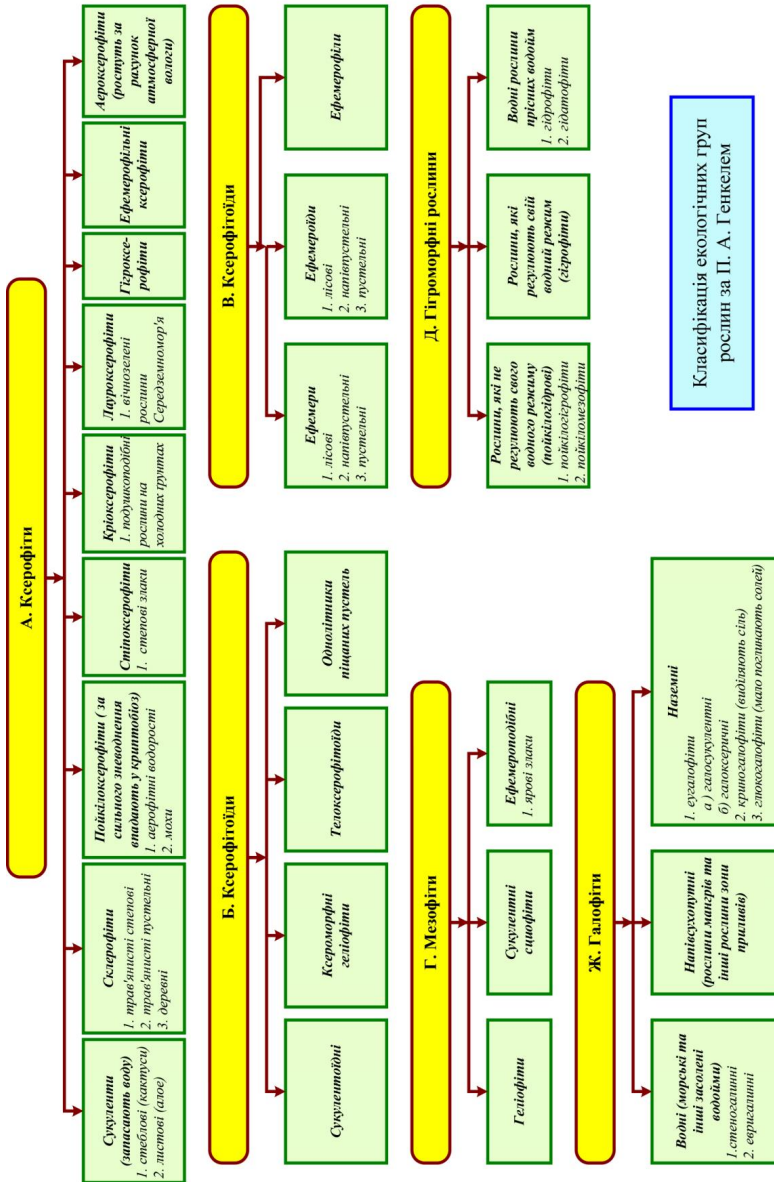


Рис. 16 – Класифікація екологічних груп рослин за відношенням до водного режиму

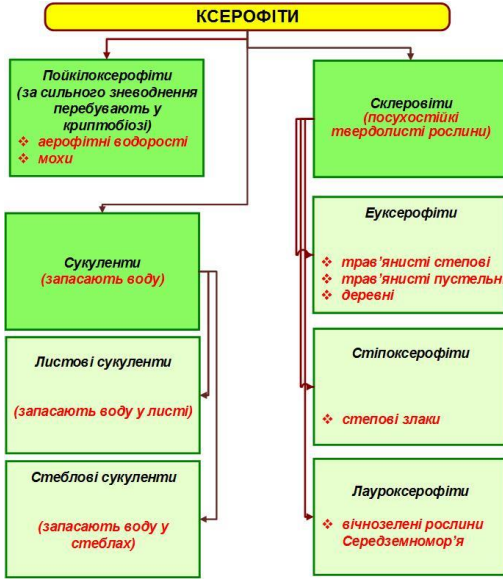


Рис. 17 – Класифікація ксерофітів

насінних рослин. Серед голонасінних пойкилогідрові рослини цілком відсутні.

Походження пойкилогідровості і гомеогідровості пов'язане з переходом рослин на сушу. Одні з них пішли шляхом пойкилогідровості, а інші – гомеогідровості. Перші існували та існують за умов оводнення субстрату (пойкилогідрофіти і пойкиломезофіти), пойкилоксерофіти розвинули в собі здатність переходити за сильного зневоднення в стан прихованого життя – криптобіоз (анабіоз).

Термін анабіоз був запропонований Прейером і означає повернення до життя, він як би характеризує тимчасовий безжиттєвий стан організму. Вважаючи анабіоз не безжиттєвим станом, а прихованим життям (*vie latente*), Кейлін (1959) запропонував

Пойкілоксерофіти.

Раніше уже відзначалося, що увесь рослинний світ поділяється на два типи: пойкилогідрові і гомеогідрові рослини. Перші не регулюють свого водного режиму, а другі його регулюють. До пойкилогідрових рослин належить багато видів різних класів рослинних організмів: аерофітні зелені водорості, синьо-зелені організми, багато грибів, більшість лишайників, ряд печіночних і листостеблових мохів, деякі представники папоротей і папоротеподібних і невелике число покрито-



Рис. 18 – Пойкілоксерофіт *Myrothamnus flabellifolia*
а – стан криптобіозу;
б – у вологому стані

називати цей стан терміном «криптобіоз», що характеризує його більш точно. Навіть у прекрасному зведенні П. Ю. Шмідта анабіоз трактується як зупинка життя і порівнюється з незаведеним годинником. Від цього, власне кажучи, неправильного порівняння відбувається і невірне уявлення про оживання організму, начебто організм виходить зі стану смерті, а не прихованого життя. Життя в криптобіозі не припиняється, а тільки переходить в інший якісний стан, за якого обмін речовин майже цілком зупиняється, а вся організація життя з її структурою і потенційними біохімічними і фізіологічними властивостями зберігається.

Вальтер, а потім А. М. Голдовський стверджують, що здатність рослиної клітини переходити в криптобіоз є досить широко розповсюдженою властивістю, і майже кожна клітина рослин до цього здатна. Правда, Вальтер обумовлює цю здатність клітини відсутністю вакуолі. А. М. Голдовський подібного обмеження не відзначає. П. А. Генкель вважає, що цю властивість має лише спеціальна група рослин – пойкилоксерофіти, а також спори та інші утворення безстатевого або статевого розмноження. Таким чином, у більшості рослин лише в окремі фази їхнього онтогенезу спеціальні органи розмноження здатні входити в криптобіоз. Очевидно, властивість переходити в стан криптобіозу виникла з переходом рослин від водного до наземного способу життя (Walter, 1967). Однак воно збереглося лише у тих організмів, які ростуть у відповідних екологічних умовах, тобто або протягом усього життя, або протягом певного часу випробують перерву у водопостачанні. Такими є аерофітні водорості, які живуть на скелях, каменях, корі дерев або на поверхні ґрунту. Досить імовірно, що в групі мохів, папоротеподібних та покритонасінних криптобіоз виник удруге. Криптобіоз можливий у тих форм, протоплазма яких здатна за сильного зневоднення переходити в стан щільного гелю. Процес гелефікації протоплазми пов'язаний зі здатністю пойкилоксерофітів зберігати енергетичну повноцінність дихання за зневоднення до повітряно-сухого стану. У пойкилоксерофітів кількість органічного кислоторозчинного фосфору, який містить макроергічні сполуки, за зневоднення не руйнується, а залишається на попередньому рівні або навіть трохи збільшується.

У зв'язку з тим, що для пойкилоксерофітів зневоднення є не патологією, а нормою реакції, у них не спостерігається феномену Брілліант, тобто за невеликого зневоднення не відбувається підвищення фотосинтезу, характерного для гомеогідрових рослин. Фотосинтез і дихання у пойкилоксерофітів рівномірно знижуються в процесі зневоднення. Таким чином, феномен Брілліант є типовою захисно-приспосувальною реакцією гомеогідрової рослини на зневоднення (рис. 19).

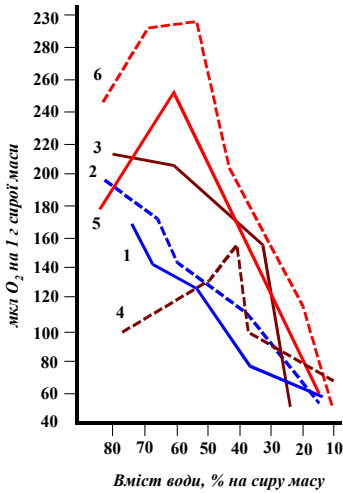


Рис. 19 – Ефект Бріліант

Однією з особливостей пойкилоксерофітів є відсутність у них вакуолей або наявність дуже дрібних вакуолей, вміст яких за впадання в криптобіоз також переходить у гель. Для багатьох аерофітних водоростей характерна наявність плазмо- або цитоконтракції, що дозволяє їм без механічних ушкоджень протопласта переходити в стан гелю. За плазмоконтракції оболонка не зв'язана з клітинною стінкою, а за цитоконтракції завдяки високій еластичності протоплазми клітина як ціле скорочується в розмірах без явищ циторизи, тобто без вгинання оболонки усередину клітини.

У результаті зміни обміну за переходу рослини у криптобіоз відбуваються зміни не тільки в агрегатному стані внутрішнього вмісту клітини, але змінюється і стан води. Вода зберігається у вигляді окремих блокованих груп у краплиннорідкому стані.

Під впливом ДНФ, який роз'єднує окислювання з фосфорилюванням, пойкилоксерофіти втрачають свою здатність переходити в стан криптобіозу, що ще раз підтверджує значення збереження енергетичної повноцінності дихання для цього процесу. Аналогічні процеси відбуваються і за дії натрієвої солі АТФ за рахунок механічних ушкоджень протоплазми у зв'язку з підвищенням її в'язкості.

Утворення вакуолі в рослинному світі як внутрішнього резерву вмісту води мало величезні наслідки для його розвитку, тому що це створило високу і безперервну роботу фотосинтезу і привело до широкого розвитку на суші рослинного світу. Фотосинтез, переривчастий залежно від дощу у пойкилоксерофітів і пов'язаний з вологими місцеперебуваннями на суші у пойкиломезофітів і пойкилогідрофітів, став у останніх менш залежним від навколишнього середовища. Зміна внутрішнього середовища дала широкий простір видоутворенню і підкоренню суші рослинами і, як наслідок, тваринним світом.

Усі типи спор, які знаходяться у стані спокою (багато з аутоспор, зиготи, азиготи, спори, конидії, ендоспори бактерій), знаходяться у криптобіозі, зав-

дяки чому добре переносять несприятливі впливи (високі і низькі температури, тривале зневоднення). Організми, які перебувають у стані криптобіозу також добре переносять несприятливі умови існування. Вони переносять їх у зв'язку з майже повною відсутністю метаболізму, переходом протоплазми в щільний гель, що приводить їх у пасивний стан.

Адаптаційний синдром Сельє, який з'являється за швидкого висушування, є лише у гомеогідрових організмів, які мають цілий ряд захисно-приспосувальних реакцій. Пойкілоксерофіти їх не мають, тому що зневоднення є для них не патологією, а нормою реакції. Адаптаційний синдром Сельє з'являється у пойкілоксерофітів лише у випадку невластивих для них впливів. Пойкілоксерофіти пристосувалися в природі до порівняно повільного висихання (протягом години або декількох годин). Дуже швидке зневоднення є для них патологією і викликає утворення як захисно-приспосувальних реакцій, так і ушкоджень.

Висока стійкість пойкілоксерофітів до низької температури виникає за рахунок того ж самого механізму зневоднення, що і стійкість до зневоднення. Восени за спаду температури сильно знижується пружність водяної пари повітря, завдяки чому і підвищується випаровування, що приводить пойкілоксерофітів до зневоднення і сильного підвищення їхньої морозовитривалості. Стійкість до високих температур пов'язана з дуже високою в'язкістю протоплазми пойкілоксерофітів, які позбавлені вакуолей. Цим же можна пояснити і високу стійкість спор у бактерій та інших організмів. Очевидно, не стільки низький зміст води, а саме відсутність вакуолей (внутрішнього запасу води), а також високий вміст ліпідів і визначає їхню високу жаростійкість.

Сукуленти – це в основному рослини пустелі з товстими м'ясистими стеблами або листям. Морфологічно вони поділяються на два типи: **1) стеблові** (кактуси, молочайні, рис. 20) і **2) листові** (алоє, агаві, рис. 21). Більшість кактусів відрізняються редукцією листя. Стебла з товстою кутикулою, для них характерний розвиток водозапасаючої тканини. Рослини відрізняються у край високою в'язкістю цитоплазми, дуже підвищеною жаростійкістю і дуже низькою еластичністю цитоплазми. Висока в'язкість цитоплазми є однією з причин високої жаростійкості цих рослин. Низька еластичність пояснює їхню нездатність переносити зневоднення. Метаболізм невисокий. Рослини мають потужну, але поверхневу кореневу систему. Запасують воду і повільно її витрачають. Н. А. Максимов назвав їх рослинами-«скнарами», які повинні запасати воду два рази на рік. Характерні для пустель Нового світу. Характеризуються особливим типом фотосинтезу

(СAM-метаболізм). Б. Б. Вартапетян за допомогою важкого кисню $^{18}\text{O}_2$ і важкої води H_2^{18}O відкрив своєрідний кругообіг води у кактусів. Відзначено, що товста кутикула не тільки охороняє ці рослини від утрати води, але і перешкоджає проникненню кисню з атмосфери. Та ж товста кутикула перешкоджає і виділенню в атмосферу кисню, що утворюється в них вдень у процесі фотосинтезу, а також вуглекислоти, що накопичується під час дихання вночі. Крім того, вуглекислота уночі використовується на синтез органічних кислот. У денні години у процесі фотосинтезу один атом кисню вуглекислоти знову відновлюється, обумовлюючи своєрідний замкнутий водний цикл, що веде до періодичної реутилізації кисню.



Рис. 20 – Стеблові сукуленти

Рис. 21 – Листові сукуленти

За умов посушливого клімату різноманітні сукуленти, наприклад, кактуси, каланхое та інші, в процесі еволюції виробили свою власну фізіологічну поведінку, відмінну від інших представників рослин *C₄-типу*. Якщо у типових представників рослин *C₄-типу* існує розділення в просторі процесів фіксації вуглекислого газу та засвоєння його в циклі Кальвіна, то у рослин родини Товстолисті цей процес розділений у часі. Це третій основний шлях первинної фіксації діоксиду вуглецю у зелених рослин, який має назву **метаболізму органічних кислот у товстолистих або СAM-метаболізм** (від англ. *Crassulacean Acid Metabolism*). Цей тип метаболізму поширений серед представників родин Agavaceae, Bromeliaceae, Sactaceae, Asteraceae, Cucurbitaceae, Liliaceae, Orchidaceae та ін. Деякі з рослин здійснюють СAM-метаболізм тільки за певних умов навколишнього середовища, інші є облігатними СAM-рослинами.

СAM-метаболізм є адаптацією до змін навколишнього середовища. Екологічне значення цього типу метаболізму полягає в тому, що такі рослини добре пристосовані до умов сухого спекотного клімату. Прорихи у них

закриті вдень, але широко відкриті вночі. Тому вдень вони запасують той діоксид вуглецю, який звільняється в процесі дихання, а вночі, коли втрати води через транспірацію зведені до мінімуму, вони здатні асимілювати вуглекислий газ з повітря. В умовах *САМ-метаболізму* відношення витрат води в процесі транспірації до фотосинтезу (г води/г асимільованого CO_2) становлять **50–100 одиниць, тоді як у рослин C_3 -типу – 400–500 одиниць, а у рослин C_4 -типу – 250–300**. Кількість продихів у рослин САМ-типу значно менша, ніж у C_3 - та C_4 -типів. До того ж в умовах посухи вони характеризуються мінімальним значенням опору листка. До мінімуму в них зводяться і витрати діоксиду вуглецю при диханні. Досить часто за добу у них майже не спостерігається відтік вуглекислоти.

Хімізм асиміляції діоксиду вуглецю у таких рослин мало чим відрізняється від C_4 -типу фотосинтезу. В нічні години вони поглинають вуглекислоту, утворюючи в результаті фіксації вуглекислого газу чотириуглецеві органічні кислоти, в основному малат. Вдень, коли активно відбувається фотосинтез, малат декарбоксилюється з утворенням триуглецевої сполуки та CO_2 , який включається у відновлювальний пентозофосфатний цикл. Чергування протягом доби цих двох процесів відбувається в одних і тих же клітинах (рис. 22).

Встановлено, що накопичення органічних кислот у темряві супроводжується деградацією крохмалю та утворенням фосфоенолпірувату в ході реакцій гідролізу. Далі значна частина фосфоенолпірувату перетворюється на малат у результаті спільної дії фосфоенолпіруваткарбоксилази та малатдегідрогенази.

Це спричиняє підкислення клітинного соку у нічний час. Як і у C_4 -типу рослин, щавлевооцтова кислота може перетворюватися у САМ-рослин на аспартат, але цей шлях у них менш виражений. Діоксид вуглецю фіксується в цитоплазмі клітин, де локалізований фермент фосфоенолпіруват-карбоксилаза, далі оксалоацетат транспортується у вакуолі.

Удень малат транспортується з вакуолі в цитоплазму, де декарбоксилюється, а звільнений діоксид вуглецю включається у відновлювальний пентозофосфатний цикл. Декарбоксилювання може відбуватися різними шляхами залежно від ферментів, які беруть участь в декарбоксилюванні. Можлива також кооперативна участь малатдегідрогенази та фосфоенолпіруваткарбоксилази.

Новоутворений фосфоенолпіруват може або знову асимілюватися для синтезу вуглеводів, або вступати в метаболічний цикл трикарбонових кислот.

Стійкість рослин до абіотичних факторів

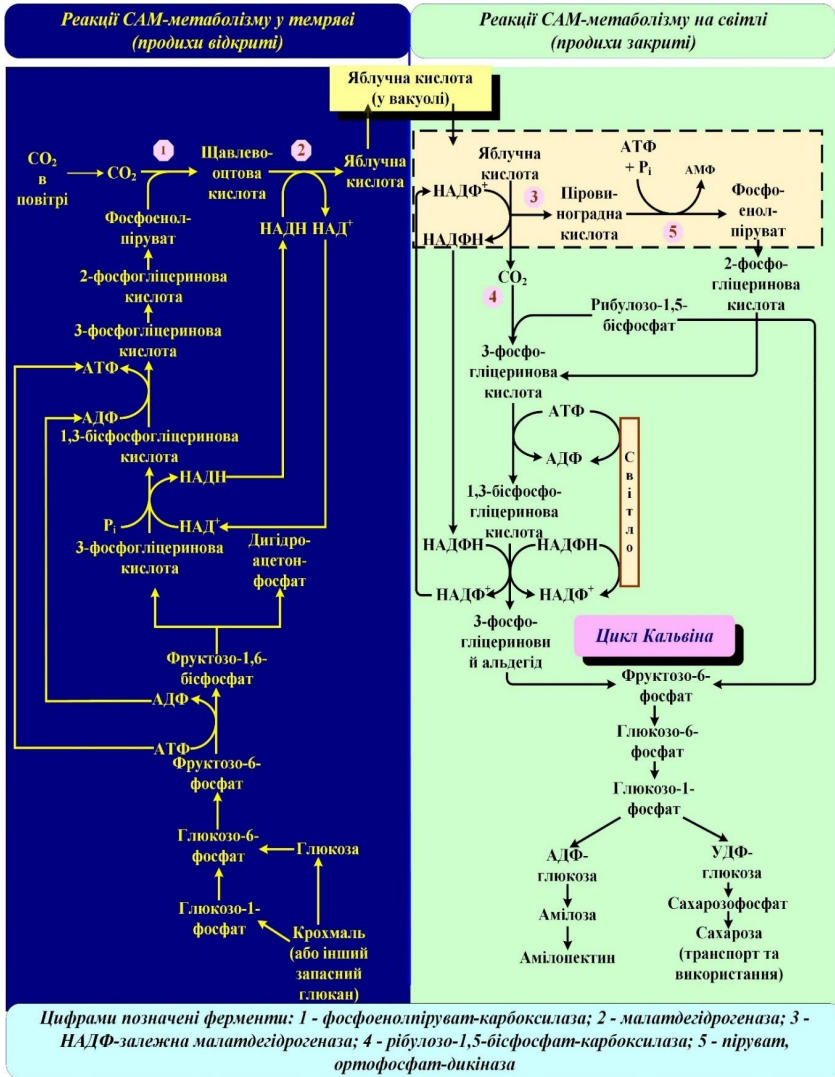


Рис. 22 – Схема фотосинтезу за типом Товстолистих

Енергетичні витрати в процесах САМ-метаболізму пов'язані з підкисленням клітинного соку та декарбоксилюванням C_4 -кислот і фіксацією CO_2 у циклі Кальвіна. На фіксацію та відновлення CO_2 у відновлювальному пентозофосфатному циклі витрачається 3 молекули АТФ та дві молекули

НАДФ·Н₂. При декарбоксилюванні фосфоенолпірувату витрачається 1 молекула *АТФ* та 2 *НАДФ·Н₂* або *НАД·Н₂* (залежно від ферменту декарбоксилювання). Енергія витрачається також при перетворенні *С₃-продуктів* на цукри та крохмаль. Тому в кінцевому підсумку на 1 моль *СО₂* у *САМ-рослин*, які використовують *НАДФ-залежну* малатдегідрогеназу декарбоксилюючи, витрачається **5,5 молей АТФ** та **2 молі НАДФ·Н₂**.

Для рослин САМ-типу також характерне фотодихання, але у зв'язку з тим, що продихи удень у них закриті, вуглекислота практично не виділяється, за винятком тієї частини, яка просочується через кутикулу.

Склерофіти поділяють на ряд груп: *еуксерофіти* (справжні ксерофіти), *лауроксерофіти*, *стіноксерофіти*, *аероксерофіти* тощо.

Еуксерофіти являють собою посухостійку групу рослин, які добре виносять як зневоднення, так і перегрів тканин. Існує дві групи ксерофітів, що різко різняться між собою за інтенсивністю транспірації та іншими властивостями: слабо транспіруючі та інтенсивно транспіруючі форми.

До першої групи належать такі рослини, як *Veronica incana*, *Aster villosus*, *Artemisia glauca* та інші еуксерофіти. Ці рослини характеризуються ксероморфною будовою, глибокою кореневою системою, низькою транспірацією. До кінця літа вони скорочують свою транспірацію і збільшують осмотичний тиск. Вони мають порівняно неглибоку кореневу систему, середній осмотичний тиск клітинного соку і порівняно невисоку транспірацію. Для еуксерофітів характерні висока в'язкість і еластичність цитоплазми і невисока порівняно з іншими рослинами інтенсивність обміну, що якоюсь мірою пояснює їхню підвищену стійкість до перегріву і зневоднення.

До групи інтенсивно транспіруючих форм належать рослини, досліджені в досліджах Максимова (*Falcaria rivini*, *Salvia dumetorum*), які запропонували назвати *геміксерофітами*. Геміксерофіти не здатні виносити значного зневоднення і перегріву і переносять посуху за рахунок інтенсивного процесу транспірації, безупинно поглинаючи воду з глибоких вологих шарів ґрунту або навіть безпосередньо з ґрунтової води.

За умов гарної інсоляції у цих груп рослин спостерігається розходження між температурами листя. Температура листя еуксерофітів завжди була вище, ніж у геміксерофітів. За температур повітря 29–30° С у геміксерофітів температура листя може через значний охолодний ефект транспірації ставати на 3° С нижче температури повітря, тоді як у слабо траспіруючих видів температура листя завжди залишалась на 1–1,5° С нижче температури довкілля. У похмурі дні температури листя у вивчених рослин наближалися до температури навколишнього повітря.

Лауроксерофіти були названі так у зв'язку з одним з характерних її представників – лавром (*Laurus nobilis*). Зовсім унікальна група *аероксерофітів* поки представлена одним видом хвойникових рослин *Welwitschia mirabilis*, що ростуть тільки в пустелі Наміб в Африці. Поширена вона на відстані, що не перевищує 80 км від океану, і в основному існує за рахунок повітряного живлення вологою (тумани).

Стіпаксерофіти (ковила та інші тонконогові) характеризуються здатністю за умов посухи згортати листки у трубки. Продихи у листя цих рослин знаходяться на стороні, яка спрямована у середину трубки. За рахунок цього різко зменшується випаровування води, а відповідно і її втрати. Стіпаксерофіти добре засвоюють вологу короточасних зливових опадів, а також порівняно непогано виносять перегрів. Однак вони виявляють чутливість до зневоднення і переносять лише порівняно короточасну нестачу води в ґрунті.

Багато зі склерофітів як пристосування до економних витрат води за посушливих умов мають особливу форму фотосинтезу, яка отримала назву ***C₄-типу***, який був виявлений польським вченим Г. П. Коршаком (у цукрової тростини) та радянським вченим Ю. С. Карпиловим у дослідях з кукурудзою. Як новий шлях фіксації CO_2 , що принципово відрізняється від *C₃-шляху*, *C₄-шлях* описали австралійські вчені М. Д. Хетч та К. Р. Слек. Рослини з *C₄-типом* здатні до ефективного фотосинтезу за умов інтенсивної сонячної інсоляції, та денних температур 30–35° С. Всі без винятку представники рослин, які мають цей тип фотосинтезу, характеризуються певними специфічними анатомічними особливостями будови листка і мають фотосинтетичні клітини двох типів. Одні з них оточують провідні тканини, тому їх назвали клітинами-обкладками провідних судин або ***кранц-клітинами*** (з нім. Kranz – корона, вінець). Обкладинка судинних пучків, у свою чергу, оточена шаром дрібніших клітин мезофілу (це другий тип клітин). В цілому таку будову листка називають ***кранц-анатомією***. Обидва типи клітин *C₄-типу* містять морфологічно різні хлоропласти: в кранц-клітинах вони часто не мають гран, але містять досить великі крохмальні зерна. Клітини мезофілу мають чітко виражені грани зі стопками тилакоїдів, але включень крохмалю в них немає або він накопичується в незначній кількості. Такі особливості анатомічної будови виявилися досить суттєвими для розподілу фізіологічних та біохімічних функцій між клітинами обох типів. Рослини цього типу в процесі еволюції набули своєрідного метаболічного CO_2 -насоса. Його функція – захоплювати діоксид вуглецю з атмосферного повітря за участі клітин зовнішнього мезофілу та транспортувати до внутрішніх прошарків листка в зону кранц-клітин, де і відбувається асиміляція вуглецю.

систему. Далі малат транспортується з хлоропластів мезофілу в хлоропласти клітин обкладки судинних пучків, ймовірно, через плазмодесми, які поєднують ці клітини. В хлоропластах обкладки відбувається декарбоксилювання малату за участі НАДФ-залежної малатдегідрогенази декарбоксилюючої з утворенням CO_2 та пірвіноградної кислоти (рис. 24).

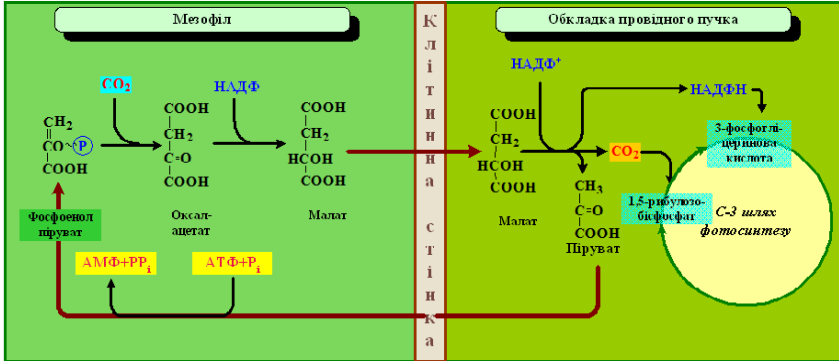


Рис. 24 – Декарбоксилювання НАДФ-залежною малатдегідрогеназою

Звільнений діоксид вуглецю використовується як субстрат рибулозобісфосфаткарбоксилази відновлювального пентозофосфатного циклу і через серію реакцій включається у фруктозо-6-фосфат. Пірвіноградна кислота знову транспортується з хлоропластів клітин обкладки до хлоропластів клітин мезофілу, де перетворюється на фосфопіруват за участі ферменту піруват-ортофосфат-дикінази. Спочатку цей фермент фосфорилується за участі АТФ та неорганічного фосфату з утворенням АМФ, пірофосфату (PP_n) та комплексу ферментфосфат, а потім вже цей комплекс реагує з піруватом з утворенням фосфоенілпірувату. Фосфоенілпіруват в подальшому переноситься з хлоропласту в цитоплазму клітини мезофілу, де знову вступає в реакцію як первинний акцептор діоксиду вуглецю і субстрат для фосфоенілпіруваткарбоксилази. Так замикається цикл реакцій *C₄-типу* фотосинтезу.

Рослини другої групи рослин *C₄-типу* фотосинтезу, які використовують НАД-малатдегідрогеназу, характеризуються значною кількістю мітохондрій в клітинах обкладки. Головними метаболітами, які мігрують між клітинами мезофілу та обкладки, виступають аспартат та аланін.

Стійкість рослин до абіотичних факторів

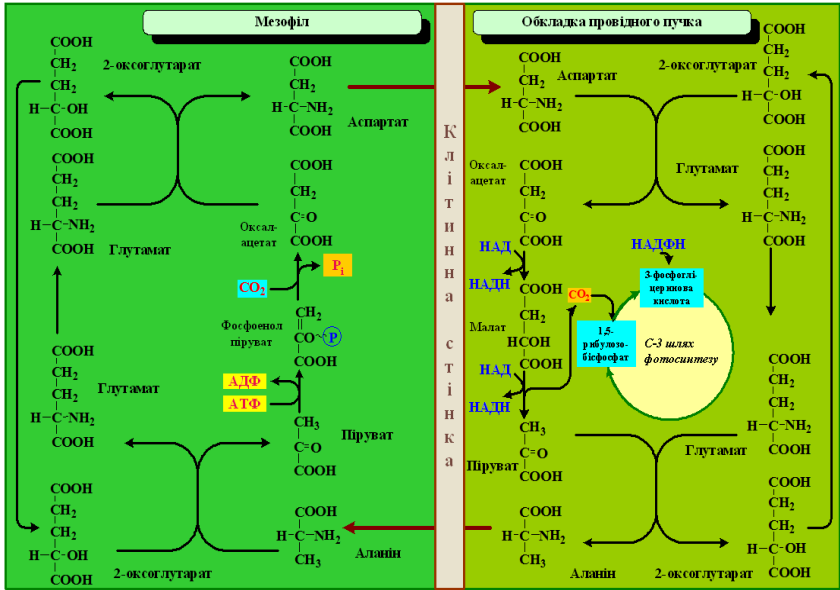


Рис. 25 – Декарбоксілювання НАД-залежною малатдегідрогеназою

Спочатку щавлевооцтова кислота амінується за участі аспартат-амінотрансферази, використовуючи глютамінову кислоту як донора аміногрупи з утворенням аспарагінової кислоти. Через плазмодесми аспарагінова кислота з цитоплазми клітин мезофілу мігрує у мітохондрії клітини обкладки, де відбувається знову обернена реакція трансамінування з утворенням щавлевооцтової кислоти. Там же мітохондріальна НАД-малатдегідрогеназа відновлює її до малату. Малат декарбоксілюється за участі НАД-малатдегідрогенази з утворенням пірвіноградної кислоти та діоксиду вуглецю. Звільнений вуглекислий газ дифундує з мітохондрій в хлоропласти, де включається у відновлювальний пентозофосфатний цикл, а пірват мігрує в цитоплазму, де трансформується ферментом аланін-амінотрансферазою з утворенням аланіну. Аланін переноситься до цитоплазми клітини мезофілу, де за участі аланін-амінотрансферази та новоутвореної α -оксиглутарової кислоти знову синтезується пірват. Останній надходить до хлоропластів мезофілу, де відбувається регенерація фосфоенлпірвату.

Фосфоенлпірват-карбоксилаза локалізована в цитоплазмі клітин обкладки, тому, ймовірно, і декарбоксілювання в них обмежене цитоплазмою.

Стійкість рослин до абіотичних факторів

Рослини С4-типу з декарбоксилюванням за участі фосфоенолпіруват-карбоксилази мають багато спільного з попередньою групою. Так, при карбоксилюванні у цих рослин також утворюються щавлевооцтова кислота та аспартат. Основна відмінність цього процесу полягає в тому, щавлевооцтова кислота у таких рослин декарбоксилюється з утворенням діоксиду вуглецю та фосфоенолпірувату. Виділений діоксид вуглецю використовується як субстрат в реакціях циклу Кальвіна, тоді як участь фосфоенолпірувату ще остаточно не з'ясована. Можливо, він перетворюється на пірвіноградну кислоту, яка піддається трансамінуванню з утворенням аланіну і переноситься назад у клітини мезофілу. Найпершим продуктом фотосинтезу у цієї групи рослин, як і попередньої, є аспартат, який виступає як головний транспортний метаболіт, що мігрує з клітин мезофілу до клітин обкладки. Основним механізмом транспортування є човниковий обмін аспартат-фосфоенолпіруват за участі фосфоенолпіруват-карбоксилази. Якщо аспартат перетворюється на щавлевооцтову кислоту в мітохондріях обкладки, як це спостерігається у рослин попереднього типу, то тоді відбувається транспортування мітохондріями аспартату, щавлевооцтової, оксиглутарової та глутамінової кислот.

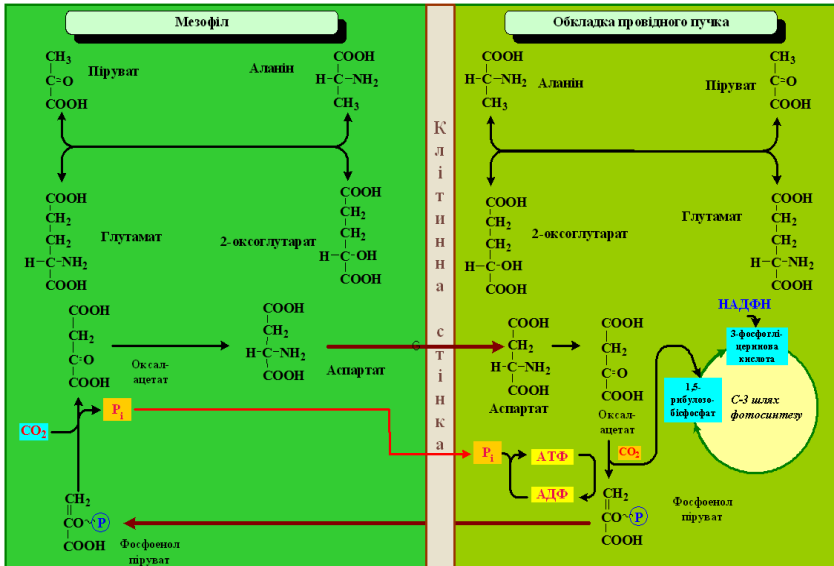


Рис. 26 – Декарбоксилювання фосфоенолпіруват-кіназою

Можливий також обмін: малат – фосфоенолпіруват теж за участі фосфоенолпіруват-карбоксилази та меншою мірою – як другорядний човниковий обмін аспартат – аланін за участі НАД-залежної малатдегідрогенази декарбоксилюючої.

Слід зауважити, що НАДФ-залежна малатдегідрогеназа, аспартат- та аланін-амінотрансферази знаходяться в клітинах мезофілу у всіх рослин *C₄-типу* незалежно від групи.

Причини появи в процесі еволюції рослин *C₄-типу* фотосинтезу не зовсім зрозумілі. Адже утворення чотиривуглецевих кислот на початкових етапах карбоксилювання потребує додатково 2 молекули АТФ. Вважається, що такий тип фотосинтезу необхідний для концентрування діоксиду вуглецю, щоб подолати низьку спорідненість рибулозобісфосфат-карбоксилази до CO₂. Крім того пояснюють, що у *C₄-рослин* більш високий опір дифузії діоксиду вуглецю, ніж у *C₃-рослин*. В цьому випадку концентрація вуглекислоти у рослин *C₄-типу* знижена і знаходиться на рівні, який забезпечує лише карбоксилюючу здатність лише фосфоенолпіруват-карбоксилази. Більш високий опір дифузії газів у рослин *C₄-типу* надає їм велику перевагу перед рослинами *C₃-типу*, оскільки одночасно приблизно в 1,5 рази знижується і випаровування води через продихи. Завдяки такій особливості *C₄-рослини* краще витримують спекотний клімат, але вимушені концентрувати діоксид вуглецю. Ще один аргумент на користь потреби концентрування CO₂ полягає в тому, що у рослин *C₄-типу* знижується активність фотодихання. У зв'язку з тим, що кисень та вуглекислий газ конкурують за рибулозобісфосфат-карбоксилазу, підвищення концентрації останнього в хлоропластах обкладки сприяє підвищенню активності ферменту, знижуючи можливість його оксигеназної активності.

Крім ксерофітів, Генкель виділив особливу групу рослин – *ксерофітоїди*. До них належать стійкі до посухи мезофітні рослини досить широкої екологічної амплітуди. Рослини ці являють собою перехідну групу між справжніми ксерофітами і мезофітами.

До групи *псевдоксерофітів* належать рослини, які мають здатність уникати посухи, швидко закінчуючи свій цикл розвитку. Завдяки цій здатності в період посухи вони знаходяться у стані спокою (насіння, цибулини, кореневища тощо). До цих рослин належать *ефемери* (однорічники, рис. 27) і *ефемероїди* (багатолітники). Одні автори вважають, що ефемери – це типові мезофіти, інші відносять їх до ксерофітизованих мезофітів, треті – до перехідних форм між мезофітами і ксерофітами. Ефемери добре пристосовуються до посушливих умов і мають високу екологічну пластичність.

Уявлення про ефемери як про рослини дуже короткого циклу розвитку вимагає уточнення. Дійсно, багато рослин з цієї групи, щоб уникати посухи, можуть розвиватися як мезофіти.



Рис. 27 – Ефемери: зірочник середній, *Ptilotus exaltatus*, тонконіг однорічний

До ефемерів належить багато багаторічних рослин, які ростуть у посушливих районах степової та лісо-степової зони (рис. 28). Неприятливі умови після короткої вегетації ці рослини переносять у вигляді запасуючих органів, які знаходяться у стані спокою (бульб, цибулин, кореневищ).

Крім ефемерів, є група літніх однолітників пустелі, що, безсумнівно, є стійкими до посухи рослинами, але мають досить велике листя. Це *Agriophyllum latifolium*, *Euphorbia cheirolepi* та ін. Насіння цих рослин проростає тільки за наявності вологої весни. Група ця підлягає більш глибокому експериментальному аналізу. Приблизно можна вважати, що ці рослини належать до групи пустельних ксерофітоїдів, які виявляють значну посухостійкість.



Рис. 28 – Ефемероїди: підсніжник, крокус, тюльпан

Дійсно перехідною групою до ксерофітів є *ефемерофіли* (Генкель, 1946), до яких відносяться багаторічні рослини, що скидають листя в період посухи. До цієї групи можна віднести мигдаль і інші рослини аридних районів, листя цих видів опадає під час посухи і відростає після неї знову.

3.5. ЖАРО- І ПОСУХОСТІЙКІСТЬ МЕЗОФІТІВ

Більшість культурних рослин належить до типу мезофітних рослин, і лише деякі з них мають своїми родоначальниками інші типи рослин. Поняття «мезофіт» можна визначити в такий спосіб. *До мезофітів належать рослини, які мають велику пластичність і пристосовність до навколишніх умов, тією чи іншою мірою можуть переносити короткотермінові водні дефіцити і перегріву і характеризуються збалансованим водним режимом і мезоморфною структурою.* На думку А. А. Тахтаджяна і Н. І. Антипова, мезофіти є основною групою рослин, з яких розвинулися і всі інші: гігрофіти, ксерофіти і деякі галофіти. Вони менш спеціалізовані, і в той же час дуже багато з них мають значну пластичність, що і дозволяє їм змінюватися в різних напрямках. Ця їхня властивість привела в процесі філогенії до змін, що викликали процеси ксерогенезу, гідрогенезу і галогенезу. З іншого боку, це дозволяє і зараз використовувати їхню пластичність у напрямі більшої мезофітизації (застосування зрошення) або ксерогенезу, пов'язаного, однак, не з утратою продуктивності, а з її підвищенням в аридних умовах (передпосівне підвищення посухостійкості). Однак, серед культурних рослин існують великі градації відносно їхніх мезофітних властивостей: від типових мезофітів (томати, огірки та інші) до видів, що належать до категорії ксерофітоїдів або, у всякому разі, дуже жаро- і засухостійких мезофітів (сорго, просо, морква і деякі інші культури). Більш того, навіть і серед мезофітів окремі сорти відрізняються своєю більшою або меншою жаро- і посухостійкістю. Одні з них можуть виносити порівняно тривале наростання залишкового водного дефіциту і невеликий перегрів, інші до цього мало здатні. Для деяких рослин родоначальниками були не мезофіти, а геміксерофіти, тобто рослини, що безперерійно забезпечуються водою з глибоких шарів ґрунту, наприклад серповидна люцерна, кавун, а з плодкових культур – груша.

Однією з основних особливостей мезофітів (геліофітів), порівняно з геміксерофітами, є їхня досить добре виражена здатність адаптуватися до несприятливих умов навколишнього середовища, і зокрема до перегріву. До значної адаптації менш здатні тіньовитривалі рослини лісів. Культурні рослини належать до геліофітного типу і здатні в досить широких межах адаптуватися до нестачі води і перегріву. Не можна, однак, цілком заперечувати наявність адаптаційної здатності й у тіньовитривалих рослин. Так, тіньовитривала рослина копитень, що культивувалася на прямому сонячному світлі, добре прижилася, а через кілька років листя його стало більш товстим, а листова поверхня зменшилася приблизно вдвічі, рослина набула подушкоподібну форму.

З викладеного видно, що серед мезофітів можна відрізнити геліофітні рослини і сциофітні (тіньовитривалі): напевно, багато ярових злаків можна вважати ефемероподібними мезофітами у зв'язку з порівняно коротким вегетаційним періодом.

Одним з найважливіших питань, тісно пов'язаних з адаптаційними процесами клітини, є їхній водний режим і вміст води в клітині. Особливий інтерес являє питання про наявність специфічних реакцій під час адаптації, які зберігають рослину і забезпечують їй стабільність у мінливих умовах середовища. Одне з основних питань посухостійкості і водного режиму рослин – це стан води в рослині. Вода – аномальна речовина, яка є невід'ємною частиною живої системи, а не просто середовищем. Американський фізіолог Вальтер Кеннон сформулював вчення про гомеостаз. Він показав, що єдність і відносна сталість внутрішнього середовища організму підтримується ланцюгом складних і багатобічних процесів. Очевидно, у ксерофітів і мезофітів вміст гомеостатичної води вище, ніж у еуксерофітів. Можна припустити, що рівень вмісту гомеостатичної води визначений генетично і може коливатися в мезофітних рослин від 3 до 50 % у розрахунку на повітряно-суху вагу. У той час як у гомеогідрових рослин за цього рівня вмісту води починається віддача води органелами клітин, у пойкилогідрових йде не тільки віддача, але і її зв'язування мембранами клітини, і відбувається гелефікація протоплазми, що протікає як активний енергозалежний процес. На відміну від пойкилогідрових рослин, у гомеогідрових цей процес не відбувається, а йде денатурація вмісту клітин і коагуляція протоплазми. За Маковські, жива протоплазма складається з біоструктури і внутрішньоклітинного розчину. За віджимання пресом води з живого організму з нього у формі соку стече тільки внутрішньоклітинний розчин, тобто вільна вода з розчиненими в ній речовинами. Умовно Маковські називає його вакуолярним соком і вважає, що його кількість і хімічний склад приблизно характеризують біоструктуру. Вичавлений сік з убитих рослин Маковські вважає «змішаним», тому що він складається із суміші вакуолярного і плазматичного соків. Визначення гомеостатичної води, проведене шляхом вижимання рослинного соку центрифугуванням за порівняно невеликого тиску, показало, що у різних еколого-фізіологічних груп рослин вміст гомеостатичної води різний. У ксерофітів він менше, ніж у мезофітів. У пойкилоксерофітів – найменший вміст води і, очевидно, збігається зі вмістом організаційної води, тому що при великій утраті води вони впадають до криптобіоз, що є для них нормою реакції.

Під впливом посухи в рослинному організмі може відбуватися цілий ряд функціональних і структурних змін. Істотну роль у функціональних

змінах відіграє зміна активності ферментних систем. Виявлено, що посуха призводить до посилення активності майже всіх гідролітичних ферментів, у тому числі і рибонуклеази. Уперше збільшення рибонуклеазної активності за зневоднення рослин (томатів, квасолі, гороху, яблуні й ін.) було виявлено Кесслером. В міру зростання ступеня зневоднення в рослині спостерігалось зниження вмісту сумарної РНК. Причиною цього послужило не стільки порушення інтенсивності синтезу РНК, скільки посилення її розпаду за умов зневоднення в результаті підвищення рибонуклеазної активності. Під впливом посухи відбувається розпад полірибосом на рибосоми і субодиниці, у результаті чого на 50–75 % знижується синтез білка, у той же час спостерігається порівняно невелике (на 10 %) зниження вмісту РНК, тому що рибонуклеаза, очевидно, атакує в першу чергу інформаційну РНК.

Показано також (Мотес, Хлебникова, Сісамян, Генкель), що за зневоднення настає гідроліз білків з утворенням проміжних продуктів, токсичних для рослини. Моліш констатував розпад крохмалю за зневоднення, але він пов'язував свої результати не зі зневодненням, а з підвищеною транспірацією. Посилення гідролізу вуглеводів і білків за умов посухи установили й інші автори. В. Ф. Альтергот (1981) показав, що розпад білків за умов посухи призводить до нагромадження аміаку, який токсично впливає на рослини. Для більш посухостійких рослин характерна більш висока здатність до синтетичних реакцій, і гідроліз білків у період посухи йде не настільки інтенсивно і швидко порівняно з чутливими рослинами.

Установлено (Кружиліна, Шведська), що у деяких сільськогосподарських рослин під дією високої температури (чутливі сорти) підвищуються дихання і активність пероксидази, а також спостерігається нагромадження моноз, амінокислот і аміачного азоту. Виявилось, що у відповідь на зневоднення однією з основних захисних реакцій є знешкодження аміаку шляхом утворення аспарагіну і глютаміну, у рослині накопичуються аміди, а також амонійні солі органічних кислот. Однією з захисних реакцій мезофітів на дію високої температури є підвищення активності глютамінсинтетази як у листі, так і в коренях.

Зневоднення, а також підвищена температура впливають на субмікроскопічну структуру клітин, і насамперед на мембрани клітини. За сильного зневоднення листя томата, а також за перегріву, порушується супряженість окислювання і фосфорилювання у виділених з рослин мітохондрій до повного роз'єднання цих процесів. При цьому має місце тільки вільне окислювання субстратів без утворення макроергічного зв'язку АТФ. За перегріву

спостерігаються зміни в ультраструктурі мітохондрій (їхнє набрякання, просвітління матриксу, розбухання крист і зменшення їхнього числа).

Атмосферна і ґрунтова посухи порушують постфотосинтетичні перетворення вуглецю і призводять до посилення утворення клітковини і проліну, що також є однією з пристосувальних реакцій. Посуха також знижує інтенсивність відтоку асимілятів з листя. Ґрунтова посуха гальмує дихальний метаболізм вуглецю і приводить до зниження темної фіксації CO₂. Знижується також синтез АТФ у фотосинтетичному й окисному фосфорилуванні. Посуха викликає денатурацію білків протоплазми й органолідів клітини.

У той же час виносити зневоднення рослинам допомагають еластичні властивості протоплазми. Ксероморфна структура, яка веде до появи дрібних клітин, безсумнівно, сприяє меншому натягові цитоплазми під час зневоднення, тобто дозволяє краще переносити циториз, що спостерігається, коли клітина гомеоїдрової рослини втрачає тургор (цитос – клітина і ризос – зморщування). Під час циторизу вміст клітини стискується і тягне за собою оболонку, що втягується усередину клітини. За цього може легко відбутися відрив плазми від оболонки або її ушкодження оболонкою, що втягується. Збільшення в'язкості протоплазми супроводжується підвищенням жаростійкості рослин. За дії CaCl₂ на рослини значно підвищується в'язкість протоплазми, а поряд з цим і жаростійкість рослин, тому був запропонований метод передпосівної обробки насіння 0,2 % розчинами CaCl₂ з метою підвищення соле- і жаростійкості рослин.

Критичний період у водному режимі рослин – це особлива чутливість рослини до нестачі води в період колосіння і цвітіння. Дефіцит води в цей період особливо згубний для рослини. В міру розвитку рослин до критичного періоду, тобто до моменту утворення генеративних органів, посухостійкість рослини зростає. Потім вона різко падає, щоб знову трохи підсилитися після процесу запліднення. Слід зазначити, що в критичний період усі біохімічні і фізіологічні процеси, що обумовлюють високу посухостійкість, знижуються.

Безсумнівно, одним з важливих питань не тільки фізіології росту, але і фізіології стійкості є вивчення природних стимуляторів та інгібіторів росту. Роботи А. М. Алексєєва, Н. А. Максимова показали, що посуха пригнічує ріст рослин. Головна її дія спрямована на фазу розтягання кліток. В. А. Алексєєв виявив зниження вмісту ауксинів у листі вівса і пшениці за дії посухи. У репараційний період рівень ауксинів може зрости, однак цей процес повільний, і більш активно він проходить у частинах рослин, що були сформовані до посухи. Посуха зменшує рівень і інших фітогормонів –

гіберелінів. Істотних змін зазнають цитокиніни рослин в умовах посухи. Їхня активність знижується за незначного зневоднення, дії високих температур і низької вологості повітря. За незначного водного дефіциту в листі синтез цитокинінів припиняється. Обробка листя рослин цитокиніном збільшувала їхню стійкість до високих температур.

Ріст рослин за умов посухи обумовлений зниженням фітогормонів і нагромадженням інгібіторів росту фенольної і терпеноїдної природи. Збільшення рівня інгібіторів росту під впливом посухи вперше було встановлено Т. Н. Пустовойтовою.

3.6. ОСОБЛИВОСТІ ВОДНОГО РЕЖИМУ ТА ПОСУХОСТІЙКІСТЬ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН

Водний режим та посухостійкість деревних і чагарникових порід своєрідні, тому що серед деревних рослин є представники різноманітних екологічних груп рослин: мезофіти, ксерофіти і галофіти (рід *Tamarix*), а також випадки гідрофітизму, до яких належить *Taxodium distichum*. Це рослина за занадто високого вмісту води у ґрунті утворює дихальні корені – пневматофори. Багато рослин, які утворюють аеренхіму, наприклад, деякі види роду верб (*Salix*), добре виносять затоплення. Разом з тим, А. Г. Генкель спостерігав негативну дію затоплення на ялину та інші породи, яке дуже різко позначилося на рості. У ялини сильно зменшувалася товщина річних кілець. Так, якщо до моменту затоплення кожен річний шар деревини складався з 16–18 клітин, то з моменту затоплення – з 6, потім – з 5 і навіть 3 клітин. У листяних порід різниця не була настільки значною.

Разом з тим, негативну дію чинить і нестача води на деревні рослини. Особливо це стосується верхівок крон. Наприклад, вивчення вікових особливостей водообміну у плодкових порід, проведене М. Д. Кушніренко, показало, що верхня частина крони має більшу посухостійкість, тому що вона випробовує певну нестачу у водопостачанні і набуває загартування. Окулювання з нижньої частини верхньої зони крони давало найкращі результати за щеплень. Рослини, вирощені з цієї частини крони, виявилися найбільш посухостійкими та врожайними.

Серед дикоростучих дерев і чагарників, а також культурних плодкових рослин існує ряд груп, що різняться як за своїм водним режимом, так і за своєю жаро- і посухостійкістю. У плодкових рослин справа ускладнюється

ще і тим, що в основному культивуються щеплені рослини й обидва компоненти в природних зонах повинні бути посухостійкими. І. В. Мічурін рекомендував відбирати підщепи з глибокою кореневою системою. Великого значення стійкості корневих систем надавав А. А. Ріхтер. У інжиру та мигдалю наявна потужна коренева система, яка майже не ушкоджується від ґрунтової посухи, і рослина швидко відновлює ріст після неї. Альбертсен та Уівер установили, що рослини, коренева система яких глибоко проникає у ґрунт, менше ушкоджуються від посухи. Цю точку зору підтримував і Оппенгеймер. Деревя та чагарники пустелі Каракуми мають глибоку кореневу систему, яка досягає вологих горизонтів. Ю. Л. Цельнікер відзначила у дуба і клена наявність вертикальної частини кореневої системи, яка дозволяє цим породам постачати себе водою за пересихання поверхневих шарів ґрунту. Л. Н. Згуровська і Ю. Л. Цельнікер встановили, що за дії посухи протягом тижня частина коренів дуба починала переходити в стан спокою, а після 5–8-тижневої посухи відбувався перехід меристематичних зон сисних і ростових коренів у стан глибокого спокою з відокремленням протоплазми в їхніх клітинах. Хейуорд і Лонг виявили швидке диференціювання за нестачі води у апельсина сорту Валенсія. За І. А. Муромцевим, субернізація екзодерми та ендодерми первинних коренів є захисною реакцією в період ґрунтової посухи і дії високих температур. На прикладі яблуні А. І. Канівець відзначив, що за сприятливих умов корені розташовуються під штаблом і кроною дерева, а за поганих умов водного режиму або мінерального живлення ідуть далеко за межі крони. За даними Ю. М. Гущина, ріст корневих систем яблуні, груші, абрикоса та персика за умов України під впливом посухи припиняється. Для яблуні в посушливий період літа таке ж явище знайшов В. А. Колесніков. Г. Н. Єремєєв відзначає, що під час підбору посухостійких підщепів необхідно враховувати здатність коренів відновлювати свою поглинаючу частину після ґрунтової посухи. Існує обернена залежність між стійкістю листя та коренів до посухи: чим менше пристосоване листя переносити в'янення, тим більш стійкою повинна бути коренева система. Одна з пристосувальних властивостей деревних та чагарникових рослин проти посухи – це опадання листя (Васильєв, Ріхтер, Цельнікер та ін.).

Ю. З. Кулагін відзначив, що листя берези, яка росте на Південному Уралі, ушкоджується у період посухи від перегріву, що приводить до їхнього пожовтіння й опадання. Він констатував вичерпання запасів води зі стовбура. А. І. Ахромейко виявив, що найменша посухостійкість сосни в густих посадках 20–25-річного віку пов'язана з невідповідністю корневих систем

і крон дерев. Коренева система сосни в цьому віці займає майже весь вільний простір ґрунту і не в змозі забезпечити ріст крони, що і викликає масове засихання сосни.

Л. С. Полонська на підставі вивчення корневих систем у 12 видів деревинно-чагарникових порід за глибокого залягання ґрунтових вод (30–40 м) виявила два типи рослин: *1) зі стрижневим коренем* (карагач дрібнолистий, дуб звичайний, маслинка вузьколиста, айлант, гледичія, аморфа) і *2) з горизонтальним* (робінія звичайна, абрикос, шовковиця біла, ясен пенсільванський, карагана деревна). К. А. Ахматов усебічно вивчив близько 20 видів деревинно-чагарникових порід за умов Киргизстану і відзначив характер розподілу кореневої системи, причому в спеціальному розпліднику були проведені спостереження за розвитком кореневої системи. Автор відзначає, що породи, які лабільно підтримують домірність підземних і наземних органів, є найбільш пристосованими до перенесення несприятливих умов навколишнього середовища. Крім того, він вивчив водний режим, жаростійкість, а також елементи вуглеводного й азотного обміну. П. І. Крамер і Т. Т. Козловський, Т. Т. Козловський (1969) встановили, що скидання листя під час посухи характерне для деяких пустельних видів. Мигдаль і каштан втрачають своє листя під час ґрунтової посухи ще на її початку. Л. А. Філіппов і В. К. Смиков пропонують вести діагностику на посухостійкість плодкових рослин за опаданням листя. Однак опадання може відбуватися не тільки від посухи, але і під час фізіологічних захворювань деревних порід (Іванов). Остання обставина дуже обмежує застосування цього методу для діагностики посухостійкості.

На думку Оппенгеймера (Oppenheimer, 1932, 1951), на посухостійкість деревних порід впливає і інтенсивність транспірації. Для інжиру і мигдалю він відзначив, що їхня стійкість до посухи пов'язана з інтенсивністю транспірації. У той же час у них не спостерігається великих водних дефіцитів у зв'язку з характером їхньої кореневої системи. За наростання водного дефіциту листя у мигдалю згортається. І. В. Гулідова й Е. А. Афанасьєва під час вивчення інтенсивності транспірації у цілому ряду деревних і чагарникових порід, а саме у дуба звичайного, ясена пухнатого, ясена звичайного, береста, клена гостролистого та татарського, жимолості, знайшли, що основним фактором, який визначає інтенсивність транспірації, є вміст води в ґрунті. Видові відмінності виявляються чітко за наявності легко- і середньодоступної води у ґрунті і високих температурах повітря. У першу частину вегетації, коли в ґрунті ще багато води, рослини транспірують інтенсивно, а в другу, коли в ґрунті залишається важкодоступна вода, інтенсивність транспірації пригнічена. У жаростійких рослин закривання продохів знижувало втрату води

листя (Stolfelt, Романова). Г. Н. Єремєєв показав, що у лавра, кам'яного дуба, маслини і земляничника які зараз відносять до особливої групи лаурооксерофітів (Генкель, Абдієва), у літні місяці спостерігається менша інтенсивність транспірації, ніж у деревних рослин типу геміоксерофітів і мезофітів.

Разом з тим, на відміну від трав'янистих, у багатьох деревних видів складається більш сприятливий водний режим у зв'язку з великими запасами води в деревині. Для деяких з них посухостійкість листя не є основним способом боротьби з посухою.

Посуха істотно змінює баланс фітогормонів і інгібіторів росту деревних рослин. Вона сприяє підвищенню рівня вмісту абсцизової кислоти і зниженню ауксину. За умов посухи утворення абсцизової кислоти відбувається більш повільно у загартованих рослин, ніж у незагартованих. У деревних рослин можна відзначити два способи боротьби з посухою: 1) *рослини протистоять посузі, розвиваючи високі внутрішні сили завдяки рядові фізіологічних властивостей, які обумовлюють значну посухостійкість, що забезпечує одержання врожаю, хоча і зниженого* (персик, груша); 2) *вода відтягається від репродуктивних органів до вегетативних, це зберігає організм, але врожаю не утворюється* (терн, алича, слива). В обох випадках спостерігається той самий біологічний сенс: **а) збереження індивіда й одержання потомства в наступні, більш сприятливі роки; б) утворення потомства в цьому році і збереження виду через потомство цього року.**

Тетраплоїдні форми плодових рослин (алича, *Prunus divaricata*) відрізняються підвищеним вмістом води у листі у період посухи. Після перенесеної посухи регідратація їхнього листя відбувається більш інтенсивно. Адаптаційна реакція до посухи в них виражена сильніше, особливо відносно ґрунтової посухи. Діагностувати здатність витримувати зневоднення у деревних порід можна за методом М. Д. Кушніренка, Т. П. Курчатової шляхом виміру електричного опору тканини; жаростійкість – методом коагуляції білків протоплазми; синтетичну здатність – методом крохмальної проби. Крім того, діагностику плодових рослин можна проводити комплексно за розробленими М. Д. Кушніренка схемами: 1) лабораторно-польовий метод; 2) регуляція водообміну; 3) лабораторний метод в'янення.

Для характеристики деревних рослин П. А. Генкель запропонував наступну класифікацію деревних рослин за відношенням їх до водного режиму і посухостійкості:

1) **арбогігрофіти** (*Taxodium distichum*, багато верб, евкаліпти, деякі тополі, вільха);

2) **арбомезофіти** (види ялини, осика, липа, кінський каштан, бук, *Salix alba*, *Juglans regia*);

3) **арбоксерофітоїд** (*Armeniaca vulgaris*);

4) **арбоксерофіти**:

а) *арбоеуксерофіти* (персик, сосна ельдарська);

б) *арбогеміксерофіти* (*Quercus*, груша, гледичія, *Juniperus semiglobosa*, *Morus alba* тощо. Жаростійкість висока, коренева система потужна, спрямована вниз. Можливість листопаду за різкого порушення водного балансу);

в) *арбомерофіли* (*Robinia pseudoacacia*, *Caragana arborescens*, *Malus sieversii*, *Crataegus altaica*, *Fouquieria splendens*);

г) *арбопоїкілоксерофіти* (*Myrothamnus flabellifolia*);

д) *арболауроксерофіти* (*Olea europea*, *Mognolia*, *Arbutus*, *Laurus nobilis*).

Серед деревних і чагарникових порід є представники різних груп рослин: а) ксерофіти, б) мезофіти і в) гідрофіти.

Група ксерофітів також неоднорідна. Вона поділяється на а) арболауроксерофіти – вічнозелені рослини середземноморської флори і деякі представники азіатської та американської флори: плющ (*Hedera helix*), лавр (*Laurus nobilis*), олеандр (*Nerium oleander*) та ін.; б) рослини типу арбогеміксерофітів – груша (*Pirus*), казуарини (*Casuarina*), дуб (*Quercus pedunculata*) та ін.; в) арбоеуксерофіти – рослини персика з високою водотривкою здатністю і з потужною кореневою системою; г) арбофемерофіли, які скидають своє листя в період посухи (*Amygdalis bucharica*, *Fouquieria splendens*, *Caragana arborescens*, *Robinia pseudoacacia*).

Посухостійкі арбомезофіти здатні підтримувати нормальну або майже нормальну регуляцію процесів росту за деякого водного дефіциту в період адаптації до посухи.

3.7. ПЕРЕДПОСІВНЕ ПІДВИЩЕННЯ ЖАРО- І ПОСУХОСТІЙКОСТІ РОСЛИН

На будь-якому відрізку онтогенезу рослина, захоплена посухою, пристосовується до цього несприятливого фактора. Однак це пристосування дістається рослині дуже дорогою ціною. Насамперед припиняється його ріст, а потім починають витрачатися накопичені нею раніше запаси живильних речовин, витрачаються метаболіти, і рослина перебудовується на новий обмін і ритм свого розвитку. Під час цієї перебудови рослина може або прискорити, або сильно затримати свій розвиток. Природно, що продуктивність

рослини при цьому сильно знижується. Більш слабкі рослини сильно ушкоджуються або навіть гинуть. І. І. Туманов відзначає, що соняшник і гречка втрачали від перенесеної посухи до 50 % свого врожаю, а від дії повторної посухи – всього 3 %.

Під час розробки методу підвищення посухостійкості рослин застосувався біологічний підхід, який передбачає використання адаптаційних можливостей рослини. Для цього піддавали зневодненню насіння і зернівки рослин, які злегка прокліюнулися. Їхня життєдіяльність при цьому пробудилася, але ростові процеси були затримані через мінімум води, що їм давалася для накліювання. Насіння, яке набрякло або злегка проклінулось, і зернівки витримували 24 або 48 годин у намоченому стані, а потім підсушували на повітрі або в сушарках до повітряно-сухого стану. Таким чином, молода пластична рослина переносила посуху перед посівом і пристосовувалася до неї, що приводило до глибокої фізіолого-біохімічної перебудови рослин і до значного підвищення їхньої посухостійкості (рис. 29). Розроблений метод був названий методом передпосівного загартовування рослин проти посухи. Подальше вивчення показало, що від передпосівного загартовування підвищується не тільки здатність виносити зневоднення (псухостійкість у вузькому смислі слова), але і здатність виносити перегрів (рис. 30), тобто підвищується жаростійкість. Загартовані рослини є більш жаро- і засухостійкими, у аридних умовах і в зоні недостатнього зволоження вони приносять більш високий врожай порівняно з незагартованими. У районах з достатнім зволоженням усе-таки спостерігаються дні з підвищеними температурами і значними денними водними дефіцитами, що також відбивається на підвищеній продуктивності загартованих рослин порівняно з більш ушкодженим контролем.



Рис. 29 – Здатність рослин томата виносити зневоднення (а – контроль; б – загартовані)



Рис. 30 – Жаростійкість рослин квасолі (а – контроль; б – загартовані)

А. А. Кобилій піддавав насіння пшениці і вівса перемінному намочуванню і підсушуванню до семи разів. Дослід показав, що схожість від цієї процедури або залишалася на початковому рівні, або навіть трохи підвищувалася. Надалі було встановлено, що адаптація проходить і при однократному загартовуванні за умови збільшення зволоження не до 30, а до 40–45 % для пшениці і більш високого зволоження для сухих сім'янок у соняшника, насіння цукрового буряка і бобових культур. При цьому був відзначений зсув ізоелектричної точки у зародків пшениці, що, безсумнівно, указувало на біохімічні зміни рослини в результаті загартування.

Крім підвищеної жаро- і посухостійкості, загартовані рослини виявляють ще один феномен – стимуляційний ефект (рис. 31). Навіть і без впливу посухи у ряді загартованих видів рослин (томати, просо) ясно виражена тенденція до посилення росту.



*Рис. 31 – Стимуляційний ефект передпосівного загартування
(16, 15 – контроль; 97, 102 – загартовані рослини)*

Слід зазначити, що загартовані рослини мають більш високий енергетичний рівень. За даними Н. А. Гусева, у загартованих рослинах вміст органічного кислоторозчинного фосфору значно вище. У процесі набрякання (1, 3, 6, 12 год набрякання) вміст АТФ зростав як у зародках контрольних зернівок, так і загартованих. Однак рівень АТФ у зародках загартованих зернівок залишався більш високим порівняно з контролем. Генкель зі співробітниками також установили, що загартовані рослини (яриця) мають більш високий ступінь сполучення окислювання з фосфорилюванням. Після суховію в листах як контрольних, так і загартованих рослин спостерігається роз'єднання окислювання з фосфорилюванням. Однак уже на третій день після перенесеної посухи окисна активність загартованих рослин наближається до вихідної, а супряженість окислювання з фосфорилюванням у них досягає

50 % від вихідної, тоді як у незагартованих фосфорилування ще не відбувається.

Синтетична здатність у загартованих рослин також значно вище, ніж у контрольних. Це легко встановлюється методом крохмальної проби. При в'яненні загартовані рослини містять значно більше крохмалю, ніж контрольні. Аналогічні дані можна отримати і при використанні методу гідролізу статолітного крохмалю в кореновому чохлаку. Нарешті, це можна бачити при вивченні мітохондрій в електронному мікроскопі. Після перенесеної атмосферної посухи (перегріву) мітохондрії загартованих рослин краще зберігають свою структуру, і після регідратації вони швидше відновлюють відношення між фосфорилуванням і окисненням. У зв'язку з підвищенням обміну збільшується і осмотичний тиск у загартованих рослин. У зв'язку зі збільшенням гідрофільності колоїдів плазми і підвищеним осмотичним тиском загартовані рослини відрізняються підвищеною водоутримуючою здатністю, тому вони під час посухи мають більший вміст води і менший водний дефіцит. Усе це веде до значного підвищення врожайності зерна, особливо на тлі застосування добрив. Очевидно, загартовані рослини більш ефективно використовують добриво, ніж незагартовані.

Загартування насіння відбувається і на анатомо-морфологічній будові рослин. Зокрема, на структурі клітин та розвитку кореневої системи. У загартованих рослин з'являються ознаки ксероморфної структури (рис. 32).

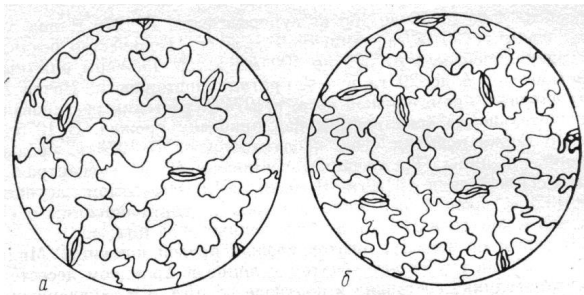


Рис. 32 – Ксероморфна структура листя томата
(а – незагартовані рослини;
б – загартовані рослини)

Разом з тим, не всі сорти культурних рослин здатні проходити процес загартовування. Тому не можна випробувати на великих площах ті сорти, що попередньо не були випробувані на здатність до загартовування.

Ще одним прийомом підвищення жаростійкості рослин є обробка насіння CaCl_2 . Про сприятливий вплив обробки 1,2 % розчином CaCl_2 плодів (сім'янок і зернівок) на врожай соняшника і проса свідчать досліді

П. Д. Бухаріна. Соняшник на поливі дав врожай зерна 13,7 ц/га в контролі, а дослідний – 16,4 ц/га. Просо на поливі дало врожай у 23 ц/га в контролі і 26,2 у досліді. У рослин варіанта із обробкою CaCl₂ підвищена в'язкість цитоплазми, осмотичний тиск, менші денні і залишкові водні дефіцити. Цікаво відзначити, що жаростійкість рослин поливної ділянки була вище на 2–4 °С порівняно з неполивним. Іншими словами, на поливі проходила адаптація, а на неполивній ділянці – сильне гноблення, що позначилося на продуктивності. Таким чином, із наведеного матеріалу впливає, що обробка CaCl₂ підвищує жаростійкість і збільшує продуктивність рослин.

Загартовування рослин до посухи відбувається не тільки в стані насіння, яке тільки проклонулося, але і на будь-якому відрізку його онтогенезу. Це, наприклад, було показано І. В. Красовською, яка установила, що рослини пшениці, що перенесли посуху в період дозрівання, хоча дають і щупле зерно, але воно, висіяне на другий рік, дає рослини більш посухостійкі.

В. Ф. Альтергот запропонував метод загартовування (підвищення жаростійкості) проростків. Він чергував дію підвищених і нормальних температур на проростки і цим сильно підвищував жаростійкість. За цього виходять жаростійкі рослини з великою регенераційною здатністю. За такого двофазного вирощування рослин відбувається закладення великого числа плодів у томатів. Для умов захищеного ґрунту, мабуть, ця пропозиція може бути використана, тому що збір врожаю не залежить від термінів дозрівання. У польових умовах підвищена регенераційна здатність може погіршити справу, тому що врожай не встигне дозріти. Ланге провів досліді із загартовування підвищеною температурою фінікової пальми, вероніки і *Commelina africana*. Він культивував ці рослини в оранжереї за 20 і 28 °С. В усіх випадках рослини, вирощені за більш високої температури, виявилися більш стійкими до підвищеної температури. У деяких дослідях різниця складала до 4 °С.

Метод передпосівного загартовування був трохи змінений М. Я. Школьником, що запропонував вести замочування насіння або зернівок не у водному розчині, а в розчині, що містить бор та інші мікроелементи. Від додавання в розчин бора сильно зросла в'язкість цитоплазми, що сприяло ще більшому підвищенню жаростійкості.

Комплексний метод підвищення посухостійкості. Генкель та інші проводили досліді з комплексного методу підвищення жаро- і посухостійкості. Кожний з варіантів оброблявся перед посівом водою (контроль), 5 % розчином хлорхолінхлориду і 0,5 % розчином препарату БЕС (бромистий деметил-β-брометил-сульфоніт). Була застосована суха обробка насіння.

На 100 г зернівок додавалося 10 мл 0,5 % розчину БЕС або 5 % розчину хлорхолінхлориду. Контролем служили зернівки, обприскані такою же кількістю води. Зернівки струшувалися протягом 6 год з ретардантами, потім їх висівали в судини з ґрунтом (вологість ґрунту – 70 % від повної вологоємності). Визначення жаростійкості і посухостійкості показало підвищену стійкість загартованих і оброблених ретардантами рослин. З приведених даних випливає, що комплексна обробка зернівок підвищує жаро- і посухостійкість рослин, підсилює захисні механізми. Н. Н. Харанян, З. С. Буркіна, Г. М. Гусейнова показали, що під впливом хлорхолінхлориду водний режим складається більш сприятливо. Вони шляхом використання води, міченої важким киснем, установили збагачення цією водою листя, а іноді і стебел.

У дослідях із застосуванням гіберелової кислоти (ГК) О. А. Ситнікова установила, що рослини кормових бобів збільшують потужність кореневої системи, що дозволяє їм швидше поповнювати водні дефіцити. ГК сприяє більш швидкому обмінові води. Дослідні рослини мають підвищену інтенсивність транспірації. Під впливом ГК та ІУК зменшується в'язкість і еластичність цитоплазми, що, безсумнівно, свідчить про зниження здатності рослин виносити зневоднення і перегрів. К. А. Баданона, В. В. Левина вивчали вплив гібереліну і ретарданту хлорхолінхлориду на посухостійкість ячменя. Рослини ячменя вирощували у вегетаційному досліді за вмісту води 70 і 40 % від повної вологоємності. У результаті проведеного дослідження автори відзначили, що гіберелін знижує продуктивну кущистість. Вага зерна знизилась майже в 3 рази. Ретардант хлорхолінхлорид трохи підвищив здатність виносити зневоднення, але знизив жаростійкість. При дії гібереліну і хлорхолінхлориду вийшло зниження в'язкості протоплазми, і відповідно спостерігалось зменшення жаростійкості. Як випливає з приведених даних, гіберелін і хлорхолінхлорид, хоча і підсилюють водний обмін у рослин, усе-таки несприятливо впливають на їхню жаро- і посухостійкість.

Застосування комплексного методу сприяє поглибленню вузла куцїння і підвищенню жаро- та посухостійкості рослин і в той же час збільшує їхню стійкість до вилягання.

**ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ
ТА САМОКОНТРОЛЮ**

1. Охарактеризуйте явище посухи. ніж воно викликається? Які типи посухи Ви знаєте?
2. Дайте характеристику геліостійкості рослин.
3. Охарактеризуйте пойкилогідрові та гомеогідрові рослини. ніж вони відрізняються? Які з рослин належать до першої та другої групи?
4. Як класифікуються рослинні організми за відношенням до водного режиму (за П. О. Генкелем)?
5. На чому базується жаро- та посухостійкість пойкилоксерофітів?
6. Які особливості анатомо-морфологічних та фізіолого-біологічних пристосувань до посухи та підвищеної температури характерні для сукулентів?
7. Які пристосування характерні для рослин різних груп склерофітів (еуксерофіти, стіпоксерофіти та ін.)?
8. Охарактеризуйте механізми стійкості мезофітів до несприятливих умов підвищених температур та посухи.
9. Як переносять дію посухи деревні рослини? Наведіть класифікацію екологічних груп деревних рослин.
10. Охарактеризуйте методи діагностики жаро- та посухостійкості рослин.
11. Як можна підвищити стійкість рослин до дії високих температур та посухи?

ЕДАФІЧНІ ФАКТОРИ 4 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ЗАСОЛЕННЯ ҐРУНТУ

4.1. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАСОЛЕННЯ ҐРУНТУ. КЛАСИФІКАЦІЯ ҐРУНТІВ ЗА СТУПЕНЕМ І ЯКІСТЮ ЗАСОЛЕННЯ У ЗВ'ЯЗКУ ІЗ СОЛЕСТІЙКІСТЮ РОСЛИН

Тією чи іншою мірою засолено близько 25 % усіх ґрунтів нашої планети. Надлишок солей у ґрунтовому розчині токсичний для більшості рослин. Найбільш шкідливі легкорозчинні солі, які легко проникають у цитоплазму: NaCl, MgCl₂, CaCl₂. Менш токсичні важкорозчинні солі: CaSO₄, MgSO₄, CaCO₃. Надлишкова концентрація солей чинить як осмотичну дію, що порушує нормальне водопостачання рослин, так і токсичну, викликаючи отруєння. Зокрема, отруєння виникає в результаті різкого порушення азотного обміну і нагромадження продуктів розпаду білків. Сильне засолення сповільнює синтез білків, придушує процеси росту. Засолення ґрунту негативно діє і на ґрунтові мікроорганізми (у тому числі на ті групи, життєдіяльність яких досить істотна для вищих рослин). У жаркому і сухому кліматі з перевагою в ґрунті висхідного струму води засолення зустрічається дуже часто на величезних площах (велика частина територій степової, напівпустельної і пустельної зон). Тут джерелом засолення служать не тільки солі, які поступають із ґрунтових вод, але і атмосферні опади, які несуть незначні кількості мінеральних солей. Засолення у таких місцевостях може бути викликане і неправильним зрошенням.

У вологому кліматі за постійного промивання ґрунтів нагромадження солей не відбувається, і їх вміст у ґрунтовому розчині не перевищує сотих або тисячних часток відсотка. Виключення складають лише ґрунти, постійно зволожені сильно засоленими виходами ґрунтових вод, або морськими припливами (на узбережжі Балтійського, Білого та інших північних морів). Ще одне джерело засолення – відкладення морських солей вітром на приморських скелях (імпульверизація), що великою мірою впливає на склад і розміщення прибережної рослинності.

Існує декілька характеристик кількісної оцінки засолення ґрунтів, які враховують або сумарну кількість аніонів у витяжці (табл. 2), або з урахуванням не тільки кількісного, а і якісного складу засолення (табл. 3).

Кількісна класифікація засолення ґрунту за сумою солей

ґрунти	Загальний вміст солей у ґрунті, %
Незасолені	<0,3
Слабко засолені	0,3–0,6
Середньо засолені	0,6–1,0
Сильно засолені	1–2
Дуже сильно засолені	2–3
Солончаки	>3

Класифікація засолених ґрунтів А. А. Шоніна враховує також і якісний склад солей. Потрібно відмітити, що до поділу ґрунтів за засоленням А. А. Шонін підійшов як меліоратор. Тому його градації засолення більшою мірою присвячені нормам промивань для розсолоння ґрунтів, а не реакціям рослинного організму на вміст солей.

Класифікація ґрунтів за ступенем і якістю засолення за А. А. Шоніним

ґрунти	Перевага хлоридного засолення, %	Змішане хлоридно-сульфатне засолення за малих запасів гіпсу, %	Переваги сульфатного засолення з великою кількістю гіпсу, %
Слабко засолені	0,2–0,6	0,4(0,6)–0,8(0,9)	1,0–1,3
Середньо засолені	0,6–1,0	0,8(0,9)–1,2(1,3)	1,3–1,7
Сильно засолені	1–2	1,2(1,3)–2,2(2,3)	1,7–2,7
Дуже сильно засолені	2–3	2,2(2,3)–3,2(3,3)	2,7–3,7
Солончаки	>3	>3,3	>3,7

Разом з тим, за обома наведеними класифікаціями найбільш засоленими ґрунтами є солончаки і солонці, які мають неоднаковий сольовий і водний режими.

Солончаки – ґрунти, постійно і сильно зволожені солоними водами аж до поверхні («мокрі» солончаки, «солоні грязі»), наприклад навколо гірко-солоних озер. Улітку з поверхні солончаки висихають, покриваючись кіркою солей. Концентрація солей у ґрунтового розчині досягає декількох

десятків відсотків; іони натрію знаходяться не тільки в розчині, але і насичують колоїди ґрунтового поглинаючого комплексу.

Солонці з поверхні не засолені, верхній шар вилужений, безструктурний. Нижні горизонти ущільнені і насичені іонами натрію, під час висихання розтріскуються на стовпи, брили тощо. Водний режим характеризується різкими змінами (навесні унаслідок водонепроникності нерідко спостерігається поверхневий застій вологи, улітку – сильне пересихання). Є ряд проміжних типів ґрунтів: солончакуваті солонці, солончакуваті ґрунти, солонцюваті і т. д. Часто вони розташовуються упереміш, невеликими ділянками, створюючи солончаково-солонцеві комплекси (Прикаспій, Казахстан і т. д.).

За якісним складом Б. П. Строгановим зі співробітниками пропонується найбільш простий спосіб визначення якості засолення ґрунту. У найменування типу сольового складу включаються ті аніони, вміст яких перевищує 20 % від суми еквівалентів аніонів, витягнутих із ґрунту водною витяжкою. У назві переважаючий іон ставиться останнім. З появою соди, через її особливу токсичність, названа межа у вмісті окремих іонів повинна бути змінена. Якщо вміст іона HCO_3 на 100 г ґрунту за даними аналізу водної витяжки досягає 2 мг-екв і більше, то не залежно від того, чи складає це 20 % або менше від суми еквівалентів, необхідно в назві типу сольового складу відбити наявність соди, згадуючи її в порядку, зазначеному вище.

4.2. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА КЛАСИФІКАЦІЯ ГАЛОФІТІВ

Галофіти являють собою групу рослин, життєдіяльність яких тісно пов'язана з підвищеним вмістом солей у середовищі помешкання. Їх поділяють на водні галофіти (рослини морських водойм та солених озер); напів-сухопутні галофіти (мешканці прибережних океанічних боліт тропічної зони); наземні (рослини засоленних ґрунтів, які пристосувалися до високого вмісту солей). Багато з цих рослин мають різноманітні пристосування до засолення водойм або ґрунту. Вони відрізняються специфічним видовим складом: так, є цілі галофільні родини (лободових – *Chenopodiaceae*, свинчаткових – *Plumbaginaceae*, франкенієвих – *Frankeniaceae*, тамариксових – *Tamaricaceae*). Флора галофітів особливо багата і різноманітна в аридних зонах. На відмінну від галофітів, рослини незасолених місць помешкань називають **глікофітами**.

Екологічні особливості водних галофітів

Водні рослини, які мешкають у солоних водоймах, залежно від їхнього відношення до вмісту солей у воді поділяють на **стеногалінні** та **евригалінні** (рис. 33).

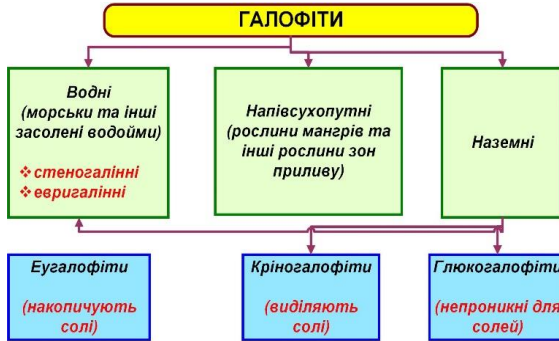


Рис. 33 – Класифікація галофітів

Стеногалінні рослини (від гр. stenos – вузький, тісний та гр. hals – сіль) – водні рослини, які живуть в умовах дуже незначних змін солоності води.

Евригалінні рослини (від гр. eurys – широкий та гр. hals – сіль) – водяні рослини, здатні існувати за

широкого діапазону солоності середовища.

Існує ще один різновид місцеперебувань, де необхідна адаптація рослин до солоності, – це води морів і океанів. Нагадаємо, що води Світового океану, які містять 3–4 % солей, складають близько 97 % води нашої планети. Однак адаптації морських рослин до засолення вивчені ще дуже мало. Деякі дані свідчать про те, що морські водорості здатні накопичувати в тканинах великі кількості солей (до 60 % від сухої маси). Багато видів виявляють ознаки пригнічення за вирощування їх в опрісненому середовищі; так, для ряду галофільних водоростей оптимальна концентрація розчину NaCl у межах 3–12 %, у прісній же воді в них порушується життєдіяльність або вони гинуть. У цьому сенсі деякі автори вважають морські рослини облігатними галофітами, а наземні – тільки факультативними, оскільки вони здатні жити і на незасолених ґрунтах.

Екологічні особливості напівсухопутних галофітів (мангрові ліси)

Особливу групу серед рослин засолених місцеперебувань складають мангрові зарості, або мангри, – затоплювані ліси тропічних узбереж у зоні морських припливів або в естуаріях тропічних річок. Сильне засолення в цих місцеперебуваннях створюється завдяки дії морської води, нагромадженню солей на берегах принесеного вітрами сольового пилу. Оскільки ці місця

захищені від енергії хвиль, тут скупчуються дрібнодисперсні осадові відкладення, часто з високим вмістом органіки. Мангрові зарості зустрічаються виключно у субтропіках і тропіках, де є приливи і відпливи, а значить – грунт або осадові відкладення, перенасичені водою чи сольовим розчином або водою змінної солоності. До районів розповсюдження мангрів належать естуарії річок і ділянки морського узбережжя. У місцях існування мангрів налічується багато різноманітних видів рослин, але «справжніми» манграми (які зустрічаються лише в місцях існування мангрових лісів і рідко деінде) є близько 54 видів 20 родів, що належать до 16 родин (Hogarth, 1999). Конвергентна еволюція призвела до того, що багато видів цих рослин знайшли майже однакові шляхи вирішення проблем зміни солоності води, затоплення, анаеробних ґрунтів і потужного сонячного опромінення внаслідок перебування в тропіках.

Рослини мангрового лісу – дуже різноманітна група, що змогла пристосуватися до літоральних місць існування завдяки тому, що виробила низку фізіологічних адаптацій для вирішення проблем низького вмісту кисню, високої солоності води і частого затоплення припливами. У кожного виду свої особливі способи вирішення цих проблем. У цьому, можливо, полягає основна причина того, що на деяких узбережжях рослинність мангрових лісів виявляє чітко виражене розбиття на підзони завдяки відмінностям в діапазоні екологічних умов у приливній зоні. Через це видовий склад у будь-якому місці в межах припливно-відпливної зони частково визначається стійкістю окремих видів до таких фізичних умов, як припливне затоплення і солоність води, хоча на нього також можуть впливати й інші чинники, такі як винищування їхньої парості крабами. З деревних порід у манграх найбільш поширені роди *Avicennia*, *Rhizophora* та ін. Разом з тим для всіх представників мангрового лісу характерний високий осмотичний тиск, порядку 5 000–7 000 кПа. Можливі його коливання: так, на о. Ява у *Avicennia* наприкінці відливу осмотичний тиск був 16 300 кПа, а наприкінці високого припливу – 8 200 кПа. Фотосинтез у мангрових дерев йде цілком нормально за високих концентрацій солей, які у глікофітів сильно його пригнічують.

Адаптації до засолення виявляються в них у деяких фізіологічних механізмах, які забезпечують виборче поглинання іонів: наприклад, більш токсичний натрій поглинається менше, ніж калій.

Часто стверджується, що мангри являють собою значну цінність у береговій зоні, оскільки виступають як буфер проти ерозії, натиску штормів і цунамі. Певне зменшення висоти хвиль та їхньої енергії внаслідок протікання морської води через мангрові зарості має місце, але слід визнати, що

мангрові дерева зазвичай ростуть на тих ділянках берегової лінії, де нормою є низька енергія хвиль. Тому їхня здатність стримувати натиск штормів і цунамі обмежена. Швидше за все, їхня довгострокова дія на темпи ерозії також носить обмежений характер. Багато річкових проток, що звивисто проходять через мангрові ділянки, активно розмивають чагарники мангрів на зовнішній стороні всіх вигинів річки, у той час як нові чагарники з'являються на внутрішньому боці вигинів, де відбувається осадження.

Мангрові ліси створюють середовище для існування диких тварин, зокрема для низки видів риб і ракоподібних промислового значення, до того ж, у деяких випадках добування накопиченого манграми вуглецю має важливе значення в прибережній харчовій мережі. У В'єтнамі, Таїланді, на Філіппінах і в Індії мангрові зарості вирощують на прибережних ділянках задля берегового рибальства та ін. Незважаючи на здійснення програм розведення мангрів, понад половина мангрових лісів світу вже втрачено.

Пристаосування до низького вмісту кисню. Червоні мангри, які мешкають в найбільш затоплених зонах, підносять себе над рівнем води за допомогою схожого на ходулі коріння (рис. 34), а також можуть засвоювати



Рис. 34 – Дихальні корені (пневматофори) мангрів, що не затоплюються під час припливів (літораль північного узбережжя Сулавесі)

повітря через пори в корі (чечевички). Чорні мангри виростають вище і випускають безліч дихального коріння – пневматофор (спеціальні коренеподібні утворення, які стирчать вгору з ґрунту, подібно до соломинок для дихання), вкритих чечевичками. Це дихальне коріння зазвичай до 30 см заввишки, хоча у деяких видів воно буває більше 3-х метрів завдовжки. Пневматофори бувають 4-ох типів – опорні, або ходульні, дихальні, або трубкові, колінні і стрічкові, або доскоподібні. Колінні і стрічкові пневматофори можуть поєднуватися з опорним корінням в основі

дерева. Для полегшення перенесення кисню до тіла рослини, коріння також містить рихлу паренхімну тканину (аеренхіма).

Обмеження надходження солі. Червоні мангри захищено від надходження солі завдяки тому, що їхнє коріння вкрите товстим пробковим шаром, який діє як механізм ультрафільтрації, перешкоджаючи потраплянню солі в рослину. Вміст солі всередині рослин доводить, що 90 % солі (а у випадках

підвищеного вмісту солі у навколишній воді – до 97 %) було відфільтровано. Сіль, що надходить у пагони, акумулюється в старому листі, яке потім скидається, а також у клітинних бульбашках, де вона не може заподіяти шкоди. Білі (або сірі) мангри можуть безпосередньо виводити сіль завдяки наявності двох сольових залоз в основі кожного листа (рис. 35). Їх викривають кристали солі, завдяки чому вони й отримали свою назву. У деяких рослин надлишок солей видаляється шляхом активного виділення через особливі продиhi, тому нижній епідерміс листа часто покритий сольовою кіркою. У тому, що ці солі дійсно виділені листком, а не осаджуються на його

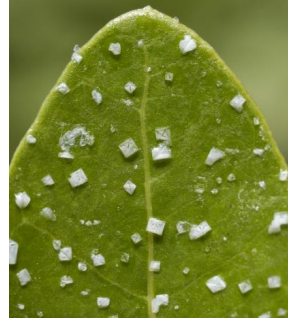


Рис. 35 – Виділення солей на листі мангрової рослини *Avicennia germinans* (Авіценія)

поверхні ззовні, переконує швидке відновлення сольової кірки після промивання інтактного (не відділеного від рослини) листа, у тому числі у вітровій тіні, де осадження сольового пилу виключене. На прикладі *Avicennia*, яка росте на узбережжях Східної Африки, показано, що розчин, який виділяється листком, містить в основному іони хлору, натрію, калію, причому в цьому розчині їхня концентрація вище, ніж в океанічній воді.

Обмеження втрати вологи. Через брак прісної води в засолених ґрунтах літоральної зони мангри виробили засоби для зменшення втрат вологи через листя. Вони можуть обмежувати відкриття продиhiв. Також вони здатні змінювати орієнтацію свого листа, повертаючи його так, щоб уникнути променів полуденного сонця. Такими засобами мангри зменшують випаровування з поверхні листа.

Засвоєння поживних речовин. Найбільшою проблемою для мангрів є засвоєння поживних речовин. Оскільки ґрунт під манграми завжди насичений водою, в ній мало вільного кисню. За такого низького рівня кисню анаеробні бактерії вивільнюють газоподібний азот, розчинне залізо, неорганічні фосфати, сульфіді і метан, які сприяють особливому різкому запаху мангрів і роблять ґрунт несприятливим для розвитку більшості рослин. Оскільки ґрунт бідний поживними речовинами, мангри пристосувалися до цього, змінивши своє коріння. Система ходульного коріння дозволяє манграм отримувати газоподібні речовини безпосередньо з атмосфери, а різні інші речовини, такі як залізо, – з ґрунту. Досить часто вони запасують газоподібні речовини безпосередньо в корінні, щоб їх можна було переробляти навіть під час приливу, під водою.



Рис. 36 – Мангрова рослина *Егіцерас*:
загальний вигляд та плід

Підвищення виживання потомства. В такому середовищі мангри виробили спеціальний механізм, що допомагає їхньому потомству вижити. У всіх мангрів плавуче насіння, пристосоване до розповсюдження по воді. На відміну від більшості рослин, насіння яких проростає в ґрунті, багато мангрів (наприклад, червоний мангр) «живородящі», тобто їхнє насіння проростає ще не відокремившись від дерева (рис. 36). Проростання відбувається або всередину плоду (наприклад, егіалітус (*Aegialitis*), акантус (*Acanthus*), авіценія (*Avicennia*), егіцерас (*Aegiceras*)), або через плід назовні (наприклад, різофора (*Rhizophora*), церіопс (*Ceriops*), бругійера (*Bruguiera*), ніпа (*Nypa*)), утворюючи сіянець (проросток, готовий до відділення), який може жити самостійно за допомогою фотосинтезу. Після дозрівання сіянцю він падає у воду, яка може переносити його на значні відстані. Сіянци здатні витримувати висихання і залишатися в сплячому стані протягом тижнів, місяців або навіть більше року доти, поки не потраплять до сприятливого середовища. Коли сіянець готовий укорінитися, він змінює свою щільність таким чином, що починає плавати у воді не горизонтально, а вертикально. У такому положенні підвищується ймовірність того, що він застрягне у мулі та вкоріниться. Якщо сіянець не вкоріниться, він може знову змінити свою щільність так, щоб відплисти у пошуках сприятливіших умов.

Характеристика екологічних груп наземних галофітів

Залежно від морфологічних особливостей і шляхів адаптації до засолення розрізняють кілька груп галофітів (за П. А. Генкелем):

1. Еугалофіти (солянки). В основному це мешканці солончаків або солончакових ділянок засоленних комплексів. Приклади – солонець європейський (*Salicornia europaea*), сарсазан шишкуватий (*Halocnemum strobilaceum*), види родів *Salsola*, *Petrosimonia*, *Suaeda*, *Obione* тощо мають характерний зовнішній вигляд цих рослин. Переважно це сукулентні риси (рис. 37): скорочене листя, м'ясисті членисті стебла, по периферії яких розташовується асиміляційна тканина – двошарова палісадна паренхіма, а центральна частина зайнята соковитою запасуючою водою тканиною. У інших (*Obione*, *Suaeda*) листя звичайне, пластинчасте, але з рисами *галоморфної* структури: сильно стовщеною і трохи сукулентною листовою пластинкою, порівняно великими клітинами.



Рис. 37 – Еугалофіт
Солонець

Зв'язок цих рис із засоленістю ґрунтів була показана ще наприкінці минулого століття у досліджах, у яких різкі анатомо-морфологічні зміни рослин викликалися поливом розчинами сірчано-кислих і хлористих солей. У більш пізніх роботах (у тому числі на культурних рослинах) також показано, що за надлишку солей спостерігається стовщення листової пластинки за рахунок розростання палісадної паренхіми, знижується число продихів: лист стає більш сукулентним, а розмір листової пластинки зменшується. Такі явища спостерігаються за різних

типів засолення.

У зв'язку з високою солевитривалістю цитоплазми еугалофіти здатні поглинати і накопичувати великі кількості солей (до 45–50 % від маси золи). За сучасними уявленнями, солі накопичуються не тільки в цитоплазмі, але й у «інертних» утвореннях клітини, які використовуються як умістища для баластових солей. ніж більш засолений ґрунт, тим більше солей містять і рослини-накопичувачі солей. Склад іонів у тілі рослини звичайно відповідає їхньому співвідношенню у ґрунті, хоча є приклади виборчого нагромадження: так, злаки й осокові накопичують більше К, ніж Na, лободові – Na, Cl та органічні аніони (головним чином, оксалат), капустяні – Na і SO₄. Солонець концентрує в тканинах значну кількість солей навіть за малого їхнього вмісту у ґрунті. Деякі галофіти-накопичувачі солей за масового виростання раніше навіть служили джерелом сировини для одержання соди і поташу (що відбилося й у їхніх латинських назвах – *Salsola kali*, *S. soda*, рід

Kalidium). Опад еугалофітів сприяє засоленню поверхневого шару ґрунту: добре відоме утворення зцементованої солями кірки під кронами саксаулів у Середній Азії, а в австралійських напівпустелях істотно засолюють ґрунт види роду *Atriplex*. Під заростями галофітів відбувається також підвищення лужності ґрунту.

2. Кріногалофіти (солевиділювачі). Ці рослини здатні виділяти назовні надлишок солі у вигляді сольового розчину через особливі залозки на листі. Такі тамарикси, франкенія, багато з кермеків (*Limonium*). (Ботаніки добре знають, як під час збору гербарію важко висушити гілку тамариксу з листям, покритим сіллю, оскільки сіль всмоктує вологу, і тому рослина не висихає у папері). Сухий порошок солі здувається з листя вітром, обсіпається або змивається дощем. За будовою листя кріногалофітів близьке до листя мезофітів.

3. Глікогалофіти. Сюди відносяться рослини ксерофільного вигляду (наприклад, багато полинів, які покривають величезні території в степовій і напівпустельній областях). Коренева система глікогалофітів мало проникає для солей, тому навіть на сильно засолених ґрунтах у



Рис. 38 – Кріногалофіт Кермек звичайний

тканинах рослин солі не накопичуються. Механізм цього «кореневого бар'єра» ще не ясний: одні автори надають значення стовщенню стінок кліток кореня, інші – біохімічним процесам, які забезпечують затримку шкідливих солей, треті – здатності рослин існувати при дуже ощадливому водному режимі, і тому менше поглинати баластові іони (рис. 38).

Варто ще згадати про групи рослин, які уникають засолення завдяки глибокій кореневій системі: хоча вони і можуть рости на сильно засолених ґрунтах, їхні сисні корені розташовуються, у глибоких мало засолених горизонтах. Такий, наприклад, очерет (*Phragmites communis*, рис. 39). Хімічні аналізи очерету, який росте в заплаві Сирдар'ї, на ґрунтах, дуже різних за складом та ступенем засолення, показують велику одноманітність складу надземних органів і особливо коренів; у той же час склад однолітніх еугалофітів з неглибокими коренями з неглибокими коренями сильно залежить від властивостей верхніх засолених горизонтів. Аналогічні очере-

тові кендир сибірський (*Arosinum sibiricum*) та інші види. Цю групу іноді називають **псевдогалофітами**.



Рис. 39 – Глікогалофіти (Цмін піщаний, Полин австрійський)

У багатьох галофітів проникність цитоплазми для солей помітно знижена, вона більш гідрофільна, містить багато колоїдно-зв'язаної води, що сприяє ощадливій витраті води і меншому поглинанню солей.

Концентрація солей у клітинному соку галофітів обумовлює високий осмотичний тиск порядку 5 000 кПа і більше. Підвищення осмотичного тиску забезпечує можливість усмоктування коренями води з концентрованого ґрунтового розчину.

Варто підкреслити, що для багатьох галофітів підвищена концентрація солей у ґрунті – необхідний і сприятливий фактор. Так, досліди культури солонцю і морського подорожника (*Plantago salsa*) на різних ґрунтових розчинах показали, що для їхнього росту оптимальна концентрація повареної солі 2–3 %, у той час як за вирощування цих рослин у прісній воді спостерігалось його пригнічення. Такий же «позитивний сольовий ефект» відзначений для сарсазану, лободи й ін. Він виявляється як у дорослих рослин, так і у проростаючого насіння.

Галофіти мають ряд біохімічних особливостей, які сприяють «знешкодженню» шкідливих солей і виведенню їх з основного обміну. Це забезпечується виборчим зв'язуванням іонів білками цитоплазми й органічних кислот, а також нагромадженням речовин, які виконують захисну функцію (деякі вуглеводи, амінокислоти, пігменти й ін.).



Рис. 40 – Псевдогалофіт Очерет звичайний

Експериментально показаний сприятливий вплив помірного засолення на різні сторони фізіології галофітів (що особливо помітно при порівнянні з глікофітами). Наприклад, за вирощування галофітів на живильній суміші з додаванням NaCl активність ферментів, відповідальних за сольовий обмін, залишається високою навіть за концентрацій порядку 12 г/л (а у глікофітів падає вже за 3 г/л), підсилюється азотний обмін і синтез білків. Відбуваються зрушення і у ґрунтовому живленні: так, поглинання міченого фосфору в галофітів максимальне за рН 8–9 і стимулюється іонами натрію, а у глікофітів для цього процесу оптимальна область рН 5–6, натрій же пригнічує цей процес.

Стійкість галофітів до засолення демонструється також наступним дослідом: у їхнього листя, зануреного черешками в сольовий розчин, зберігається нормальний фотосинтез, у той час як у листя глікофітів виявляється пригнічення фотосинтезу, руйнування хлорофілу, «сольові опіки» (відмирання частини листових пластинок).

Однак і у самих солевитривалих галофітів витривалість до засолення має межу: за різкого надлишку солей їхній ріст пригнічується. Це добре показано на прикладі солонцю й інших глікофітів за умов дуже засолених ґрунтів.

Виростаючи на порівняно вологих солончаках, багато з еугалофітів недостатньо витривалі до посухи. На більш сухих ґрунтах (наприклад, сильно пересихаючих улітку солончакуватих солонцях) поселяються галофіти з тими або іншими ксероморфними рисами: кокпек – *Atriplex cany* і лобода бородавчата – *A. verrucifera* з опушеними листами і глибокою кореневою системою, біоргун – *Anabasis salsa* зі стовщеним двошаровим епідермісом та ін. На сухих стовпчастих солонцях переважають види з яскраво вираженими ксероморфними рисами: сильно опушеними і розсіченими листами (полини – малоквіткова і Лерха – *Artemisia pauciflora*, *A. tercheana*, піретрум – *Pyrethrum achilleifolium*) або з дуже дрібним голкоподібним листям (*Camphorosma monspeliacum*). На цих же ґрунтах здатні рости і деякі степові ксерофіти, що виносять засолення, наприклад хвіст роздутий – *Alopecurus ventricosus*, бескильниця розставлена – *Puccinellia distans*, бульбокамиш морський – *Bolboschoenus maritimus*, морквяник Бессера – *Silaus besseri* та ін. Деякі з них мають підвищений вміст солей (що додає сіну з таких луків солонуватий присмак, привабливий для тварин) і здатні виділяти їхній надлишок у процесі гутації.

Своєрідну групу складають приморські галофіти і галомезофіти – рослини «маршів» (приморських луків) літоралей, дюн і зон, контактних з

діонами, приморських скель. У цих місцєперебуваннях надлишок солей, що надходить у ґрунт із морськими припливами, із засолених ґрунтових вод або з вітром для одних видів сполучається з надлишком зволоження (і навіть тимчасовим анаеробіозом під час заливання), для інших, зростаючих на підвищених і піщаних субстратах, – з обмеженою кількістю доступної вологи. Видовий склад приморської флори (у межах Європи) досить одноманітний. Тут можна знайти і типовий галофіт – солонець – *Salicornia europaea*, і види з **галоморфними** рисами – стовщеним сукулентним листям (*Honkenya peploides*, *Glaux maritima*, *Mertensia maritima* та ін.) і зростаючі на засолених пісках **галопсамофіти** з тими або іншими ксерофільними рисами (досить згадати блакитні зарості, що зустрічаються на узбережжі Фінської затоки, великого злаку волоснеця гігантського – *Elymus giganteus* з листям, покритим сизим восковим нальотом). Як показали дослідження приморських рослин на узбережжі Литви, вони мають підвищену концентрацію клітинного соку, високий осмотичний тиск (від 2 200 до 5 300 кПа) і накопичують у надземних частинах досить значні кількості мінеральних солей (12–22 % від маси золи). Іноді разом із приморськими галофітами ростуть і глікофіти, які мають підвищену витривалість до засолення: наприклад, звичайний вид, що живе на узбережжях прісноводних водойм, частуха – *Alisma plantago-aquatica*, виносить рН ґрунту від 2,0 до 12,0 і концентрацію солей до 3 %.

Цікаво, що анатомо-фізіологічні зміни залежно від концентрації солей у водних і наземних рослин певною мірою подібні: так, у прісноводних водоростей за переносу в розчини солей збільшуються розміри клітин, а також розміри ядра і ядерця (як у галофільних сукулентів). Морські водорості, вирощені в розчинах більш високої, ніж морська вода, концентрації, відрізняються від типових форм приблизно тими ж рисами, що і галофільні квіткові рослини від звичайних: більш пухкою будовою тканин, меншим розвитком механічних елементів, меншим розгалуженням.

4.3. АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ ТА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ РЕАКЦІЇ ГЛІКОФІТІВ НА ЗАСОЛЕННЯ ҐРУНТУ

Під час вивчення росту і розвитку рослин, які ростуть за умов засолення, природно, виникає питання про причини гальмування ростових процесів, що обумовлюють невеликі розміри як органів, так і самої рослини. Шкідлива дія солей на рослини в умовах засолення у першу чергу позначається на проростанні насіння. В міру зростання засолення схожість насіння падає,

унаслідок чого спостерігаються зрідженість посіву і випадки рослин, що особливо помітно на солончакових плямах. Вже одне зниження густоти стояння на одиницю площі знижує врожай рослин. На засоленому ґрунті ріст і розвиток рослин значно пригнічується (рис. 41), і тим сильніше, ніж більший ступінь засолення. Такі низькорослі рослини дають знижений врожай неповноцінної якості.

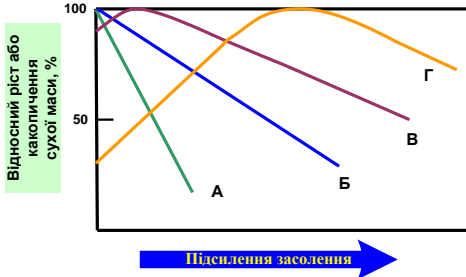


Рис. 41 – Залежність росту рослин від засолення ґрунту
 А, Б – глікофіти; В – солевитривалий глікофіт; Г – галофіт

Інтенсивність росту, розвитку і формування рослин на засоленних ґрунтах, визначається не тільки загальним вмістом солей, але і типом сольового складу ґрунту (рис. 42). Реакція бавовнику на якість засолення ґрунту виявляється, починаючи з проростання насіння. За рівного вмісту солей у ґрунті (у %) за сульфатно-хлоридного і хлоридного засолення (перевага хлористих солей)

створюються гірші умови для проростання насіння, росту і розвитку рослин, ніж при хлоридно-сульфатному і сульфатному засоленні (перевага сірчано-кислих солей).

За умов хлоридного засолення, порівняно із сульфатним у проростків рослин, найбільш сильно знижується інтенсивність мобілізації запасних речовин у період їхнього гетеротрофного живлення і найбільш сильно пригнічуються процеси новоутворення органічних речовин під час автотрофного живлення. Унаслідок цього за хлоридного засолення знижується інтенсивність проростання насіння і пригнічується ріст проростків. Більш сильна дія хлоридного засолення, ніж сульфатного, спостерігається протягом усього вегетаційного періоду, особливо за зростаючих концентрацій солей у ґрунті. В умовах хлоридного засолення у зіставленні із сульфатним найбільш різко пригнічуються ріст, розвиток, інтенсивність нагромадження сухої речовини, що обумовлює невеликі розміри органів і низькорослість самої рослини. При цьому різко знижується і врожай рослин.



а



б

*Рис. 42 – Рослини бавовни, які ростуть на засоленому ґрунті
(за Б. П. Строгановим)*

*а – сульфатне засолення; б – хлоридне засолення
1 – контроль; 2 – 0,3 %, 3 – 0,5 %, 4 – 0,8 %, 5 – 1,4 %*

Механізм негативної дії солей на ростові процеси рослини дотепер ще мало вивчений. Передбачається, що за вкрай несприятливих умов, що нерідко виникають на засолених ґрунтах, дія солей на рослину викликає зміну в стані протоплазми клітин, результатом чого є її відставання від клітинних стінок. При цьому відбувається роз'єднання плазмодесм і порушення міжклітинних зв'язків між деякими клітинами. Це явище більш яскраво виражене у рослин, які ростуть за умов хлоридного засолення, порівняно із сульфатним. Зміна в стані протоплазми, що призводить до роз'єднання клітин, порушує між ними фізіологічний взаємозв'язок і погодженість у процесах водообміну й обміну речовин. Роз'єднання клітин, особливо у органах, які інтенсивно ростуть (точка росту), обумовлює гальмування або припинення ростових процесів. Явище відставання протоплазми від клітинних стінок є оборотним процесом. У рослин за сприятливих умов (розсолення субстрату) відновлюється нормальний стан протоплазми і міжклітинний

зв'язок, результатом чого є різке підвищення інтенсивності ростових процесів. Мікроскопічна картина зміни стану протоплазми у рослин у присутності солей зовні відповідає відокремленню протоплазми, що неодноразово описувалося П. А. Генкелем, Е. З. Овінною та іншим авторами.

Анатомо-структурні зміни у рослин, які ростуть в умовах засолення, відзначалися багатьма авторами. Більшість дослідників дотримується думки, що рослини в умовах засолення здобувають характерні ознаки і властивості сукулентності, тобто товщає листя, збільшуються розміри клітин епідермісу, зменшується число продихів на одиницю площі листка, розростаються палисадна і губчаста паренхіми листка, слабко розвиваються і диференціюються провідні системи. При цьому вважають, що відхилення анатомо-структурних змін убік набуття рис сукулентності є пристосувальною реакцією рослин до засолення. Унаслідок цього величини показників сукулентності нерідко пов'язують зі ступенем солевитривалості самих рослин.

Однак чимало фактів свідчить про те, що у рослин в умовах засолення виявляються і ознаки ксероморфізму, точніше галоксеричності, тобто поряд зі стовщенням листка зменшуються розміри клітин епідермісу, збільшується число продихів на одиницю площі листка, добре розвиваються і диференціюються провідні системи тощо.

Дослідження, проведені протягом ряду років, показали, що характерні анатомо-структурні зміни рослин обумовлюються не стільки загальною концентрацією солей, скільки їхнім співвідношенням, тобто типом сольового складу ґрунту. Вплив якості засолення на анатомо-структурні зміни органів рослин виявляється на найраніших етапах її розвитку. Результати відповідних спостережень показують, що за умов засолення в конусі наростання стебла порушуються процеси закладення листових горбків і диференціювання їх у листки. За цього у рослин за умов хлоридного засолення закладення листових горбків гальмується меншою мірою, ніж їх диференціювання, тоді як за сульфатного засолення дія солей проявляється значно слабше і в однаковій мірі на обидва процеси. Формування листка в умовах різноякісного засолення накладає глибокий відбиток на його анатомічну будову. Характерною рисою рослин із хлоридного засолення, порівняно із сульфатним, є зменшення розмірів площі листка, збільшення розмірів клітин епідермісу, зменшення числа продихів на одиницю площі листка, стовщення листової пластинки за рахунок розростання палисадної і губчастої паренхіми. Експериментальні дані вказують на те, що у рослин в умовах сульфатного засолення більшою мірою пригнічуються процеси розтягнення клітин, ніж їх новоутворення, а за хлоридного засолення новоутворення клітин різко пригнічується, але стимулюється їхнє розтягнення.

Вплив різноякісності засолення позначається і на анатомічній будові стебла бавовнику. За умов хлоридного засолення більш чітко, ніж за сульфатного засолення виражене збільшення товщини кори, серцевини і зменшення товщини деревини. Поряд з цим у рослин хлоридного засолення знижується ступінь диференціації водопровідної системи і розміри просвітів судин. Інакше кажучи, у рослин, що ростуть за умов хлоридного засолення, чітко виявляються ознаки і властивості **галосукулентності**, тоді як за сульфатного засолення – **галоксеричності** (рис. 43).

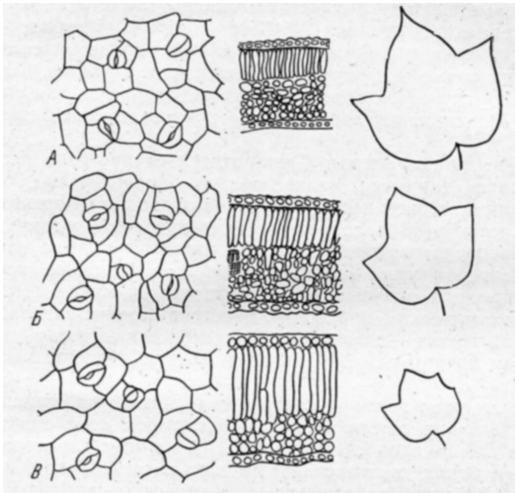


Рис. 43 – Зміни анатомічної будови листя бавовнику за умов засолення (за Б. П. Строгановим)
 А – контрольні рослини; Б – галоксеричність (сульфатне засолення); В – галосукулентність (хлоридне засолення)

Однак варто підкреслити, що явище галосукулентності і галоксеричності у рослин великою мірою залежить і від їхніх біологічних властивостей. Значення біологічної природи рослин у реакціях на якість засолення особливо чітко виявляється в *Salicornia herbacea*. Це рослина з яскраво вираженою сукулентністю переважно росте на ґрунтах із хлоридним засоленням. Вирощування солонцю на незасоленому ґрунті за умов сульфатного засолення анатомо-структурні зміни йдуть у напрямі галоксеричності, а на хлоридному засоленні – галосукулентності. Тобто, біологічні властивості солонцю визначили специфічність реакції на якість засолення, що знайшло відображення у своєрідних анатомо-структурних змінах його органів.

Численні дослідження показують, що засолення ґрунту створює несприятливі умови для водообміну рослин. Нерідко в умовах засолення

висока концентрація солей у ґрунті, крім отрутною дії, чинить і негативний вплив на водопостачання рослин, обумовлюючи так звану фізіологічну сухість ґрунту. У цьому випадку спостерігається таке явище, коли за достатньої вологості ґрунту рослина не в змозі цілком забезпечити себе водою і випробує своєрідне водне голодування. Унаслідок цього розмежування токсичної та осмотичної дії солей на водний режим рослин, особливо в природних умовах росту, є важко здійсненою задачею. За цих умов нелегко установити і специфічну дію окремих солей на водообмін рослин.

Результати досліджень, проведених у строго контрольованих умовах (вегетативний метод), показують, що інтенсивність водообміну рослин в умовах рівного вмісту солей у ґрунті обумовлена якістю засолення. У рослин в умовах сульфатного засолення, порівняно з рослинами хлоридного засолення, знижується вміст води, і підвищується інтенсивність транспірації. У таких рослин знижується і сисна сила листка, осмотичний тиск клітинного соку, в'язкість протоплазми, а також ступінь гідрофільності колоїдів. Рослини із сульфатного засолення мають і більш високу еластичність протоплазми, і більш стійку колоїдну систему, ніж рослини із хлоридного засолення.

Рослини в умовах сульфатного засолення більш енергійно поглинають воду з ґрунту і значно інтенсивніше витрачають її в процесі транспірації, ніж рослини з хлоридного засолення. Це обумовлюється тим, що енергія, поглинена листком в умовах сульфатного засолення, більшою мірою витрачається на підвищення інтенсивності транспірації, що обумовлює зниження температури тканин листка. За хлоридного засолення поглинена листом промениста енергія за зниженої інтенсивності процесу транспірації більшою мірою йде на підвищення температури листя.

Зміни, які спостерігаються, у функціях і у формі рослин, обумовлені якістю засолення, визначають і різні шляхи їхнього водопостачання. Забезпеченість водою у рослин за сульфатного засолення досягається головним чином шляхом інтенсивного росту коренів і сильно розвинених водопровідних систем кореня і стебла, а за хлоридного засолення – за рахунок підвищення сисної сили листка.

Слід зазначити і те, що поняття про фізіологічну сухість засоленого ґрунту, що розвивав Шимпер (Schimper) при поясненні ксероморфності солончакових рослин, може бути прийняте умовно лише до сульфатного типу сильно засоленого ґрунту.

За умов сильного засолення нерідко спостерігається сольове отруєння рослин. Перші ознаки сольового отруєння у одних рослин зовні виявляються у вицвітанні хлорофілу (рис. 44), а у інших – у побурінні окремих ділянок

листка. Вицвітання хлорофілу супроводжується зниженням міцності зв'язку зеленого пігменту з білками хлоропластів. Цей стан некробіозу має оборотний характер. За сприятливих умов раніше пожовтілі ділянки листа набувають зеленого забарвлення. Прогресуючий некробіоз викликає різке порушення обміну речовин, що призводить до нагромадження проміжних продуктів обміну речовин, токсично діючих на рослину.

Судячи з деяким непрямим даних, речовини, утворені в некрозах у рослин за хлоридного і сульфатного засолення, розрізняються як за хімічними властивостями, так і за характером свого розподілу. Є підстава вважати також, що клітини, які знаходяться в стані некробіозу та у посмертному стані, є своєрідними центрами з утворення органічних токсичних речовин. Ці речовини, пересуваючись по нормальних клітинах і отруюючи їх, обумовлюють тим самим прогресуючий некробіоз клітин і некроз окремих ділянок органа.

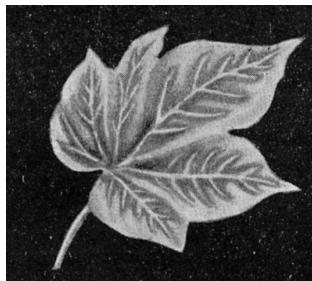


Рис. 44 – Вицвітання хлорофілу в листі бавовни (за Б. П. Строгановим)

За різкого і раптового підвищення вмісту солей у ґрунті в першу чергу піддаються сольовому отруєнню найменш солевитривалі рослини. Відповідні реакції рослин на раптове сильне засолення NaCl і Na_2SO_4 змінюються як від фізико-хімічних властивостей солі, так і від умов вирощування рослин (різні типи сольового складу ґрунту). За рівної концентрації солей, додатково внесених у ґрунт (у % на абсолютно сухий ґрунт), NaCl чинить більш сильну токсичну дію на рослину, ніж Na_2SO_4 . У силу цього при додатковому засоленні NaCl симптоми сольового отруєння у рослин проявляються найшвидше й у більш різко вираженій формі, ніж за Na_2SO_4 .

Рослини, вирощені на засоленому ґрунті, при додатковому засоленні значно менше страждають від токсичної дії солей. Рослини, що ростуть на хлоридному засоленні, характеризуються підвищеною опірністю шкідливій дії солей, особливо до Na_2SO_4 .

Раптове засолення, яке викликає сольове отруєння і загибель рослин, супроводжується надмірним накопиченням у їхніх органах саме тієї солі, що додатково вносилася в ґрунт. При цьому різке підвищення вмісту в листі отруєних рослин іонів однієї солі обумовлює помітне зменшення вмісту іонів іншої солі.

Поряд з цим у листі отруєних солями рослин знижується вміст води у тканинах, падає вміст глюкози, підвищується кількість вільних амінокислот і різко зростає активність пероксидази. Подібна зміна у обміні речовин найбільш різко виявляється у рослин, що піддавалися раптовому засоленню NaCl. Бавовник, вирощений на хлоридному засоленні за явно вираженого сольового отруєння, характеризується порівняно стійким обміном речовин.

Залежно від концентрації і фізико-хімічних властивостей солі і біологічних властивостей рослин сольове отруєння може бути місцевим або загальним.

За місцевого сольового отруєння токсична дія солей виявляється на окремих клітинах, тканинах або органах, не викликаючи загибелі самої рослини. Наприклад, польові спостереження показали, що внаслідок сольового отруєння все листя відмирає, але за сприятливих умов асиміляційна поверхня відновлюється за рахунок пазушних сплячих бруньок, що дає можливість рослині закінчити життєвий цикл свого розвитку. За загального сольового отруєння настає загибель рослини.

За явно вираженого сольового отруєння рослин у різкій формі виявляється іонний ефект, що виявляється в характерній зміні обміну речовин або в специфічній морфолого-анатомічній зміні під впливом певних іонів. Так, іонний ефект спостерігався, коли за раптового засолення Na_2SO_4 загибель рослин супроводжувалася відмиранням і скиданням листів, у той час як за отруєння NaCl відмерлі листи не обпадали.

Сильне засолення ґрунту, викликаючи сольове отруєння окремих рослин, у той же час є умовою, за якої різко виявляються індивідуальні властивості рослин. Результати дослідження в цьому напрямі показали, що різна інтенсивність росту і розвитку рослин за природних умов на сильно засолених ділянках і солончакових плямах визначається, з одного боку, кількістю солей у зонах росту коріння, а з іншого боку – різною опірністю рослин шкідливій дії солей. Унаслідок цього вміст солей у кореневій зоні пригнічених і низькорослих рослин нерідко буває менше, ніж у більш рослих рослин без зовнішніх ознак пригнічення. Високий ступінь пристосованості рослин до засоленості ґрунту й обумовлює в деяких випадках різко виражену індивідуальну солевитривалість окремих екземплярів. При цьому насіння подібних рослин характеризується також і високою солевитривалістю.

Азотний обмін рослин відбиває фізіологію всієї рослини і її взаємини з навколишнім середовищем. Як показали дослідження, порушення азотного обміну рослин в умовах засолення супроводжується значним нагромадженням аміаку. Утворення його в тканинах рослин можна пояснити, з одного

боку, глибоким розпадом білкових речовин, а з іншого боку – він може бути побічним продуктом перетворення таких азотистих речовин, як аміни і діаміни. Природно, що нагромадження такої токсичної речовини, як аміак, буде негативно впливати на плин фізіологічних процесів рослини.

Зміна інтенсивності і спрямованості перетворення білкових речовин у рослин при засоленні помітно відбивається на обміні вільних амінокислот. Порушення обміну амінокислот у присутності солей йде за рахунок змін активності ферментів і тих умов середовища, у яких вони здійснюють свою дію. З одного боку, у рослин в умовах засолення амінокислоти можуть накопичуватися в результаті порушення синтезу і розпаду білків. З іншого боку, вільні амінокислоти можуть зазнавати певних перетворень, що приводять як до переважного накопичення одних амінокислот і зникнення інших, так і появи таких специфічних продуктів обміну, як аміни і діаміни.

Дія солей на рослини обумовлює різке збільшення вмісту багатьох вільних амінокислот. При цьому в листі рослин інтенсивність нагромадження вільних амінокислот вище, ніж у коренях. Звичайно, у всіх видів рослин йде нагромадження глютамінової і аспарагінової кислот і їхніх амідів (глютаміну й аспарагіну). Нагромадження деяких інших амінокислот залежить від виду рослин і від якості засолення субстрату. Зокрема, у коренях кукурудзи, яка росте в умовах засолення хлористим натрієм, порівняно із сірчанокислим, помітно зростає кількість аспарагіну і знижується вміст глютаміну. Зміна в складі амінокислот у рослин у присутності солей може бути причиною нагромадження різноманітних токсичних речовин (оксипроліну, *l*-лейцину, ізолейцину, *d*-аланіну, фенілаланіну, тирозину, токсичних діамінів – путресцин і кадаверин). Нагромадження подібних отруйних продуктів і обумовлює пригнічення життєдіяльності, а нерідко – і загибель рослин в умовах засолення.

4.4. МЕТОДИ ПІДВИЩЕННЯ СОЛЕВИТРИВАЛОСТІ РОСЛИН

Установлені закономірності у пристосуванні рослин до засолення ґрунту і закріплення властивостей солевитривалості у потомстві послужили основою для розробки різноманітних методів підвищення солевитривалості рослин.

Перш за все, численні дослідження свідчать про доцільність у районах із засоленими ґрунтами широко використовувати насіння і посадковий матеріал місцевого походження. Рекомендується використовувати потомство лише тих рослин, які ростуть на засоленому ґрунті і мають найбільш яскраво

виражені властивості пристосування і високу продуктивність. Такі рослини нерідко можна зустріти на солончакових плямах, на поверхні яких чітко вимальовуються вицвіти солей. За розмноження потомства таких рослин на засолених ґрунтах і за повторного добору насіння найбільш пристосованих і врожайних рослин можна значно підвищити солевитривалість і врожайність цього сорту. Це обумовлюється тим, що за щорічно повторюваних умов зовнішнього середовища (засолення) пристосувальні властивості і продуктивність рослин підвищуються і закріплюються в потомстві. Становить інтерес те, що, відповідно до досліджень Г. Р. Матухіна і Л. А. Бойка, стійкість рослин до засолення ґрунту, яка набувається протягом вегетації, передається потомству, а рослини наступних поколінь відрізняються підвищеною солевитривалістю і врожайністю.

Виходячи з уявлення про те, що рослини у початковій фазі свого розвитку найбільш легко пристосовуються до умов зовнішнього середовища, П. А. Генкель зі співробітниками розробили ряд методів підвищення солевитривалості рослин. В основу цих методів покладений принцип сольового впливу на насіння, причому час обробки насіння і застосовувані концентрації солей змінюються залежно від біологічних властивостей рослин і умов вирощування (ступінь і якість засолення). Випробування запропонованих методів передпосівного підвищення солевитривалості рослин показало, що за допомогою їх можна значно підвищити врожай різноманітних сільськогосподарських культур на засолених ґрунтах. Важливо відзначити, що за даними цих авторів, властивості солевитривалості, набуті рослинами після однократної обробки насіння, закріплюються в потомстві. Запропонований П. А. Генкелем принцип передпосівного підвищення солевитривалості рослин шляхом сольових впливів ліг в основу різноманітних способів, що були розроблені й іншими авторами. Передпосівна обробка насіння сольовим розчином за методом П. А. Генкеля значно змінює фізіологію зародка у бік підвищення опірності шкідливій дії солей. Унаслідок цього схожість обробленого насіння порівняно з необробленим за умов засолення значно підвищується. У дорослих рослин, що зазнали передпосівного підвищення солевитривалості, спостерігаються глибокі фізіологічні, анатомічні і морфологічні зміни. Завдяки цим змінам рослини найбільш швидко і відносно легко пристосовуються до умов засолених ґрунтів. Тому рослини менше страждають від надлишку солей і значно менше накопичують їх у своїх органах. Ці зміни у рослин визначають відносно нормальний ріст, розвиток і формування врожаю. Природно, що збільшення числа рослин на одиницю

площі і підвищення їхньої продуктивності дає помітне збільшення врожаю на засолених ґрунтах.

В. А. Ковда запропонував використовувати для передпосівної обробки насіння не хлористий натрій, а солону ґрунтову або дренажну воду. Лабораторні і польові досліди показали, що обробка насіння ґрунтовою водою дає можливість одержати добрі сходи і підвищити врожайність на засолених ґрунтах.

Д. А. Агакішієв розробив метод підвищення солевитривалості бавовнику шляхом передпосівної східчасто-сольової обробки насіння з метою підвищення врожаю бавовнику-сирцю на засолених ґрунтах. Для передпосівної обробки насіння він рекомендує використовувати розчин суміші солей, що за співвідношенням солей є типовим для середньо засолених ґрунтів Туркменії. Така обробка насіння дає значне збільшення врожаю бавовнику-сирцю на засолених ґрунтах. Відповідно до досліджень А. К. Носова, подібна східчасто-сольова обробка насіння може проводитися і розчинами хлористого натрію з поступово підвищуваною концентрацією (0,3 %, 0,6 %, 1,2 %). Обробка насіння проводиться в три прийоми через кожні 12 годин. Досліди Л. Н. Горєва довели, що спосіб сольових обробок можна застосовувати і для підвищення солевитривалості виноградної лози.

Д. А. Агакішієв рекомендує обробляти солями окремі пагони або цілі кущі бавовнику в той період, коли в них формується насіння. У цей період, відповідно до точки зору Д. А. Агакішієва, солі чинять найсильнішу дію на насіння убік підвищення його солевитривалості.

Для створення солевитривалих сортів культурних рослин Строгонов рекомендує використовувати внутрیشньосортове схрещування. Воно дає кращий ефект у тому випадку, коли в ньому бере участь потомство рослин, неоднорідних за умовами вирощування.

Важливим методом є також розробка агротехнічних заходів і методів підвищення солевитривалості рослин. Селекційна робота і насінництво повинні бути районовані з урахуванням типу сольового складу ґрунту. Не виключена можливість, що який-небудь захід, що дає ефект в умовах одного типу сольового складу ґрунту, може не дати позитивних результатів в умовах іншого.

**ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ
ТА САМОКОНТРОЛЮ**

1. Що таке засолення ґрунту? Наведіть класифікації засолення ґрунту за вмістом солей та за якістю засолення.
2. Наведіть класифікацію галофітів. Охарактеризуйте водні галофіти.
3. Дайте характеристику пристосування рослин мангрових лісів до умов середовища.
4. На які групи поділяються наземні рослини, що ростуть на засо-
лених ґрунтах? Дайте фізіолого-екологічну характеристику цих
груп рослин.
5. Охарактеризуйте анатомо-морфологічні зміни у будові глікофітів,
що ростуть на засоленних ґрунтах.
6. Дайте характеристику фізіолого-біохімічним реакціям рослин-
глікофітів, які ростуть на засоленних ґрунтах.
7. Наведіть основні методи діагностики солевитривалості рослин.
8. Як можна вивчити вплив засолення ґрунту на ріст та розвиток
рослин?
9. Як можна підвищити солевитривалість рослин?

5 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ЗМІН РЕАКЦІЇ ҐРУНТУ

Кислотність – важлива характеристика, оскільки вона визначає склад хімічних сполук, які утворюються в ґрунті. Цей показник впливає на розвиток корневих систем рослин, функціонування ґрунтової мікрофлори, а відповідно і на надходження поживних речовин у рослини. В умовах підвищеної кислотності накопичуються шкідливі речовини, які порушують вуглеводний і білковий обмін рослин, утворення у них органів розмноження (квіток, суцвіть), знижують урожай, а іноді викликають загибель культур.

Кожний ґрунт має певну реакцію ґрунтового розчину, яка зумовлюється наявністю в ґрунтовому розчині іонів H^+ і OH^- . У воді певна частина молекул завжди розпадається на іони H^+ і OH^- . Залежно від температури кількість дисоційованих молекул води відносно недисоційованих завжди постійна, що схематично можна виразити рівнянням:

$$K = \frac{H^+ \cdot OH^-}{H_2O},$$

де H^+ – кількість іонів водню;

OH^- – кількість гідроксильних іонів;

H_2O – молекули води;

K – стала величина.

Якщо реакція ґрунту кисла, то в ньому більше водневих іонів, а якщо лужна – гідроксильних.

Розрізняють *актуальну, або активну, і потенційну, або пасивну, кислотність ґрунту*.

Актуальна кислотність зумовлюється наявністю іонів водню у ґрунтовому розчині, а потенційна – водневих іонів і іонів алюмінію у вбирному комплексі.

Актуальну кислотність ґрунтового розчину спричиняють здебільшого розчинні органічні кислоти, які утворюються в ґрунті внаслідок біохімічних процесів. У ґрунтовий розчин потрапляє певна кількість вуглекислого газу, який з водою утворює вуглекислоту. Потім вуглекислота дисоціює на іони H^+ і HCO_3^- . Іони водню також підкислюють розчин. Підкислюється ґрунтовий розчин і внаслідок розкладу гідролітично-кислих солей алюмінію та заліза, бо в розчин виділяється кислота.

Потенційну (приховану) кислотність можна виявити тільки в тому разі, якщо витиснути з вбирного комплексу увібрані іони водню. Залежно від

Стійкість рослин до абіотичних факторів

того, якими солями визначають потенціальну кислотність, її поділяють на обмінну і гідролітичну.

Обмінна кислотність ґрунту зумовлюється іонами водню, які можна витиснути з вбирного комплексу розчином нейтральних солей (KCl або NaCl) (рис. 45).

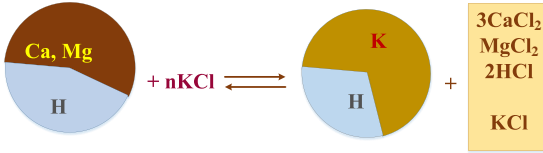


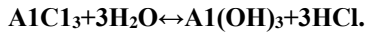
Рис. 45 – Виявлення обмінної кислотності ґрунту

NaCl) (рис. 45).

За взаємодії ґрунту з розчином нейтральних солей (KCl або NaCl) з вбирного комплексу катіони калію або натрію витискують

не тільки увібрані іони водню, а і обмінні іони алюмінію.

Хлористий алюміній гідролітично розщеплюється і утворює соляну кислоту за схемою:



Кількість соляної кислоти, яка утворюється, еквівалентна кількості витисненого алюмінію. Отже, утворена соляна кислота і підкислює ґрунт. Кількість утвореної кислоти виражають у міліграм-еквівалентах (мг-екв) на 100 г ґрунту.

Гідролітична кислотність зумовлюється наявністю у вбирному комплексі іонів водню, які витискуються катіонами гідролітично-лужних солей (рис. 46). У водному розчині оцтовокислий натрій дисоціює на іони:



внаслідок чого реакція ґрунту стає лужною (рН 8,2–8,4). Гідролітична кислотність завжди більша за обмінну, бо вона включає в себе актуальну і всю потенціальну кислотність. Пояснюють це явище тим, що гідролітична кислотність зумовлюється не тільки тими іонами водню, які є на поверхні колоїдної

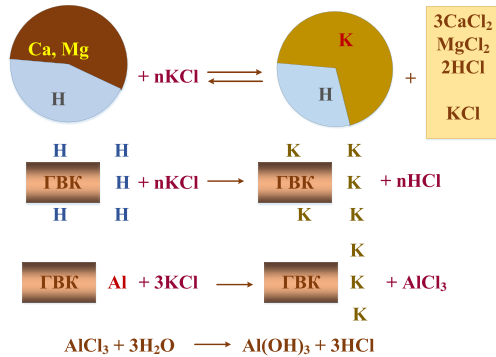


Рис. 46 – Виявлення гідролітичної кислотності ґрунту

Стійкість рослин до абіотичних факторів

частинки, а й тими, які витискуються натрієм з інших шарів колоїдних частинок. Визначаючи гідролітичну кислотність, кількість виявлених водневих іонів також виражають у міліграм-еквівалентах на 100 г ґрунту.

Причин, що обумовлюють підкислення ґрунтів, багато. Найбільш істотні з них:

- кислотні опади;
- промислові викиди, що містять сульфіді і оксиди металів (у ґрунті вони утворюють сірчану кислоту, яка обумовлює підкислення);
- інтенсивне застосування фізіологічно кислих мінеральних добрив;
- низький рівень підживлення ґрунтів органічними добривами та внесення меліорантів;
- природний біологічний процес.

Класифікація ґрунтів за кислотністю наведена в таблиці 4

Як і у показнику кислотності ґрунтів, розрізняють актуальну і потенційну лужність ґрунтів. Актуальна лужність – це лужність ґрунтового розчину, що виникає під впливом гідролітично лужних солей, наприклад соди або бікарбонату кальцію. Потенційна лужність виявляється у ґрунті, що містять в ґрунтовому поглинаючому комплексі натрій. Вона характерна для солонцюватих і засолених ґрунтів і визначається реакцією з утворенням соди. Боротьба з лужністю проводиться гіпсуванням ґрунтів. Сірчаноокислий натрій водорозчинний, легко вимивається. Введення в ґрунтовий комплекс Ca^{2+} покращує властивості ґрунтів. Для зниження лужності солонців застосовують суперфосфат, сульфат амонію, гній.

Таблиця 4

Групування ґрунтів за ступенем кислотності, визначеної у сольовій витяжці (потенціометрично)

pH	Група ґрунтів	Тип ґрунтів
< 4,5	Сильнокислі	Болотні, болотно-підзолисті, підзолисті, червоноземи, тропічні
4,5–5,5	Кислі	Підзолисті, дерново-підзолисті, червоноземи, тропічні
5,5–6,5	Слабокислі	Підзолисті, дерново-підзолисті, сірі лісові, червоноземи, тропічні
6,5–7,0	Нейтральні	Сірі лісові, чорноземи
7,0–7,5	Слабколужні	Чорноземи південні, каштанові
7,5–8,5	Лужні	Солонці, солончаки
> 8,5	Сильнолужні	Содові солонці, солончаки

Буферність ґрунтів – це властивість ґрунту підтримувати постійну реакцію ґрунтового розчину. Буферність залежить від хімічного складу і ємності поглинання ґрунту, складу поглинених катіонів і властивостей ґрунтового розчину. Якщо в ґрунт влити трохи соляної кислоти, то можна очікувати підкислення ґрунтового розчину, проте цього не відбудеться, тому що відбудеться обмінна реакція з утворенням нейтральних солей. Якщо додати луг, наприклад соду, то і вона також буде нейтралізована. Буферна здатність ґрунтів буде тим вищою, чим більшою є їхня ємність поглинання. На буферні властивості ґрунтів має великий позитивний вплив бікарбонат кальцію. Буферність – явище, яке забезпечує більш-менш постійну концентрацію водневих і гідроксильних йонів в ґрунті, що дає можливість рослинам пристосуватися до умов середовища.

Підвищена кислотність ґрунту негативно позначається на рослинах. У багатьох сільськогосподарських рослин підвищується ураження хворобами, наприклад, капуста вражається килою, морква – фомозом, буряк – гнилизною серцевини, цибуля – шийковою гнилизною. Крім того, у цибулі зтягується період дозрівання.

За таких умов пригнічується діяльність корисних бактерій, які беруть участь в розкладанні гною, торфу, компостів та інших місцевих добрив і перетворенні в доступну рослинам форму поживні речовини, які знаходяться у них. За низького значення рН їхня активність уповільнюється, а за рН нижче 4 – практично припиняється. Погано розвиваються бульбочкові бактерії, гинуть в таких ґрунтах і бактерії ризосфери, що засвоюють азот повітря і накопичують його в ґрунті.

Крім того, накопичуються шкідливі сполуки, наприклад, розчинні алюміній і в надмірній кількості марганець. Особливо чутливі до алюмінію буряк столовий, горох, квасоля, ріпа, до надлишку марганцю – майже всі овочеві культури, особливо столовий буряк.

За значної кислотності ґрунту підвищується доступність для рослин важких металів, що веде до їхнього значного накопичення. Тому їх міститься значно більше, ніж в аналогічних рослинах, вирощених на ґрунтах менш кислих. Пояснюється це тим, що важкі метали, що містяться в ґрунті і гірських породах, а також потрапили в ґрунт разом з викидами промислових підприємств, автотранспорту не вимиваються звичайною дощовою водою, але вимиваються кислими розчинами, потрапляють у рослини і накопичуються в них. Тобто в слабкокислих і нейтральних ґрунтах важкі метали знаходяться у зв'язаному стані, а в кислих ґрунтах вони більш рухливі і здатні накопичуватися в рослинних тканинах.

Зміна кислотності ґрунтів значною мірою впливає на доступність для рослин поживних речовин. Надмірно високий (більше 9,0) та надмірно низький (менше 4,0) показники рН ґрунту діють на коріння рослин токсично. В межах цих показників рН визначається поведінка окремих поживних сполук, а саме: їх осадження чи перетворення у доступні чи недоступні для рослин форми. Так, у дуже кислих ґрунтах (рН 4,0–5,5) такі елементи, як залізо, алюміній та марганець переходять у легкодоступні для засвоєння рослинами форми, до того ж їхня концентрація досягає токсичного рівня. При цьому надлишок цих металів порушує вуглеводний та білковий обмін рослин і утворення органів розмноження, що значно знижує врожай і може навіть спричинити загибель культурних посівів. При високій кислотності ґрунту погіршуються його фільтраційна здатність, капілярність та проникність. Високу чутливість до алюмінію проявляє буряк, горох та квасоля. До надлишку марганцю чутливі майже усі овочі і також буряк. За низького показника кислотності ґрунту утруднюється засвоєння рослинами фосфору, калію, сірки, кальцію, магнію та молібдену. В результаті голодування за певних умов культурні рослини можуть гинути навіть без вагомих помітних причин.

Надмірна кислотність ґрунтів також пригнічує діяльність корисних мікроорганізмів, що беруть участь у розкладанні гною, торфу, компостів та інших форм органічних решток для вивільнення із них доступної для рослин форми поживних речовин. На коренях рослин, що ростуть у дуже кислому середовищі, погано розвиваються бульбочкові бактерії, через що засвоєння бобовими культурами азоту з повітря значно погіршується. За таких умов не відбувається збагачення ним ґрунтів і не задовольняються потреби рослин, що необхідно враховувати при розробці стратегії удобрення.

На дуже лужних ґрунтах (рН 7,5–8,5), навпаки, спостерігається значне зниження доступності для рослин таких елементів, як залізо, марганець, фосфор, мідь, цинк, бор та більшості мікроелементів. Порушення їх засвоєння в цьому випадку пов'язане із утворенням їхніх нерозчинних гідроксидів, які рослини не можуть поглинати у такому вигляді. Оптимальна для рослин реакція ґрунтів з рН 6,5 дає можливість більшості поживних сполук лишатися у доступній для рослин формі у ґрунтового розчині, що зазвичай профілактує їхню нестачу.

Мінеральні елементи засвоюються з ґрунту завдяки діяльності кореневої системи рослин у вигляді позитивно та негативно заряджених іонів – катіонів та аніонів. Наприклад, азот може засвоюватися рослинами у вигляді аніону NO_3^- та катіону NH_4^+ , фосфати та сірка у вигляді аніонів фосфорної та сірчаної кислот – H_2PO_4^- і SO_4^{2-} , калій, кальцій, магній, натрій та залізо –

у вигляді катіонів з одним чи двома позитивними зарядами K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{2+} , а мікроелементи – у вигляді відповідних катіонів чи аніонів. Причому рослини засвоюють іони не тільки з ґрунтового розчину, а й ті, що утримуються на колоїдах – глинистих мінералах чи часточках гумусу. Для цього рослини активно впливають на тверду фракцію ґрунту своїми корневими виділеннями, які мають високу розчинну здатність завдяки вугільній кислоті, органічним та амінокислотам. Під впливом цих сполук необхідні рослинам поживні речовини переходять у доступну форму. Зміна мінерального складу ґрунту і його колоїдів, а також процеси засвоєння корінням рослин поживних речовин регулюють і змінюють кислотність ґрунтового середовища.

Загалом сила кореневої системи різних рослин значно відрізняється. При цьому активна частина коріння, завдяки якій рослина засвоює з ґрунтів поживні елементи, представлена молодими корінцями. З відростанням коріння у самого його кінчика, захищеного корневим чохлаком, зовнішній шар грубіє і втрачає цю здатність. Знання будови коріння відіграє дуже важливу роль у розумінні засвоєння і перенесення по рослині поживних елементів і води. Так, поряд із кінчиком корінця знаходиться зона клітин меристеми, які діляться. Вище розміщується зона розтягнення, де клітини не тільки збільшуються у розмірі і здобувають центральну вакуоль, а й розпочинається диференціація тканин із формуванням флоєми. Флоєма представляє собою частину судинно-провідної системи, по якій відбувається перенесення органічної речовини з надземних органів рослин до коріння. Дуже близько до кінчика кореня, на відстані 1–3 мм, розташована зона утворення корневих волосків. В ній формується інша частина провідної системи – ксилема, по якій рухається вода з розчиненими в ній іонами і синтезовані у корінні сполуки – деякі органічні сполуки, в тому числі амінокислоти і білки – від кореня до надземних частин рослин. Кореневі волоски є найважливішим знаряддям для засвоєння поживних речовин. Ці тоненькі вирости зовнішніх клітин кореня значно збільшують поверхню кореневої системи, здатної засвоювати поживні елементи через безпосередній контакт із ґрунтом. Ріст коріння рослин проходить постійно і у однорічних польових культур може досягати 1 см за добу. При цьому молоді корінці здатні засвоювати розчинені у ґрунтовому розчині іони на відстані до 20 мм навколо, а ті, що знаходяться на колоїдах, – до 2–8 мм. Росту кореневої системи рослин властиве явище хемотропізму – посиленого росту у напрямі розташування доступних поживних речовин. Негативний хемотропізм спостерігається у випадку гальмування росту коріння у зоні

несприятливої для рослин високої концентрації окремих солей. Найбільш виражений позитивний хемотропізм спостерігається при реакції коріння рослин на іони фосфору, через що фосфорні добрива успішно використовуються для стимуляції росту кореневої системи у напрямку розташування концентрованого добрива, наприклад, при стрічковому удобрюванні. Таким чином, надлишок чи нестача елементів живлення і їхня доступність здатні значно впливати на розвиток кореневої маси.

Засвоєння поживних речовин рослинами через коріння відбувається кількома шляхами. Першим і найпростішим шляхом засвоєння є перенесення розчинених у ґрунтовому розчині мінеральних елементів до рослин з током рідини під час підтримання осмотичного тиску. За рахунок всмоктувальної сили, що виникає за випаровування вологи через устячки листя, коріння по ксилемі нагнітає до рослини вологу з розчиненими в ній мінеральними речовинами. Однак, щоб перейти з мертвих клітин ксилеми, позбавлених живого вмісту, до живих клітин коріння чи інших органів, засвоєні іони мають пройти через напівпроникну мембрану. Тут перенесення може відбуватися пасивно, без додаткових витрат енергії, лише за градієнтом концентрації. Тоді за рахунок дифузії речовини рухаються від місця більшої концентрації до меншої, врівноважуючи її. Перенесення також можливе за рахунок відповідного електричного потенціалу на внутрішній поверхні мембрани, що взаємодіє із зовнішнім розчином. Однак відомо, що концентрація окремих іонів у клітинному соковій рослин значно вища, ніж у ґрунтовому розчині, тож їх засвоєння не може проходити пасивно за рахунок градієнта концентрації і дифузії. Враховуючи, що рослини одночасно засвоюють і катіони, й аніони, при цьому у різному співвідношенні, ніж вони знаходяться у ґрунтовому розчині, та з різною швидкістю, навіть за їхньої однакової концентрації, стає зрозуміло, що пасивне перенесення цих сполук не може відігравати провідної ролі у живленні рослин. Вибірковий характер засвоєння і перенесення, а також відсутність прямої залежності поглинання поживних речовин від інтенсивності транспірації явно вказує на те, що засвоєння поживних речовин рослинами є активним фізіологічним процесом, який безпосередньо пов'язаний із роботою усіх систем і органів рослини, процесами фотосинтезу, дихання і обміну речовин та обов'язково вимагає витрат енергії.

1. Найбільш чутливі до кислотності (бавовник, люцерна, еспарцет, цукрові, столові та кормові буряки, коноплі). Вони добре ростуть тільки за нейтральної або слабколужної реакції (рН 7–8) і дуже чутливо реагують на внесення вапна навіть на слабкокислих ґрунтах.

2. Чутливі до підвищеної кислотності (ячмінь, озима та яра пшениця, кукурудза, соя, квасоля, горох, кормові боби, конюшина, соняшник). Вони краще ростуть за слабкокислої і нейтральної реакції (рН 6–7) і добре реагують на вапнування не менш слабкокислих, та й середньокислих ґрунтів. На вапнованих ґрунтах урожайність цих культур помітно зростає, значно зменшується випадання пшениці озимої і конюшини під час перезимівлі.

3. Малочутливі до підвищеної кислотності (жито, овес, просо, гречка, тимофіївка). Ці культури можуть задовільно рости в широкому інтервалі рН, за кислої і слабколуужної реакції (рН 4,5–7,5), але найбільш сприятлива для їхнього росту слабкокисла реакція (рН 5,5–6,0). На дуже- і середньокислих ґрунтах вони позитивно реагують на вапнування повними нормами, що пояснюється не лише зниженням кислотності, а й посиленням мобілізації поживних речовин і покращенням живлення рослин азотом і зольними елементами.

4. Нечутливі до кислотності ґрунту (льон, картопля). Ці рослини вимагають вапнування тільки дуже кислих ґрунтів. Картопля малочутлива до кислої реакції і добре росте на кислих ґрунтах. Найбільш сприятливі для її росту слабкокислі ґрунти (рН 5,5–6,0).

5. Люпин, жовтий та синій, серадела добре ростуть на кислих ґрунтах (рН 4,5–5,0) і погано – за луужної і навіть нейтральної реакції. Ці культури чутливі до надлишку водорозчинного кальцію в ґрунті, особливо на початку росту, тому негативно реагують на підвищення дози вапна. Проте при внесенні знижених доз вапняних добрив, що містять магній, зменшення врожаю цих культур не встановлено.

Процес засвоєння поживних речовин рослинами здатний безпосередньо впливати на кислотність ґрунтів у зоні навколо коріння. Так, клітинні оболонки мають доволі великі пори та канали і є легкопроникними для іонів. Більше того, стінкам клітин властива висока сорбуюча здатність. Тож у міжклітинних каналах іони, засвоєні з ґрунтового розчину шляхом дифузії, не тільки вільно рухаються, а й концентруються для наступного проникнення всередину клітини. Обмін іонами між вмістом клітини і зовнішнім середовищем уможливорюється за рахунок структури її мембрани. Її окремі ділянки можуть нести позитивні і негативні заряди. Для збереження електричної рівноваги при засвоєнні певних іонів клітини повинні виділяти інші. Таким обмінним фондом катіонів і аніонів у рослин можуть бути H^+ і OH^- , а також H^+ і HCO_3^- . Транспорт адсорбованих іонів ззовні мембрани клітини до середини, проти градієнту концентрації і електричного потенціалу, потребує обов'язкових витрат енергії і охоплює складні хімічні перетворення.

Через активне поглинання поживних елементів рослинами у зоні безпосереднього контакту з кореневими волосками їхня концентрація знижується, що полегшує витіснення аналогічно заряджених іонів у процесі обміну. Відповідно, навколо коріння при засвоєнні основних поживних катіонів значно збільшується концентрація іонів H^+ , через це спостерігається ефект місцевого підкислення ґрунтів. Така ситуація на ґрунтах із завищеним показником рН має вагомий позитивний наслідок, зумовлений покращенням засвоєння багатьох поживних елементів, важкодоступних для рослин у лужному середовищі. На противагу цьому у кислих ґрунтах таке додаткове підкислення знижує і так вже обмежену доступність поживних речовин. При тому що основний запас поживних речовин знаходиться у ґрунті у формі різних важкодоступних сполук, для їх засвоєння коріння має безпосередньо впливати на тверду фракцію і мати тісний контакт із часточками ґрунту. Так, під впливом вуглекислоти і деяких інших органічних кислот, ферментів та інших речовин, які коріння виділяє в процесі своєї життєдіяльності, відбувається розчинення мінеральних сполук фосфору, калію і кальцію і витіснення катіонів у розчин, вивільнення фосфору з його органічних сполук.

Різні елементи живлення неоднаковою мірою використовуються в процесах обміну речовин, ніж обумовлюється нерівномірність потрапляння окремих іонів до коріння і вибіркоче засвоєння їх рослинами. Залежно від присутності у ґрунтовому розчині тих чи інших сполук рослини обирають ті іони, що є більш необхідними їм для синтезу органічних елементів, побудови нових клітин, тканин і органів. Наприклад, якщо в розчині присутній NH_4Cl , то рослини інтенсивніше поглинатимуть катіони NH_4 , оскільки вони використовуються для синтезу амінокислот. Поряд із цим, іони Cl^- необхідні рослині у значно меншій кількості і засвоюватимуться у меншому обсязі. Через це в ґрунтовому розчині накопичуватимуться заміщені іони H^+ і лишені Cl^- , що утворюватимуть соляну кислоту і, як наслідок, підкислюватимуть ґрунт. Якщо ж у ґрунтовому розчині буде міститися $NaNO_3$, то рослини більше і швидше поглинатимуть аніони NO_3^- , заміщуючи їх на HCO_3^- . Через це в розчині накопичуватимуться іони Na^+ і HCO_3^- , які поєднуюватимуться у бікарбонат натрію (харчова сода), через що відбуватиметься підлужування середовища. Вибіркоче поглинання рослинами зі складу солі більшою мірою катіонів чи аніонів зумовлює її так звану фізіологічну кислотність чи фізіологічну лужність. Відповідно, солі, з яких більшою мірою поглинається аніон, ніж катіон – $NaNO_3$, KNO_3 , $Ca(NO_3)_2$ – і спостерігається

підлужування розчину, вважають фізіологічно лужними; ті ж солі, чії катіони поглинаються рослинами у більших кількостях, ніж аніони – NH_4Cl , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$, KCl , K_2SO_4 – з наступним підкисленням розчину, вважають фізіологічно кислими. Таким чином, фізіологічна реакція солей, які використовуються як мінеральні добрива, має обов'язково враховуватися у взаємозв'язку з вихідним показником кислотності ґрунтів для попередження створення умов, що перешкоджають росту і розвитку культурних рослин.

Поглинання рослинами поживних речовин значно залежить від усіх властивостей ґрунту – температури, аерації, вологості, тривалості та інтенсивності освітлення. Але особливо впливають на засвоєння саме реакція ґрунтового розчину, концентрація і співвідношення у ньому солей. Наприклад, у засолених ґрунтах при надмірній концентрації ґрунтового розчину поглинання рослинами води і поживних елементів різко уповільнюється. Натомість коріння має дуже сильно виражену засвоювальну здатність, що дає йому можливість поглинати поживні речовини навіть при їх дуже низьких концентраціях у інших розчинах. На розвиток рослини і її коріння значною мірою впливає фізіологічна рівноваженість розчину. Під цим поняттям розуміють такі співвідношення поживних речовин у розчині, при яких відбувається їх найбільш ефективно використання рослиною. Однобічні розчини, в яких переважає певний елемент, зокрема сіль, є фізіологічно нерівноваженими, тож розвиток коріння найкраще відбувається у багатосольовому розчині. В такому розчині спостерігається певна антагоністична взаємодія окремих іонів, де кожен із них взаємно перешкоджає надмірному засвоєнню іншого. Наприклад, іони Ca^{2+} у високих концентраціях гальмують засвоєння іонів K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , також антагоністична взаємодія спостерігається між K^+ і Na^+ , K^+ і NH_4^+ , K^+ і Mg^{2+} , NO_3^- і H_3PO_4 , Cl^- та іншими. За рахунок таких взаємодій забезпечується зважене живлення рослин. Фізіологічна рівновага розчину легше за все відновлюється додаванням солей кальцію, які створюють необхідні умови для нормального розвитку кореневої системи. Це підкреслює необхідність вапнування ґрунтів з порушеним співвідношенням мінеральних компонентів та високим закисленням. Також стає зрозумілим, що удобрення в жодному випадку не повинно проводитися однобічно, без врахування загальної потреби рослин у всіх елементах живлення.

Розвиток коріння значно погіршується при засвоєнні ним поживних речовин у присутності високої концентрації іонів водню, тобто при низькому показнику рН. За таких передумов перенесення поживних речовин до

коріння значно ускладнюється, погіршується проникність клітин і послаблюється живлення всієї рослини. Відсутність іонів кальцію у кислому середовищі погіршує його негативний вплив на коріння значно більше, ніж недостатність інших катіонів, через що навіть при визначенні показника рН необхідно звертати увагу на те, за рахунок яких саме елементів було його досягнуто. Поряд із іонами кальцію підвищувати реакцію середовища можуть, наприклад, і іони магнію, але саме у присутності кальцію рослини здатні легше переносити більш кислу реакцію. На перший погляд, ґрунти, багаті магнієм, можна визначити навіть за їхніми властивостями. Через свою особливу структуру у сполуках з іншими елементами магній сприяє замулюванню ґрунту, його слизкості та меншій буферності. Загалом при кислотній реакції ґрунту підвищується засвоєння аніонів, але утруднюється засвоєння катіонів. У результаті порушуються мінеральне живлення, потрапляння до рослин кальцію та магнію, гальмується синтез білків та цукрів. Лужна реакція ґрунту посилює потрапляння катіонів і утруднює аніонне живлення. Але тільки у рівновазі рослини можуть отримати із ґрунту всі необхідні елементи. Так, вибір часу, способу внесення добрива і загортання його у ґрунт залежать не тільки від біології живлення і агротехнічних вимог культури, а й від ґрунтово-кліматичних умов та виду і форми добрива. Регулювання умов живлення рослин відповідно до їхніх потреб та властивостей окремих добрив і ґрунтів дає змогу цілеспрямовано впливати на якість і розмір врожаю, а також покращувати характеристики ґрунту для його подальшого успішного використання.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ ТА САМОКОНТРОЛЮ

1. Наведіть характеристику кислотності ґрунту. Поясніть поняття кислотність, лужність та буферність ґрунту.
2. Дайте визначення актуальної та потенційної кислотності.
3. Яка різниця між гідролітичною та обмінною кислотністю? Наведіть характеристику цих показників.
4. Наведіть класифікацію ґрунтів за значенням кислотності.
5. Як впливає кислотність ґрунту на життєдіяльність рослин?
6. Наведіть класифікацію рослин за відношенням до кислотності ґрунту.

6 СТІЙКІСТЬ ДО ІНШИХ НЕСПРИЯТЛИВИХ ҐРУНТОВИХ УМОВ. ПСАМОФІТИ. ЛІТОФІТИ ТА ХАЗМОФІТИ. АЕРОФІТИ ТА ЕПІФІТИ

6.1. ПСАМОФІТИ

Хоча уявлення про піски пов'язуються в основному з пустелями, піщані масиви поширені не тільки в аридних, але й у більш помірних зонах. За походженням піски можуть бути приморськими, приозерними, прирічковими (і тому пов'язані з берегами цих водойм); пов'язаними з діяльністю льодовикових потоків (сучасних або давніх) – флювіогляціальними, або з діяльністю вітру – еоловими. Розрізняють сипучі, або рухливі, піски, які вільно переносяться вітром (наприклад, рухливі пустельні бархани або рухливі дюни на морських узбережжях), і піски, закріплені рослинністю.

Пісок як субстрат має ряд особливостей, які викликають необхідність адаптації з боку рослин. По-перше, це тепловий режим: маючи малу теплоємність та високу теплопровідність, пісок здатний до сильного нагрівання і різких добових коливань температури (особливо на поверхні). У пустелях Середньої Азії в жаркі дні температура поверхні піску доходить до 70–78 °С за температури повітря в тіні 40–43 °С (на висоті 2 м). Звідси і сильне нагрівання приземного шару повітря.

Водний режим рослин на пісках складається не зовсім сприятливо. Це обумовлюється тим, що опади швидко і безперешкодно просочуються вниз, тому що водотривка сила піску дуже низька, а шпаруватість і водопроникність дуже високі. У зв'язку з незначною капілярністю піску зворотний висхідний струм від ґрунтових вод надзвичайно малий. Ці особливості піщаних ґрунтів призводять до того, що в поверхневих горизонтах для кореневих систем рослин створюються умови досить убогого водопостачання.

У літні місяці в середньоазійських пустелях верхні шари піску висушені майже цілком. До кінця вегетаційного сезону сухість доходить до глибини 50–60 см. Разом з тим на піщаних ґрунтах створюються сприятливі умови для нагромадження вологи атмосферних опадів у глибоких горизонтах. Слід також зазначити, що піски мають дуже невелику величину мертвого запасу вологи (коефіцієнт в'янення); наприклад, для рухливих, добре перевіяних пісків вона складає усього близько 1 %. За невеликої кількості опадів, що випадають у пустельних областях, верхні шари піску промочуються дощами неглибоко (до 1 м), тому гравітаційна вода не доходить до рівня ґрунтових вод, а утворює «підвіщений» вологий горизонт, за рахунок

якого і існує велика частина рослинності пустель. Для чагарників із глибокою кореневою системою істотним джерелом водного живлення може служити капілярна дайма над ґрунтовими водами. Іноді (особливо в осінні місяці) рослини можуть додатково використовувати вологу, яка утвориться в результаті внутрішньогрунтової конденсації.

Оскільки піски завжди добре промиті, і поглинаючий комплекс їх невеликий, вміст солей тут дуже малий. Кількість органічних речовин у пісках також незначна, особливо в пустелях з убогою рослинністю, де надходження в ґрунт органічних залишків обмежене. Особливо бідні ними незакріплені барханні піски; лише під кронами рідких пустельних чагарників і дерев трохи підвищений вміст гумусу, сполук азоту, мінеральних солей.

Найбільш яскрава екологічна особливість піску як субстрату для рослин – його рухливість, обумовлена досить слабким зв'язком між ґрунтовими частками.

У сухому стані перевіяні піски пухкі, сипучі і зовсім безструктурні. Приклади наслідків рухливості піску добре відомі з історії середньоазіатських цивілізацій (поховання цілих міст, орних масивів тощо). У піщаних пустелях або на приморських дюнах безперервний перенос піску вітром – фактор не епізодичний, а постійний, і без пристосування до нього рослини не можуть існувати. Постійна погроза для пустельних рослин (не тільки дрібних трав'янистих, але і великих дерев і чагарників) – часткове або повне поховання їх під товщею піску. Існує і протилежна небезпека – видування й оголення коренів, що загрожує їм і всій рослині засиханням. Як захист у пустельних псамофітів виробилася здатність за поховання утворювати придаткові корені від стовбура на будь-якій висоті. Так, чагарники з роду джужгун (*Calligonum*) після засипання розвивають сильні придаткові корені на стеблах вище кореневої шийки, а швидкий ріст стебел дає їм можливість обігнати наступаючі бархани. Часто від великого куща 3–4-метрової висоти на поверхні бархана залишається тільки щітка зелених пагонів, але завдяки придатковим кореням кущ продовжує жити. Після відступу піску придаткові корені оголюються і залишаються свідками колишнього рівня поховання – іноді в середині крони або навіть біля її вершини. У пустельних злаків з роду *Aristida* (*A. karelini*, *A. pennata*) при розкопках видно кілька ярусів коренів, що розташовуються один над одним на відстані 3–10 см, – свідчення кількарядового засипання, за якого корені розвиваються на новій висоті. Пристосування до можливого оголення коренів – утворення на коренях захисних футлярів з коркової тканини або з піщин, зцементованих виділеннями коренів (рис. 47). Такі кореневі чохлаки зустрічаються не тільки у справжніх

пустельних рослин, але і у видів, які населяють у наших широтах прирічкові та приморські піски, наприклад в типчака Беккера (*Festuca becked*).

У багатьох псамофітів підземні частини мають пристосування, спрямовані на те, щоб якнайміцніше закріпитися в рухливому субстраті: поширені довгі, сильно розгалужені кореневі системи екстенсивного типу. Часто вони розташовані майже горизонтально у поверхневих шарах піску (наприклад, корені у видів роду *Aristida*), довгі шнуроподібні кореневища осоки роздутої – *Carex physodes*; з більш північних мешканців пісків такі кореневища має війник наземний – *Calamagrostis epigeios* та ін.).

Велику небезпеку для рослин рухливих пісків являє поховання плодів і насіння. У зв'язку з цим у багатьох видів насіння має пристосування до переносу вітром («вітрильні» вирости у глікофітів і саксаулів, пір'ясті ості в селіну, здуття в осоки піщаної). Досить специфічне «псамофільне» пристосування – розвиток пружних гіллястих щітинок на насіннях джужгунів (один з них одержав назву «голова Медузи»); вони полегшують стрибучість насіння та пересування їх вітром разом з масами піску. Насіння пустельних псамофітів стійкі до високої температури і довго зберігають життєздатність навіть після засипання піском.



Рис. 47 – Придаткові корені на саксаулі (після уходу бархана)

гілок або сезонної зміни листя.

У зв'язку з великими утрудненнями у водопостачанні (особливо в областях пустель) у псамофітів виробилися риси яскраво вираженої ксероморфної організації. Серед них багато сукулентів (саме в піщаних пустелях розмаїтість великих сукулентів найбільш велика). Більшість деревних та чагарникових порід піщаних пустель не мають листя (саксаули, джужгуни, солянки, біюргуни); фотосинтез у них здійснюється зеленими гілочками циліндричної форми. В інших листя сильно скорочене (піщана акація). У найспекотніший час багато пустельних псамофітів скорочують випарну поверхню шляхом скидання частини листя і соковитих

Ще одна особливість, що допомагає псамофільним чагарникам переборювати нестачу води, – використання вологи глибоких горизонтів завдяки розвиткові потужної, глибоко проникаючої кореневої системи, як у великих кущів і дерев саксаулу, майже завжди пов'язаної з капілярним підпором ґрунтових вод.

Серед трав'янистих псамофітів багато ефемерів і ефемероїдів, які вегетують тільки навесні, коли в пустелі ще є волога.

Рослини-псамофіти зустрічаються на піщаному субстраті і поза пустелями, в областях більш помірного клімату – по берегах морів, великих озер, на заплавах піщаних терасах уздовж рік і т. д. Це волоснець (*Elytnus giganteus*), цмин піщаний (*Helichrysum arenarium*), перстач піщаний (*Potentilla arenaria*) та ін. Виростаючи в менш жорстких умовах, ніж пустельні псамофіти, ці рослини не мають виражених спеціалізованих рис; але і у них зустрічаються кореневі чохлаки, довгі чіпкі кореневища, які захищають підземні частини від видування, а також ксероморфні риси у структурі надземних частин (наприклад, восковий блакитнуватий наліт на листі волоснецю, густе сріблясте опушення листя та квітки-«безсмертники» із сухою оцвітиною у цмину тощо).

У деяких північноамериканських псамофітів, які ростуть на Тихоокеанському узбережжі в умовах сезонних коливань рівня піску, відзначена цікава особливість ростових процесів – відповідна сезонна періодичність росту з піком у квітні–травні, до початку підйому рівня пісків.

У практиці меліорації багато з псамофітів застосовують для закріплення рухливих пісків. Так, здатність чагарникової верби-шелюги (*Salix acutifolia*) до швидкого укорінення використовується для «шелюгування» пісків.

6.2. ЛІТОФІТИ ТА ХАЗМОФІТИ

Це рослини, які живуть на каменях, скелях, кам'янистих осипах, у житті яких переважну роль відіграють фізичні властивості субстрату. До цієї групи належать насамперед перші (після мікроорганізмів) поселенці на скельних поверхнях і гірських породах, які руйнуються: спочатку автотрофні водорості (*Nostoc*, *Chlorella* і ін.), за ними накипні лишайники, які щільно приростають до субстрату і скель і забарвлюють їх у різні кольори (чорний, жовтий, червоний тощо), і, нарешті, листуваті лишайники. Виділяючи продукти метаболізму, літофільні лишайники сприяють руйнуванню

гірських порід (біологічне вивітрювання) і на ранніх стадіях колонізації кам'янистих субстратів відіграють істотну ґрунтотворну роль. Процес цей дуже тривалий через повільний ріст самих лишайників (так, у гірських умовах наліт лишайників на скелях щорічно збільшується в товщину не більш 0,1 мм), однак згодом на поверхні та у тріщинах каменів накопичується шар органічних залишків, на яких поселяються мохи. Під моховим покривом створюється вже шар примітивного ґрунту, на який поселяються і літофіти з вищих рослин. Використовуючи тріщини в каменях і скелях, заповнені ґрунтом, деякі види здатні жити на дуже малій кількості субстрату (їх називають *хазмофітами* – рослинами щілин). Серед них види роду ломикамінь (*Saxifraga*), чагарники і деревні породи (яловець, сосна; у Криму і на Кавказі – скельні форми бука, дуб скельний). Вони мають особливу форму росту (повзучу, скривлену, карликову тощо), пов'язану як з нестачею поживного субстрату, так і з жорстким водним і тепловим режимом на скелях, сильними вітрами. Так, нерідко можна бачити, як пагони гірських чагарників щільно притискаються до великих каменів. Такі форми росту дозволяють рослинам використовувати теплове випромінювання нагрітого кам'яного субстрату. Одна з головних особливостей рослин скель і осипів – неглибока, але дуже міцна і чіпка коренева система (рис. 48).



Рис. 48 – Літофіти (ломикамень звичайний, жирянка звичайна, скельна форма дуба)

Своєрідні умови для рослин-літофітів створюються на гірських кам'янистих осипах – нових субстратах, що виникають у результаті вивітрювання і руйнування скель, або вторинних, що утворюються під впливом непомірного випасу на гірських схилах і оголення щербистого ґрунту. Рослини змушені пристосовуватися тут не тільки до режимів екологічних факторів, обумовлених кам'янистим субстратом, але насамперед до рухливості осипів. У багатьох видів відзначаються різні способи закріплення стеблових частин: наприклад, вони занурені в кам'янистий субстрат так, що над поверхнею

піднімаються лише невисокі (кілька сантиметрів) розетки листя і суцвіття. У інших на невеликій глибині під поверхнею розвиваються подовжені повзучі пагони. Під час засипання рослини осипів, слідуючи за рухом субстрату, здатні формувати додаткові корені і нові пагони. Кореневі системи на осипах звичайно орієнтовані нагору за схилом: рослини, подібно альпіністам, наче «чіпляються» за опору вгорі. Часто розвиваються контрактильні (утягуючі) корені.

Пронизуючи осип сіткою кореневищ і коренів, рослини-літофіти можуть уповільнити і призупинити його рух, даючи можливість селитися видам з надземними пагонами і глибокими кореневими системами, які добре утримують субстрат («гребельні» рослини). На наступному етапі відбувається нагромадження ґрунту і рослинних залишків – починається ґрунтоутворний процес. Згодом на таких зупинених осипах можуть з'явитися і дерновиння – вогнища майбутніх високогірних луґів.

У ролі випадкових літофітів виявляються рослини найрізноманітніших видів, які поселяються на старих кам'яних будівлях, стародавніх фортецях, кам'яних огорожах тощо. В ущелинах між каменями, де накопичуються пил і невелика кількість ґрунту, нерідко можна бачити трав'янисті багатолітники і навіть невеликі деревця.

6.3. ЕПІФІТИ ТА АЕРОФІТИ

Епіфіти (від грец. на та рослині) – рослини, що виростають на інших рослинах – *форофіти*, або постійно прикріплені, при цьому не одержують від форофітів ніяких живильних речовин. Крім класичних наземних епіфітів, існує багато водних видів водоростей, які є епіфітами на інших водоростях, або водних квіткових рослинах. Епіфіти використовують фотосинтез для одержання енергії та органічних речовин і, у випадку неводних видів, одержують вологу з повітря та опадів. Епіфіти не є паразитними рослинами. Вони ростуть незалежно від рослини-опори та використовують її винятково як фізичну опору. Очевидною перевагою епіфітів, особливо в сильно зарослій деревами місцевості, є можливість не залежати від ґрунту, а перебувати ближче до джерела світла; також на епіфітах менше позначається вплив трав'янистих. Проте при занадто густому наростанні епіфітів вони можуть ушкодити рослину-опору (рис. 49).



Рис. 49 – Епіфіти (орхідея, гусианія, тилландсія)

Найбільш відомими епіфітами є мохи, а з квіткових рослин – орхідеї та представники родини Бромелієві, хоча вони можуть бути знайдені практично в будь-якій таксономічній групі рослин. Найбільш багаті та розвинені співтовариства епіфітів зустрічаються в тропічних лісах (особливо у вологих), але мохи – досить звичайні епіфіти помірною та навіть арктичного кліматичного поясу.

У 1888 р. німецький ботанік Шимпер склав класифікацію, у якій розділив епіфіти на чотири групи: *протоепіфіти*, *гніздові та скобкові (кармашкові) епіфіти*, *резервуарні (цистернові) епіфіти*, *напівепіфіти*.

☞ **Протоепіфіти** являють собою найменш спеціалізовану групу епіфітів. Вони лише в малому ступені захищені від періодичних посух і нестачі ґрунту. Спеціальних структур для збирання води в протоепіфітів немає. Багато протоепіфітів мають ознаки, характерні для ксероморфних рослин. У більшості епіфітних рослин, які належать до цієї групи, м'ясисте (сукулентне) листя, здатне зберігати деякий запас вологи. Такі листки звичайні для деяких пеперомій, ластовнієвих, геснерієвих. Деякі ліановидні епіфіти запасують воду в товстих, м'ясистих стеблах. У багатьох орхідей одне або декілька міжвузльних стебел сильно товщають, перетворюючись у своєрідні надземні бульби (туберидії).

☞ **Гніздові та скобкові (кармашкові) епіфіти** мають пристосування, що дозволяють накопичувати різні органічні залишки, які згодом перетворюються в перегній і забезпечують рослину живленням. У гніздових епіфітів, до яких належать багато папоротей, ароїдні та орхідеї, коріння утворює щільно переплетену масу, що віддалено нагадує пташине гніздо. Відмерле листя та інші рослинні залишки, падаючи зверху, затримуються в цій пастці і, поступово накопичуючись, перетворюються в перегній. У деяких скобкових епіфітів усі або частина листків, що прилягають до стовбура дерева, утворюють своєрідні лійки, або кишені. У них поступово накопичується

перегній. Листки, з яких формується кишеня, у розрізі віддалено нагадують круглі дужки. Найбільш відомим представником скобкових епіфітів є папороть «оленячий ріг».

☞ **Резервуарні (цистернові)** епіфіти найбільш пристосовані до життя на інших рослинах. Зустрічаються вони тільки серед видів родини бромелієві. Типові бромелії, наприклад *Aechmea fasciata*, мають довге тверде листя, зібране в розетку, формуючу невеликий чашоподібний резервуар. У деяких рослин він може містити до 5 л води.

☞ **Навісепіфіти** починають своє існування як справжні епіфіти – високо на дереві, але потім довге повітряне коріння досягає ґрунту та укорінюється у ньому. Так ростуть великі ароїдні, фікуси та цілий ряд представників інших родин.

Аерофіти (від грец. *повітря* та *рослина*) – у вузькому значенні: категорія рослин, у яких усі органи перебувають у повітряному середовищі й одержують вологу й необхідні для життєдіяльності живильні речовини з повітря. Квіткові аерофіти звичайно розглядають як підгрупу епіфітів; головна відмінність від останніх у тому, що аерофітам коріння служить лише для закріплення. Найбільш примітним видом, який належить до аерофітів, є тилландсія уснеєвіда (так званий «луїзіанський мох»). Ця квіткова рослина із сімейства Бромелієві в ході еволюції майже повністю втратила корінь; коренева система скорочена, є лише у молодих рослин і служить для закріплення на корі дерев. Тонкі стебла та ниткоподібне листя густо покриті сіруватими лусочками, за допомогою яких рослини затримують вологу і пил та засвоюють із них поживні речовини. Інші квіткові аерофіти за морфологічними ознаками подібні до тилландсії уснеєвідої: скорочена або відсутня коренева система та наявність спеціальних пристосувань для втримання дрібних часток пилу. До них належать деякі види бромелієвих, а також деякі види орхідних. Характерним місцеперебуванням аерофітів є вологі тропічні ліси.

Серед неквіткових аерофітів – нечисленні види водоростей, деякі мохи. Мохи в тропічних лісах можуть закріплюватися не тільки на стовбурах, але й на листі дерев. Аерофітні мохи можуть переносити тривалу посуху і навіть повне висихання, перебуваючи в стані анабіозу.

**ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ
ТА САМОКОНТРОЛЮ**

1. Дайте характеристику особливостей піщаних ґрунтів та екологічних умов, які характерні для місць їхнього розповсюдження.
2. Наведіть характерні пристосування до росту на піщаних ґрунтах рослин групи псалмофітів.
3. Дайте характеристику рослинам групи літофітів. Які рослини називають хазмофітами.
4. Дайте характеристику епіфітним рослинам. На які групи вони поділяються? У чому особливості пристосувань до умов існування рослин кожної групи?

СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО БІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ

7 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ІНФЕКЦІЙНИХ ХВОРОБ

Хвороба рослини – це складний динамічний стан, що характеризується патологічним процесом, який супроводжується порушенням фізіологічних функцій, зміною структури і зниженням продуктивності і залежить від властивостей рослини, збудника хвороби й умов навколишнього середовища.

Хвороби рослин можуть виникати під впливом несприятливих умов зовнішнього середовища і під впливом життєдіяльності різних патогенних організмів. Залежно від причини, яка викликає патологічний процес, хвороби рослин поділяються на неінфекційні й інфекційні.

Неінфекційні, або непаразитарні хвороби виникають під впливом несприятливих фізико-хімічних умов зовнішнього середовища: *вологість, температура, ґрунт, шкідливі домішки в повітрі, механічні uszkodження* та інші абіотичні фактори, належать до неорганічного світу.

7.1. ЗАГАЛЬНІ ВІДОМОСТІ ПРО ЗБУДНИКІВ ХВОРОБ РОСЛИН

Інфекційні хвороби рослин виникають під впливом чужорідних для рослини-хазяїна організмів. Ці хвороби викликаються біотичними факторами, до яких відносять сукупність впливів, які спричиняються життєдіяльністю інших організмів: грибів, бактерій, вірусів, мікоплазмів, актиноміцетів та ін. Причому, грибні хвороби найбільш поширені і заподіюють найбільші збитки. Таке їхнє значення обумовлюється тим, що в клітинах грибів міститься набір сильних окисних ферментів, які розщеплюють клітинні оболонки і вуглеводи рослин, а також здатністю грибів виносити кисле середовище, що придушує розвиток багатьох бактерій.

Гриби – це виділені в окреме царство нижчі організми, з вегетативним тілом у вигляді міцелію, які розмножуються спорами або частками міцелію. Вони позбавлені хлорофілу, досить різноманітні за формою, будовою, величиною та біологічними особливостями. До грибів відносять велике число мікроскопічних форм, видимих у вигляді різних грибних нальотів і плісняв на різних субстратах. Незважаючи на велику розмаїтість форм, у грибів є багато загальних ознак, що відносяться до вегетативних органів, розмноження і способів життя.

За винятком невеликого числа найбільш примітивних видів, які живуть як внутрішньоклітинні паразити, у всіх інших грибів вегетативне тіло розвивається у вигляді міцелію або грибниці. Вона являє систему дуже тонких розгалужених ниток або гіф, безупинно наростаючих своїми кінцями. Гриби поділяють на дві групи – нижчі і вищі.

Міцелій має різну мікроскопічну будову. У нижчих грибів гіфи хоча і можуть досягати декількох сантиметрів у довжину, але не мають поперечних перегородок (рис. 50). Такий міцелій називають неклітинним, на відміну від одноклітинних організмів. У всіх вищих грибів гіфи міцелію мають численні перегородки. Такий міцелій називається багатоклітинним або членистим (рис. 51). Гіфи у більшості грибів безбарвні, і міцелій у масі постає білим пухнастим утворенням, яке іноді темніє під час переходу до спороносіння. У деяких інших грибів спочатку безбарвні гіфи пігментуються в бурі або темні тони. В окремих груп грибів забарвлення міцелію або плодових тіл переходить у червоний, блакитний, зелений або інші яскраві тони, що пов'язано з відкладенням у клітинних оболонках різних пігментів. Забарвлення гіф і спороносінь грибів є діагностичною ознакою, тому для опису пігментів використовується спеціальна шкала кольорів А. С. Бондарцева.

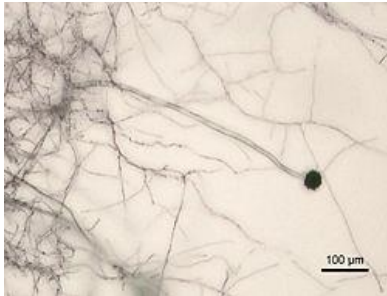


Рис. 50 – Неклітинний міцелій (нижчі гриби)



Рис. 51 – Багатоклітинний міцелій (вищі гриби)

За способом живлення розрізняють сапротрофні і паразитичні гриби. Міцелій сапротрофних грибів знаходиться усередині субстрату (грунт, деревина й ін.), пронизуючи його у всіх напрямках, а на поверхні утворюються плодові тіла, іноді колами на ґрунті. Паразитичні гриби можуть розвиватися як усередині тканин рослини-хазяїна, так і на його поверхні. Поверхневий і внутрішній міжклітинний міцелій часто утворює особливі органи – гаусторії,

які проникають усередину клітин рослини-хазяїна, всмоктуючи з них живильні речовини. Служать вони для живлення грибів. Будучи спеціальними органами живлення, гаусторії є на міцелії тільки паразитних грибів (рис. 52).

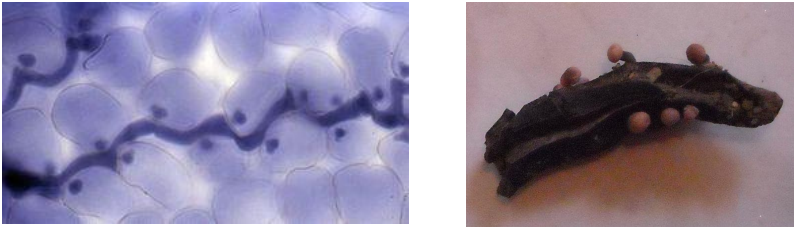


Рис. 52 – Спеціалізований міцелій (гаусторії, склероції)

Тривалість життя міцелію у різних грибів неоднакова. У цьому відношенні міцелій та й самі гриби поділяються на однорічні, дворічні та багаторічні. Однорічні існують тільки один вегетаційний період. Більш поширені дворічні форми грибів, у яких повний цикл розвитку здійснюється протягом двох років. Гриби з багаторічним міцелієм дуже численні і розвиваються як паразитично, так і сапротрофно на численних рослинах, переважно деревних. Їхній багатоклітинний міцелій знаходиться усередині стовбура і щорічно продукує плодові тіла, які служать для продукування спор гриба.

У багатьох грибів звичайний нитчастий міцелій під впливом несприятливих умов утворює різні видозміни, пов'язані з ущільненням та зрощенням переплетених гіф. Серед них можна назвати міцеліальні шнури, які звичайно складаються з однорідних гіф та однаково забарвлені, ризоморфи – гіллясті шнуроподібні утворення, схожі з коренями, а також склероції – темні тіла, які складаються з тісно сплених гіф з малим вмістом води. Служать вони як стадії спокою для перезимівлі гриба.

Гриби викликають такі шкідливі хвороби, як гнилизни стовбурів та гілля, деформація і муміфікація плодів, іржа, борошниста роса і плямистості листя тощо, які викликаються тільки грибами. Усе це дає підставу вважати, що серед численних збудників інфекційних хвороб рослин гриби займають провідне положення.

Головним джерелом зараження рослин є спори грибів. Завдяки малим розмірам (від 4 до 100 мкм) вони легко підхоплюються повітряними потоками і переносяться на багато кілометрів. Кількість утворених грибами спор величезна. Так, плодове тіло лускатого трутовика продукує за вегетаційний період до 11 млрд базидіоспор, причому більшість спор здатні до негайного

проростання з утворенням гіфи. Шляхи проникнення патогенних грибів у рослини різноманітні, їм не перешкоджають пасивні морфологічні перешкоди – продихи, кутикула або восковий наліт, опушеність. Спори багатьох грибів спочатку проростають в інфекційній краплі, у якій утримуються виділювані рослинами біологічно активні речовини широкого спектра дії (алкалоїди, антоціани, феноли, фітоалексини), а також речовини, що виділяються патогенними грибами та виконують специфічні функції (ферменти, фітогормони). Проростання спор складається з двох етапів. На першому відбувається утворення ростової трубки, на другому утворюються гіфи, які проникають у клітини рослин. Взаємини між патогеном і рослиною-хазяїном залежать як від особливостей рослини, так і патогену – його спеціалізації, агресивності, стійкості рослин, наявності речовин гормональної природи й ін. Здатність патогенів заражати клітини називається **вірулентністю**. Поширення спор відбувається вітром, водою, комахами, людиною і сприяє швидкому перенесенню грибної інфекції.

Бактерії. Друге місце за поширеністю та патогенними властивостями належить бактеріям. Їхнє тіло складається з однієї клітини, у них немає ядра, а ядерна речовина не обмежена мембраною. Бактерії мають різноманітну форму і можуть бути кулястими, паличкоподібними, звивистими з великим числом перехідних форм (рис. 53). Розміри бактерій знаходяться в межах від 0,1 до 5 мкм. Сюди ж відносять і рикетсії – перехідні до вірусів форми, розміром 0,3 мкм. Пересування їх здійснюється за допомогою джгутиків. Останні можуть розташовуватися по всьому тілу бактерії або на одному її кінці. Фітопатогенні бактерії належать до паличкоподібних форм. За типом

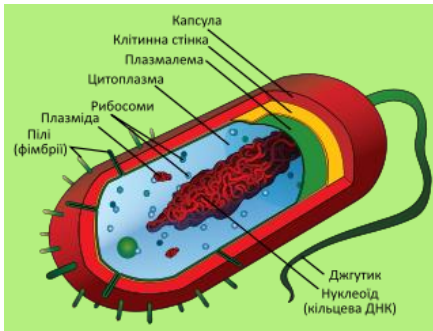


Рис. 53 – Будова бактеріальної клітини

живлення бактерії відносяться до гетеротрофів, які використовують органічну речовину, і автотрофів, здатних фіксувати азот і вуглекислий газ. Визначити вид бактерії можна використовуючи забарвлення клітин за Грамом, відношення до кисню, температури, різних живильних середовищ. Розмножуються бактерії дуже швидко. За сприятливих умов одна бактеріальна клітина за 12 годин утворює до мільярда клітин. За несприятливих умов

бактерії утворюють спори, які дуже стійкі до впливу несприятливих факторів і тривалий час зберігаються. Бактерії дуже поширені, особливо в ґрунті, 1 г якого містить багато мільярдів цих організмів. Деякі з них є патогенами, викликають різні захворювання рослин, інші здатні викликати лізис грибниці.

Віруси. Вірусами називають особливу групу збудників інфекційних хвороб. Для них характерні ультрамікроскопічні розміри, відсутність клітинної будови. Вони є облигатними паразитами, тому що живуть і розмножуються тільки усередині живих клітин рослини-хазяїна. Вони виявлені у садових, ягідних, декоративних рослин, у овочевих і зернових культур, картоплі, бобових і інших рослин. До складу вірусу входять білок і нуклеїнова кислота. За допомогою електронного мікроскопа вдалося встановити, що вірусні частки мають паличкоподібну або кулясту форму (рис. 54). Кожна частка складається з великого числа однакових молекул білка, які покривають нуклеїнову кислоту. Вірусні частки поза кліткою інертні. Вони не дихають, не поглинають воду і живильні речовини з навколишнього середовища і, подібно багатьом хімічним речовинам, можуть утворювати кристали.

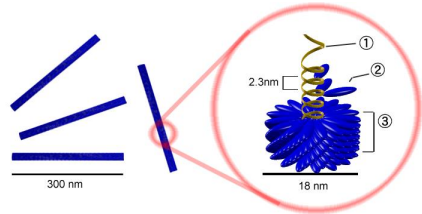


Рис. 54 – Будова вірусу тютюнової мозаїки

У клітині діяльність вірусів відрізняється від діяльності грибів і бактерій. Вірусні частки не мають клітинної будови, вони позбавлені ферментів. Потрапляючи в клітину, вірусна частка розділяється на складові частини – білок і нуклеїнову кислоту. Білок, який захищає вірус від різних ушкоджень, більше йому не потрібний. У той же час нуклеїнова кислота вірусу паралізує діяльність клітинної нуклеїнової кислоти і починає сама керувати обміном речовин у клітині. Клітина починає виробляти тільки ті білки (в тому числі і ферменти), які потрібні вірусові. Ці ферменти виробляють нові молекули вірусного білка та нуклеїнової кислоти, в результаті чого збираються нові вірусні частки. У результаті відбувається сильне виснаження клітини і розмноження вірусів у ній припиняється. Починається фаза спокою. Вірусні частки пересуваються по клітинах судин рослин. Якщо найвищу частину рослини, у якій судини ще не утворилися, видалити і помістити на спеціальне живильне середовище, можна одержати безвірусну рослину. Цей

метод тепер широко використовується в біотехнології для оздоровлення рослин.

Віруси викликають захворювання багатьох рослин, серед яких найбільш розповсюдженими є різні типи мозаїки і жовтяниці.

Мікоплазми або мікоплазмові організми за розмірами трохи більше вірусів і відрізняються від них за будовою та хімічним складом. Вони оточені тришаровою мембраною. Містять два типи нуклеїнових кислот – ДНК і РНК, рибосоми і розмножуються діленням. На відміну від вірусів, мікоплазми можна виділити на штучне живильне складне середовище і знову заразити рослини. Симптомами мікоплазмових хвороб у рослин є хлоротичне забарвлення, кучерява дрібнолистість, махровість смородини, відьмині мітли деревних порід і ін. Особливо небезпечна серед них карликовість шовковиці.

7.2. ТИПИ ІНФЕКЦІЙНИХ ХВОРОБ РОСЛИН

Кожне захворювання викликається певним збудником, супроводжується порушенням зовнішньої будови, зміною внутрішніх тканин рослини, порушенням в обміні речовин і характеризується специфічними зовнішніми ознаками або симптомами. Гриби та інші гетеротрофні патогени не здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних і потребують для життєдіяльності готових органічних сполук рослинного або тваринного походження.

Усякий матеріал органічного походження, який слугує місцем поселення та джерелом живлення, називається субстратом або середовищем. Залежно від джерела живлення та джерела одержання органічних речовин усі гриби поділяють на паразитів і сапротрофів. Паразитами або паразитними грибами називають такі, котрі протягом всього життя або хоча б частини його розвиваються на поверхні або усередині живих організмів (рослин або тварин) і отримують поживні речовини з живих клітин. Живу рослину, яка служить джерелом живлення для паразитних грибів, називають рослиною-хазяїном, або живильною рослиною. Чіткий розподіл грибів на паразитів і сапротрофів можливий тільки для типових представників, наприклад для іржастих і цвілевих грибів. У більшості інших випадків такий розподіл проводити важко. Це пов'язано з тим, що багато паразитних грибів ведуть напісапротрофний спосіб життя, поселяються на відмерлих частинах рослин, а сапротрофи нерідко поселяються на живих рослинах, ослаблених з якої-небудь причини. Крім того, багато сумчастих грибів у конідіальній

стадії відомі як паразити, а в сумчастій стадії ведуть сапротрофний спосіб життя на опалому листі або засохлому гіллі. У зв'язку з цим установлені проміжні групи з різною паразитичною активністю – облігатні і факультативні паразити і сапротрофи.

Облігатні або обов'язкові паразити – це такі гриби, що здатні використовувати для своєї життєдіяльності вміст тільки живих клітин рослин, і з відмиранням рослини вони гинуть. На всіх стадіях індивідуального розвитку вони ведуть паразитичний спосіб життя і за сапротрофних умов на природних і штучних середовищах не розвиваються. Прикладом облігатних паразитів є переноспорові, борошністо-росяні та іржасті гриби. Факультативні, або умовні сапрофіти, або напівпаразити, – звичайно розвиваються на живих рослинах і ведуть паразитичний спосіб життя в якій-небудь стадії індивідуального розвитку. Але за відсутності рослини-хазяїна та на інших стадіях можуть житися сапротрофно і рости на штучних живильних середовищах. До факультативних сапротрофів належать деякі трутовики і сумчасті гриби, які на конідіальній стадії – паразити, а в сумчастій – сапротрофи.

За паразитичною активністю та здатністю викликати захворювання рослин найбільший інтерес являють гриби трьох груп: факультативні сапротрофи, облігатні та факультативні паразити. Багато з них поселяються на поверхні рослин або проникають у внутрішні тканини і викликають захворювання. Усі зміни внутрішніх клітин і тканин рослин, які виникають під впливом збудників хвороб і умов навколишнього середовища та супроводжуються порушенням їхніх фізіологічних функцій, називають *патологічним процесом*. Патологічний процес може виникати або в окремих органах і частинах рослин, викликаючи хвороби, або у всій рослині під час дифузійних (загальних) хвороб. Він викликається і розвивається в результаті взаємодії між рослиною, збудником хвороби і різних факторів зовнішнього середовища. За одних сполучень та взаємодій факторів патологічний процес приводить рослину до стану хвороби, за інших – до імунітету.

Кожна хвороба викликається певним збудником, супроводжується зміною внутрішніх тканин рослини і характеризується *зовнішніми ознаками* або *симптомами*, за якими одна хвороба відрізняється від іншої. До розповсюджених типів інфекційних хвороб плодових рослин належать: усихання крони, гнилизни, зів'янення, плямистості, некрози, виразки, ракові пухлини та багато інших (рис. 55).

Усихання крони починається зі зміни забарвлення, передчасного засихання та опадання листя, відмирання гілля та пагонів і закінчується усиханням усієї крони.



Бактеріальна гнилизна



Грибна гнилизна



Бактеріальний рак



Грибний рак



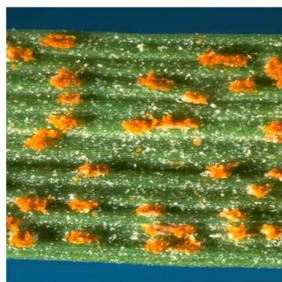
Парша



Борошниста роса (грибний наліт)



В'янення (вертицильоз)



Жовта іржа



Шарка слив



Тютюнова мозаїка

Рис. 55 – Інфекційні хвороби рослин

Гнилизни викликаються грибами і бактеріями. Характеризуються розм'якшенням і руйнуванням рослинних тканин, окремих органів і цілих рослин під впливом ферментів, що виділяються патогенами. Загниванню піддаються насіння, плоди, листя, пагони, стовбури і корені, але частіше соковиті, багаті водою і запасними поживними речовинами, зрілі плоди. Гнилизни залежно від вертикального розташування поділяють на верхівкову, стовбурну і кореневу; за місцем утворення – на центральні, периферичні, змішані; за забарвленням – на білі, бурі, чорні.

Зів'янення зовні характеризується пониклістю та зів'яненням листя та гілля або пагонів з наступним їх усиханням. Захворювання виникає внаслідок проникнення збудника в судинну систему стебла, впливу токсинів, що виділяються ними і закупорки провідних судин, які проводять воду з коренів у листя. Прикладом загального зів'янення може бути закупорка судинної системи у дерев абрикоса або вертициліоз, який викликає гриб *Verticillium dahliae* Kleb.

Деформація виявляється в зміні форми гілля, листя, плодів і всієї рослини під впливом грибів, рідше інших факторів. Прикладом деформації гілля, що викликає гриб *Taphrina deformans* Tue, можуть бути відьміні мітли на вишні, черешні, сливі та інших рослинах. Вони характеризуються утворенням із сидячих та придаткових бруньок великої кількості вертикальних пагонів, які розташовуються близько один до одного.

Парша. На ураженій покривній тканині утворюється наче кірка або короста, причому в деяких випадках (за ураження плодів) відбувається опробковіння клітин гіподерми. Унаслідок того, що ріст цих клітин припиняється, у той час як молоді плоди ще продовжують рости, на плодах виникають розриви, скривлення і т. п. Відомо кілька форм парши: поверхнева, глибока, опукла, порошнеста та інші.

Некрози – відмирання окремих ділянок тканини рослини зі зміною їхнього забарвлення. Цей тип захворювання широко розповсюджений, виявляється у різних формах. Так, розрізняють коровий та плямистий некроз. Коровий некроз – відмирання ділянок кори під впливом грибів. Плямистий некроз або плямистість листя розрізняють за формою, забарвленням, облямівкою, а також збудником. Наприклад, бура плямистість листя ліщини – збудник *Cylindrosporium avellanum* B. ex Br.; біла плямистість листів земляники – збудник *Ramularia Tulasnei* Sacc.

Грибні нальоти характеризують тип захворювання, за якого на поверхні уражених листків, пагонів, гілля та інших органів рослин розвивається білий міцелій та спороношення грибів різного забарвлення. Типовим

прикладом цього типу хвороби є борошниста роса смородини, що викликається грибом *Sphaerotheca mors uval* В. et Curt.

Рак і ракові пухлини виявляються в надмірному, неправильному розростанні окремих частин рослини, яке призводить до утворення наростів і інших новоутворень на стовбурах, гіллі та коренях. До ракових захворювань відносять утворення на стовбурах заглиблених ран, які важко загоюються або виразок, які призводять до руйнування ураженого органа. Так, рак яблуні і деяких інших плодових дерев викликає грибок *Sphaeropsis malorum* Reck., а кореневий рак плодових і горіха викликає бактерія *Agrobacterium tumefaciens*.

Муміфікація полягає в пронизуванні грибноцею гриба ураженого органа рослини і перетворення його у несправжній склероцій. Таке захворювання часто спостерігається на плодах вишні і викликається грибами *Monilia cinerea* Bon. і *Monilia fructigena* Pers.

Іржа об'єднує хвороби, що викликаються іржастими грибами. Характеризується утворенням спороносінь гриба у вигляді іржаво-бурих або жовто-коричневих подушечок, які виступають назовні через розриви покривних тканин. Уражені органи передчасно відмирають. Цей тип хвороби зустрічається на листі, пагонах та плодах.

Плямистості. Місцеве захворювання зі зміною забарвлення певних шарів ураженої тканини. Розрізняють сухі плямистості, які характеризуються тим, що уражені тканини відмирають, стаючи шкірястими або ламкими, та опіки (*антракнози*), за яких уражаються і відмирають глибокі тканини, унаслідок чого зовнішні шари (епідерміс або кора) у цьому місці здавлюються.

Опіки. Викликаються бактеріями, що уражають квіткові і листові бруньки, молоді рослини, квітки, кору дерев. Виявляються у швидкому почорнінні і відмиранні уражених ділянок.

Мозайки характеризуються мозаїчним забарвленням листя і є вірусними захворюваннями. За зараження мозаїчними вірусами спостерігається просвітління листя, чергування світло- і темно-зелених, жовтих і зелених ділянок листя, некротичних плям. Такі симптоми виникають у результаті руйнування хлорофілу в уражених ділянках листка. У деяких рослин у місцях зараження листя утворюється місцеве зараження, тому що відбувається відмирання клітин, і віруси не можуть проникати в здорові клітини.

Жовтяниці. Жовтяничні віруси не завжди викликають пожовтіння листів, але за цього спостерігаються різні деформації листя або окремих органів рослин. Більшість жовтяничних вірусів поселяються у флоемі, що

порушує транспорт асимілятів по рослині. У результаті в листі накопичується багато крохмалю. Листя стає товстим, з характерним блиском і скручується. Спостерігається карликовість, куцистість, ракові нарости, перетворення квіток у листя, проліферація.

Різні хвороби по-різному впливають на рослини. Одні цілком знищують вегетуючі рослини, інші послаблюють життєдіяльність рослин під час росту, треті обмежують область їхнього вирощування.

Шкідливість – це ступінь впливу захворювання на кожну окрему рослину, кожен індивідуум. Шкідливість – поняття біологічне і виявляється в різних формах: у повному знищенні всієї рослини або окремих органів і частин, у морфологічних і анатомічних змінах тканин хворої рослини, порушенні їхніх фізіологічних функцій (асиміляція, ріст, відкладення запасних живильних речовин і т. д.). Вона не залишається однаковою для одного і того ж виду рослини і залежить від умов вирощування, ступеня паразитичної активності збудника хвороби.

Шкода – це величина, яка характеризує втрату врожаю від хвороби в певний момент для певного господарства за певних умов. Шкода – поняття господарське, вона може бути виражена у відповідних товарних або грошових одиницях.

Хвороби рослин широко поширені і завдають великих збитків. У зв'язку з цим вивчення біології і закономірностей розвитку збудників хвороб, а також розробка засобів боротьби з ними має важливе державне значення.

7.3. ФІМУНІТЕТ

Ще Гіппократ вчив, що хворобливий процес включає не тільки хворобу як таку, тобто ушкодження організму, але і боротьбу організму за відновлення норми. Це положення цілком визнається сучасним вченням про хвороби, яке поряд з питаннями їхньої етіології особливо важливе значення надає питанням, що відносяться до механізмів, які контролюють стан внутрішнього середовища і забезпечують його відновлення у випадку порушення (Здоровський, 1961). У підтримці ж структурної і функціональної цілісності будь-якого організму величезна роль належить імунітетові. Тим самим цілком аргументованим є визначення **фітоімунітету** як **вираження властивої вищій рослині норми реагування на втручання в його життя гетеротрофного організму** (Рубін, Арциховська). Іншими словами, тільки

шляхом активної реакції на проникнення паразита вища рослина може залишитися здоровою.

З іншого боку, у фітопатологічній літературі розглядається не тільки активний, але і пасивний імунітет. Однак результати численних досліджень приводять до висновку, що розподіл імунітету рослин на активний і пасивний дуже умовний; у свій час це підкреслював М. І. Вавилов. Нерідко реакцію рослини настільки важко виявити, що створюється неправильне уявлення про повну її відсутність. З цієї причини те, що одні автори відносять до пасивного імунітету, інші безспідставно відносять до активного. Наприклад, утворення рослинами фітонцидів, за М. В. Горленко, є фактором пасивного імунітету, оскільки фітонциди існують у інтактній тканині. За Д. Д. Вердеревським, цей процес є, навпаки, типовим фактором активного імунітету, тому що, відповідно до досліджень, фітонцидна активність тканин у відповідь на ураження помітно зростає. Д. Д. Вердеревський пропонує відносити до явищ пасивного імунітету тільки такі фактори захисту рослин від захворювань, через які не може бути здійснений контакт між патогеном або його токсинами і живими тканинами рослин.

Часто до пасивного імунітету відносять анатомо-морфологічні особливості рослини, зокрема будову його покривних тканин. Але в переважній більшості випадків покривні тканини являють собою не тільки механічну перешкоду на шляху інфекції, але і хімічний бар'єр завдяки присутності в них речовин, які мають антибіотичну дію.

Здатність рослин протистояти хворобі може виражатися або у формі імунітету до зараження, або у вигляді якогось механізму стійкості, який послаблює розвиток захворювання, знижує ступінь ураження тією або іншою хворобою. Імунітет являє собою абсолютний стан, тобто рослина може бути імунною або уражатися. У такий спосіб ступінь стійкості різних видів рослин може коливатися від майже повного імунітету до майже повної сприйнятливості. *Фітоімунітетом називають несприйнятливість, що виявляється до хвороби у випадку контакту зі збудниками, здатними викликати цю хворобу за наявності необхідних для зараження умов.*

Несприйнятливість рослин до інфекційних захворювань за наявності збудника хвороби обумовлюється певними властивостями рослини, його анатомічними, фізіологічними або біохімічними особливостями. Уроджений імунітет буває пасивним або активним. **Пасивний імунітет** – це стійкість до впровадження збудника або ж його подальшого розвитку в тканинах рослини пов'язана з особливостями будови і фізіологічних реакцій та наявністю в клітинному соці певних хімічних речовин – алкалоїдів, кислот,

глюкозидів, дубильних речовин, фенолів летучих речовин – фітонцидів, різних мікроорганізмів та інші властивості.

Активним імунітетом називається здатність протистояти паразитові, яка виявляється тільки у випадку нападу його на рослини. Активний опір часто виражається в утворенні захисних некрозів, тобто бар'єра з мертвих клітин навколо місця впровадження паразита. Вони перешкоджають його подальшому поширенню в тканинах. Рослина може реагувати на зараження посиленням росту покривних тканин, утворенням особливих речовин, наприклад фітоалексинів, антиоксинів, посиленням активності окисних ферментів та інших реакцій. Усі вони спрямовані на ослаблення патогену, знешкодження отруйних продуктів життєдіяльності або відновлення порушених фізіологічних функцій рослини.

Так чи інакше, вирішальна роль у захисті від інфекції належить активному імунітету. У зв'язку з цим першорядного значення набуває вивчення біохімічної природи активної відповідної реакції рослини на ураження, що визначає в кінцевому рахунку результат взаємин між рослиною-хазяїном і паразитом.

Вже в перших роботах, присвячених цьому питанню, з'ясувалося прагнення пов'язати різний ступінь стійкості рослин з особливостями хімічного складу їхніх тканин. В основу цих досліджень, розпочатих ще наприкінці позаминого століття, була покладена різна потреба мікроорганізмів у живильних речовинах. Тому спочатку різну стійкість до хвороб намагалися пов'язати зі ступенем засвоюваності паразитами живильних речовин, які утворюються в рослинах, і з їхньою дифузєю через клітинні стінки (Pfeffer, 1884; Miyoshi, 1894; Masee, 1905; Comes, 1914 і ін.).

Так виникла хемотропічна теорія стійкості рослин до інфекційних захворювань. Відповідно до положень теорії, позитивний хемотропізм лежить в основі проникнення паразитів у рослину. Звідси був зроблений висновок, що імунними повинні бути ті рослини, у яких відсутні речовини, що обумовлюють позитивний хемотропізм.

Однак незабаром подібне пояснення стійкості рослин було спростовано. У багатьох випадках паразити росли однаково добре як у бік хемотропічно позитивної речовини, так і в зворотному напрямку. Критичний розбір хемотропічної теорії стійкості рослин до інфекційних хвороб був наданий М. І. Вавиловим, а потім і іншими дослідниками.

Зараз ця теорія представляє більше історичний інтерес, проте виконані дослідження виявилися важливим етапом на шляху вивчення природи фітоімунітету. Основне їхнє значення полягає в тому, що вони привернули

увагу вчених до більш детального вивчення ролі хімічного складу рослин як показника їхньої стійкості.

У ряді випадків імунітет рослин може бути заснований на тому, що саме середовище рослин не відповідає тим або іншим потребам мікроорганізмів, тобто є для них неповноцінним. Ця теорія ще називається харчовою гіпотезою, або теорією неповноцінності середовища. Вона ґрунтується на нездатності ряду грибів і бактерій самостійно синтезувати деякі життєво важливі сполуки (амінокислоти, вітаміни, нуклеотиди). Вірулентність паразита з цього погляду визначається здатністю останнього синтезувати відсутні сполуки.

Харчова теорія певною мірою застосовна до комбінації рослина – облигатний паразит, оскільки сама по собі облигатність свідчить про нездатність синтезувати деякі сполуки. Високий ступінь спеціалізації паразита до рослини може створити несприятливі умови для нього у випадку втрати здатності рослини постачати паразита саме цією речовиною. У випадку ж факультативних паразитів такий спосіб захисту навряд чи може мати місце.

А. І. Опарін вперше експериментально показав, що метаболіти нормального обміну, властиві рослинному організмові, можуть мати антибіотичні властивості, тобто придушувати або убивати мікроорганізми. Присутність антибіотичних речовин (антибіосу) була виявлена в числі проміжних продуктів обміну бурячного кореня. І хоча хімічна природа антибіосу бурячного кореня не була з'ясована, експериментами удалося показати, що його активність знаходиться в прямої залежності від фізіологічного стану самої рослини. Так, сильніше весь ріст дріжджів пригнічував сік зі здорових коренів, значно слабше з охолоджених і ще найслабше – з коренів зів'ялих (Опарін, Купленська).

Б. П. Токін уперше показав, що усі без винятку рослини продукують антибіотичні речовини, названі ним фітонцидами.

Розпочаті дослідження послужили підставою і стимулом для постановки нових експериментів у багатьох лабораторіях. У результаті з'ясувалося, що в тій самій рослині синтезується велике число різних за хімічною природою антибіотичних речовин. Тим часом ця обставина часто не враховується дослідниками, які зовсім заперечують вирішальну роль антибіотичних речовин у явищах фітоімунітету на тій підставі, що у мікроорганізмів сильно розвинена здатність адаптуватися до отруту.

Дійсно, у лабораторних умовах багаторазове пересівання мікроорганізмів на штучному живильному середовищі за поступового наростання концентрацій отрути дозволяє зрештою вирощувати їх навіть за високих

концентрацій інгібіторів. Однак подібні досліди дуже далекі від того, що має місце в природних умовах. Їх принципове розходження саме і полягає в тому, що в рослинній клітині утвориться не один, а кілька інгібіторів. Біологічний сенс утворення рослиною цілої серії речовин, токсичних стосовно паразита, полягає у їх синергічній дії, завдяки чому токсичний ефект сильно зростає. Не виключена також можливість наявності в рослині речовин самих по собі не антимікробних, але посилюючих дію інгібіторів. Наприклад, біологічно неактивний детергент твін-80 підвищує ефективність стрептоміцину стосовно туберкульозних бактерій у тисячі разів (Лейсі). Те ж стосується і суміші хлорогенової та ізохлорогенової кислот (Кіркхем), хлорогенової кислоти та амінокислоти і т. д.

Наявність у рослинах декількох антибіотичних речовин, що діють до того ж синергічно, є, очевидно, однією з причин того, чому вищі рослини, які у багато разів поступаються мікроорганізмам за швидкістю розмноження, пластичності, мінливості, пристосованості до несприятливих умов існування, усе-таки не такі беззахисні стосовно паразитів, і завдяки чому в природі випадки загибелі рослин (дикорослих) є скоріше виключенням, ніж правилом (Метлицький, Ахвледіані. Аналогічну точку зору висловлює Кук (Куш), відповідно до якої множинність інгібіторів у рослинних тканинах може пояснити стійкість рослин за природних умов.

Експериментально показано, що далеко не всі екземпляри з дослідної популяції мікроорганізмів набувають здатності переносити наявність у субстраті навіть однієї отрути, яка передається спадково. Імовірність появи такої здатності у деяких бактерій встановлена в межах 10^{-6} – 10^{-8} (Петров). За наявності в субстраті другої отрути імовірність звикання складає вже 10^{-12} – 10^{-16} , за наявності трьох отрут – 10^{-18} – 10^{-24} і т. д. Імовірність 10^{-24} означає, що з числа 10^{24} екземплярів мікроорганізмів лише один може набути здатності бути стійким до всіх трьох отрут, що може успадковуватися.

Правда, названі дані відносяться до бактерій, а не до фітопатогенних грибів, і отримані в дослідах *in vitro*. У тканинах же рослин можуть міститися речовини, які стимулюють ріст паразита, а також мутагенні сполуки, унаслідок чого дійсна ймовірність появи стійкої особини до антибіотичних речовин рослин може виявитися набагато більшою. Але це анітрохи не зменшує ефективність синергічної дії антибіотичних речовин, які містяться в рослинах.

Про ступінь токсичності тієї або іншої речовини взагалі не можна робити висновки за валовим її вмістом у рослині. Такі речовини найчастіше

локалізовані як у окремих тканинах, так і усередині клітин. Багато антибіотичних речовин мають денатуруючу дію на білки не можуть знаходитися в розчиненому стані у протоплазмі клітини. Це стосується поліфенолів, які переважно утримуються або в клітинних стінках, або у вакуолях. Можливо, що в момент ураження захисні речовини здатні вилитися в міжклітинний простір, де їхня концентрація стає дуже високою. Нарешті, за локалізації антимікробних речовин на поверхні поділу їхня концентрація може виявитися настільки значною, що виявиться зовсім непорівнянною із середнім вмістом їх у рослині.

При цьому потрібно мати на увазі ще одну досить важливу обставину. Антибіотичні речовини можуть виникнути в ході перетворень ряду сполук, які або мають дуже слабкі антибіотичні властивості, або зовсім що не мають їх, або навіть чинять на ріст фітопатогенних мікроорганізмів стимулюючу дію.

Наприклад, у літературі є суперечливі дані про захисну роль ефірних олій у явищах стійкості рослин до цвілевих грибів, які обумовлюються тим, що стійкість рослин зіставлялася із загальним вмістом у них ефірних олій. Антибіотичні ж властивості мають лише деякі продукти їхнього ферментативного розпаду, і зокрема аліцин, який утворюється у результаті розпаду алііну – основного компонента ефірних олій багатьох рослин. Кораблева і Потапова (1966) зіставляли стійкість ріпчастої цибулі до *Botrytis allii* зі вмістом і перетворенням у ньому ефірних олій. Більшу кількість ефірних олій було виявлено в гострих сортах цибулі, а також у меристематичних тканинах цибулин, які характеризуються більш високою стійкістю. З іншого боку, у межах одного сорту стійкість цибулин до поразки грибом була, навпаки, найменшою в момент найбільшого вмісту в їхніх тканинах ефірних олій. Це удаване на перший погляд протиріччя можна пояснити тим, що стійкість цибулі пов'язана не стільки з загальним вмістом алііну, скільки з інтенсивністю його перетворення й утворенням аліцину, а можливо й аміаку. У інтактній тканині реакція розпаду алііну найбільш сильно виражена в моменти активної життєдіяльності цибулин – під час дозрівання цибулин відразу після збирання врожаю і під час весняного проростання. У цей же час цибулини характеризуються найбільш високою стійкістю.

Такого ж роду дані були отримані В. Е. Соколовою та іншими під час вивчення стійкості бурячного кореня до збудників кагатної гнилизни. Виявлено пряму кореляцію між стійкістю різних частин кореня й активністю холіндегідрогенази, відповідальної за перетворення холіну до бетаїну, що має певні антибіотичні властивості. Активність холіндегідрогенази вища за все в голівці кореня, що характеризується і найбільш високою стійкістю.

Але якщо антибіотичні речовини здатні спричинити летальну дію на паразита, що проник, то яким шляхом сама рослина, яка їх містить, залишається здоровою? Для цього в рослинному організмі в ході тривалої еволюції виробилися різні захисні реакції, і одна з них полягає в тому, що разом з паразитом, що проник, гине частина оточуючих його клітин рослини-хазяїна. Це так звана некротична реакція, або реакція надчутливості, під час якої за рахунок загибелі частини зберігається організм у цілому.

Разом з тим слід підкреслити, що не можна цілком виключити адаптацію мікроорганізмів до антибіотичних речовин рослин і її важливу роль у розвитку паразитизму. З медичної практики застосування антибіотиків відомо, що деякі збудники хвороб уже набули стійкості до ряду антибіотиків. Не треба, однак, ототожнювати адаптацію мікроорганізмів до фунгіцидів і до антибіотичних речовин рослин уже хоча б у силу їхньої множинності; необхідно також розрізняти адаптацію окремих мікроорганізмів (фенотипічну адаптацію), пов'язану з нормою реагування генотипу на ті або інші фактори зовнішнього середовища, і адаптацію популяцій (генетичну адаптацію), засновану на сукупності процесів, пов'язаних з мінливістю, спадковістю і доборою.

Н. П. Дубинін вважає, що єдиним джерелом появи нових спадкоємних особливостей організмів служать мутації, тобто молекулярні зміни в окремих генах, зміни в числі або структурі хромосом. Разом з тим Н. П. Дубинін наводить безліч фактів, які свідчать про те, що поява мутацій залежить не тільки від властивостей спадкоємного матеріалу, але і від позагенних умов, зовнішніх стосовно спадкоємних структур.

За твердженням П. М. Жуковського, там, де підозрюють адаптацію паразита до сорту хазяїна, потрібно шукати нову расу.

Таким чином, питання фітоімунітету найтіснішим чином переплітаються з питаннями генетики. Тим часом як повна несприйнятливність, заснована на несумісності рослини-хазяїна і паразита, так і більший або менший ступінь стійкості рослини до паразита є спадковими ознаками, що регулюються генетичним апаратом організмів (Дьяков, 1965).

До числа важливих результатів генетичних досліджень належить виявлена кореляція між кількістю генів, що визначають стійкість певного виду рослини до певного паразита, і кількістю рас цього паразита. ніж більш облігатним (біотрофним) за способом живлення є паразит, тим більше число рас його існує і тим більшою кількістю генів контролюється стійкість рослини-хазяїна. Таким чином, генетика вірулентності паразита дивним чином копіює генетику стійкості рослини і навпаки.

Подібне відкриття було зроблено Флором (Flor), який знайшов у льону 25 генів стійкості до іржі, що дорівнює кількості генів вірулентності в збудника іржі льону (*Melampsora lint*). Відкрита Флором система «ген проти гена» відповідає не тільки взаєминам льону з іржею, але і пшениці зі стебловою іржею, твердою і пильною сажкою, а також кукурудзи з іржею, ячменя з борошнистою россою, картоплі з фітофторою та ін.

Розвиваючи ці дослідження, Персон (Person, 1959) розробив методи аналізу системи ген на ген. Якщо число генів стійкості у всіх сортів того або іншого виду рослин, які фенотипно виражають стійкість, позначити як n , то число рас паразита, що можуть на них існувати, складе 2^n . Так, стійкість картоплі до *Phytophthora infestans* контролюється 4 доміантними генами, позначеними R_1 , R_2 , R_3 і R_4 (від англійського слова resistance – стійкість). За наявності 4 генів стійкості слід очікувати існування 16 рас фітофтори, пристосованих до відповідних генотипів хазяїна. Пророкування виявилось правильним. На сьогодні зареєстровано 19 рас фітофтори, відповідно до чого у картоплі виявлені додаткові гени стійкості (Malcolmson).

Так, на прикладі фітофторозу картоплі, з генетичної точки зору можна пояснити подолання властивостей стійкості рослини шляхом виникнення нових вірулентних рас. Більше чверті століття тому Мюллер і Боргер (Muller, Borger) експериментально довели, що вірулентність нових рас фітофтори не може спричинятися їхньою адаптацією до інгібіторів картоплі. У ході їхніх дослідів бульби картоплі були інфіковані несумісною расою *Ph. infestans*, у відповідь на вплив якої виникає некротична реакція, пов'язана з утворенням тих або інших фунгітоксичних речовин. Потім ці ж бульби були інфіковані вірулентною расою того ж паразита. Однак зараження не відбулося. Виходить, що фунгітоксичні речовини, які утворюються під час інфікування невірулентною расою, рівною мірою придушують розвиток як вірулентної, так і невірулентної раси паразита. У зв'язку з цим вірулентність сумісної раси *Ph. infestans* не може бути пояснена її адаптацією до фунгітоксичних речовин рослини-хазяїна. Мова, таким чином, зводиться не до адаптації паразита до цих речовин, а до нездатності рослини-хазяїна утворювати їх у відповідь на упродовження вірулентної раси.

Це, у свою чергу, може бути обумовлено двома причинами.

По-перше, вірулентна раса, на відміну від авірулентної, ушкоджує в рослинній клітині той апарат, що відповідає за утворення захисних речовин у необхідній кількості і з належною швидкістю.

По-друге, вірулентна раса, на відміну від авірулентної, не виділяє тих речовин (індукторів), без яких рослина-хазяїн не може включити свій захисний апарат. Іншими словами, захисний апарат існує, але під час проникнення вірулентної раси не діє (Галлеглі, Нідерхаузер).

У зв'язку з цим Дьяков і Коган повторили вищеописаний дослід Мюллера і Боргера, але в зворотному напрямку. Бульби картоплі спершу були інфіковані вірулентною расою *Ph. infestans*, а через 24 години те ж місце бульби було заражене авірулентною расою. За ідеєю авторів, якщо перше інфікування вірулентною расою порушує цілісність захисного апарата бульби, то наступне інфікування авірулентною расою не повинне викликати у відповідь реакцію надчутливості. У дійсності ж вторинне інфікування дало типову реакцію надчутливості: поява некротизованої тканини і сильне пригнічення спороношення паразита.

На підставі проведеного досліді автори дійшли висновку, що вірулентність рас *Ph. infestans* обумовлена не порушенням у рослини-хазяїна механізму біосинтезу захисних речовин, а невключенням цього механізму у відповідь на інфекцію. Вірулентні раси *Ph. Infestans*, на відміну від авірулентних, можуть обійти захисний апарат рослини-хазяїна, і тим самим залишити його бездіяльним.

Таким чином, залишається припустити, що поява вірулентної раси паразита обумовлена здатністю останньої не виділяти того індуктора, у відповідь на який рослинна клітина могла б увімкнути свій захисний механізм. Принаймні, такою представляється одна з можливих причин нездатності рослинної клітини відповісти реакцією надчутливості на проникнення вірулентної раси паразита.

З появою у мікроорганізмів здатності переборювати антибіотичні речовини і використовувати живильні речовини рослин вони усе більш стають залежними від рослини-хазяїна та умов зовнішнього середовища. На відміну від сапрофітів, що розвиваються на найрізноманітніших органічних субстратах, спеціалізація деяких паразитів до рослини-хазяїна доходить до того, що вони виявляються здатними розвиватися не тільки на строго визначених рослинах, але навіть на окремих їхніх органах. Така сильна адаптація паразита до рослини-хазяїна, природно, ускладнює боротьбу з ним, але виключає загрозу появи паразитів із усепоглинаючою здатністю сапрофітів, з якими людству взагалі навряд чи вдалося б впоратися.

М. І. Вавилов вважав біологічну спеціалізацію паразитів за хазяїнами найважливішим фактором імунітету рослин і відповідно розрізняв родовий, видовий і сортовий імунітет. За родового і видового імунітету, що є

найбільш розповсюдженими формами фітоімунітету, цілі роди і види не уражаються певними хворобами. За сортового імунітету не уражаються окремі сорти в межах одного виду.

У явищах родового і видового імунітету невідповідність паразита рослині-хазяїнові настільки сильно виражена, що наводить на думку про повну відсутність реакції з боку рослини на проникнення паразита. У дійсності ж це далеко не так. Давно помічено, що в цілому ряді випадків за сприятливих умов (температура, вологість і ін.) спори паразитів здатні проростати на всіляких рослинах. Розходження за ступенем їхньої спеціалізації виявляються пізніше – після проникнення паразита усередину тканин рослини. Як ми побачимо нижче, антибіотичні речовини (фітоалексини) утворюються не тільки у відповідь на контакт зі спеціалізованими паразитами, але ще більшою мірою – з неспеціалізованими. Тим самим отримане експериментальне підтвердження точки зору М. І. Вавилова, що немає корінних розходжень між видовим, родовим і сортовим імунітетом.

Численними дослідженнями встановлено, що у відповідь на ураження, активність одних ферментів зростає, інших, навпаки, пригнічується, а усі ферменти, як відомо, є білками. Таким чином, захисна роль білків насамперед полягає в тому, що вони регулюють ті хімічні реакції, що виникають у рослині у відповідь на інфекцію і лежать в основі імунітету. Однак довгий час залишалося невідомим, якою мірою зростання активності ферментів, що спостерігається, є результатом новоутворення білка. Відповідь на це питання удалося одержати з появою нових методичних можливостей виділення й очищення білків.

Установлено, що в ряді випадків вміст білка в рослинній клітині у відповідь на зараження помітно підвищується. Це стосується як білка, розчинного в цитоплазмі, так і білка клітинних структур. За даними Аказава у тканинах батату, уражених *Ceratostomella fimbriata*, вміст білкового азоту у фракції розчинного цитоплазматичного білка мітохондрій і мікосом зросло на 25–50 %.

Найбільш детально вивчається фракція розчинних клітинних білків – альбумінів. Хайтефусу й іншим вдалося з'ясувати, що заражені листи капусти сприйнятливого сорту, на відміну від стійких, містять 3 нових білкових компоненти. В інших випадках появу нових білків удавалося спостерігати в білкових фракціях стійких сортів. Наприклад, Кавашима та Уритані спостерігали їхнє утворення в тканинах стійкого сорту батату, ураженого *Ceralostomella fimbriata*. Зміну компонентів розчинних білків було виявлено Томіямою і Стаманом у стійких до *Ph. infestans* тканинах бульб картоплі.

Ряд нових білків був виявлений за ураження бобів збудниками іржі *Uromyces phaseoli* і бактеріями *Pseudomonas phaseolicola*.

Під час якісного вивчення знову утворених білків з'ясувалося, що багато з них являють собою ізозими вже існуючих у здоровій тканині ферментів. Особливо у великих кількостях виявлені ізозими поліфенолоксидази і пероксидази. Так, під час вивчення стійкого до фітофтори сорту картоплі виявилось, що в тканинах, що прилягають до місця інфекції, виникло 9 ізозимів поліфенолоксидази. У цитоплазмі з листів здорових бобів було виявлено 2 ізозими малатдегідрогенази, а в листах, уражених іржею, їхня кількість зросла до 4. Збільшилося також число ізозимів дегідрогенази янтарної кислоти, а також лужної і кислої фосфатази. У деяких випадках спостерігалось пригнічення одного з ізозимів кислої фосфатази бобів, уражених *Pseudomonas phaseolicola*.

Ізозими, що утворилися, можуть розрізнятися відповідно до субстратної специфічності і ступеня стійкості до того або іншого несприятливого впливу. Так, Нельсон і Даусон розділили поліфенолоксидазу гриба *Psalliotia compestris* на 2 компоненти, один із яких з більшою швидкістю окисляв катехін, а інший – крезол. Пізніше Джермін і Томас (Jermyn, Thomas) розділили пероксидазу хрому на 5 компонентів, що різнилися між собою стосовно субстрату окислювання.

У світлі сказаного представляється досить ймовірним, що ізозими, що виникають у рослинах у відповідь на ураження, характеризуються більш високою стійкістю до токсичних виділень паразитів. У захисних реакціях рослин це повинно мати досить важливе значення. Захисна роль знову утворених ізозимів може складатися також за посиленого утворення фунгітоксичних речовин.

Нові методичні можливості у вивченні рослинних білків знову поновили інтерес до старого питання про можливість утворення у рослин антитіл так само, як і у тваринних організмів. Проте ніяких нових даних про існування подібного захисного механізму у рослин поки не отримано. Та й навряд чи він може в них існувати вже хоча б через відсутність кровоносної системи, за допомогою якої антитіла у тваринному організмі доставляються до місця інфекції. Про це писав М. І. Вавилов, підкреслюючи неприпустимість прямих аналогій між твариною і рослиною в частині утворення антитіл.

Відсутність антитіл ще не означає, що у рослин узагалі не може бути набутого або індукованого імунітету. Таку можливість визнають, багато вчених. Але у рослин індукований імунітет має набагато менше значення, ніж у тварин, і регулюється іншими механізмами. У роботі Вебера і Стамана

показано, що інфікування сприйнятливої сорту батата непатогенним ізолятом *C. fimbriata* розвивало в ньому імунітет і до патогенного ізоляту того ж паразита, а також до ряду інших паразитів батата. Виявлений факт дозволив авторам дійти висновку, що в основі стійкості батата до ряду патогенів лежать якісь загальні захисні реакції.

На закінчення необхідно підкреслити, що при усьому важливому значенні антибіотичних речовин у явищах фітоімунітету, далеко не завжди цю роль можна зводити до прямої залежності між кількісним їх вмістом у рослинній тканині, активністю ферментів, відповідальних за їхні перетворення, і ступенем стійкості до паразита. З наведених прикладів випливає, що залежність ця виявляється набагато складнішою і найчастіше виявляється вже після взаємодії рослини з паразитом.

Таким чином, проблема імунітету може бути вирішена на основі детального вивчення як природи тих хімічних речовин, яким належить захисна роль проти інфекції, так і біохімічних процесів, відповідальних за їхнє утворення і перетворення. Недооцінка ролі речовини як посередника двох біологічних систем (паразит-рослина) і біохімічних процесів, що визначають їхні взаємини, може віддалити від пізнання природи фітоімунітету і рішення на цій основі ряду практичних задач із захисту врожаю від інфекційних хвороб.

Власне основний сенс біохімічних процесів, що виникають у рослинах у відповідь на ураження, зводиться в більшості випадків до новотвору захисних речовин або додаткового синтезу вже наявних у інтактній тканині сполук, які мають антибіотичні властивості проти паразита. Не знаючи, які речовини лежать в основі захисної реакції рослини, і засобів нападу паразита, не можна почати вивчення механізму взаємодії між ними на молекулярному рівні, значення якого в біохімічних дослідженнях загально визнане.

Якщо у вивченні антибіотичних речовин рослин за останні роки досягнуть визначеного прогресу, то для вивчення токсичних виділень паразитів, за допомогою яких вони здійснюють свою руйнівну діяльність, немає ще навіть загально визнаних підходів.

7.3.1. Пасивний фітоімунітет

Фітонциди, за визначенням Б. П. Токіна, – це «*бактерицидні, фунгіцидні, протистоцидні речовини, які продукуються рослинами, і які є одним з факторів їхнього імунітету та які відіграють роль у взаєминах організмів у біоценозах*». Фітонцидною активністю рослин були пояснені

багато давно відомих фактів взаємного впливу рослин одна на одну – пригнічення життєдіяльності одних і стимулювання інших. Експериментально показано, що леткі фітонциди житняка і вівса стимулюють проростання пилкових зерен люцерни, а летучі фітонциди тимофіївки, навпаки, пригнічують.

Спочатку передбачалося, що фітонциди є летучими речовинами, які виділяються рослинами за поранення. Надалі, однак, стало очевидно, що нетравмовані рослини також виділяють фітонциди, якими можуть бути як летучі, так і нелетучі сполуки. Відкриття фітонцидів належить до числа великих досягнень вітчизняної біології. Зараз уже не підлягає сумніву, що фітонцидну активність мають усі рослини без винятку.

Роль фітонцидів у явищах імунітету рослин протягом ряду років вивчається Д. Д. Вердеревським, який дійшов висновку, що провідне значення у захисті живого тіла рослин як від збудників паразитарних хвороб, так і від комплексу сапрофітних гнильних мікробів мають їхні фітонцидні особливості. Однак на шляху експериментального обґрунтування цього дуже важливого висновку є серйозні методичні труднощі, тому що хімічна природа фітонцидів усе ще недостатньо вивчена. Результати досліджень, присвячених хімії фітонцидів, показали, що фітонциди є комплексом глікозидів, дубильних речовин, альдегідів та інших сполук (Токін, 1966).

Показано, що фітонцидна активність зараженої рослинної тканини вище, ніж інтактної, причому для стійких сортів рослин ці розходження виявилися набагато більшими, ніж для сприйнятливих (Вердеревський і ін.). Досліди проводилися з багатьма рослинами і різними збудниками хвороб. Так, у стійких сортах кукурудзи, уражених пухирчастою сажкою, а також винограду, інфікованого мільдю, фітонцидна активність зростала майже вдвічі і тривалий час утримувалася на цьому рівні. У сприйнятливих сортів первісне зростання активності потім змінювалося різким її пригніченням. За зараження томатів вірусом тютюнової мозаїки виявлена кореляція між репродукцією вірусу та антивірусною активністю тканин. Важливе значення цих досліджень полягає насамперед у тому, що ними переконливо показана тісна залежність між стійкістю рослин і їхньою фітонцидною активністю, обумовленою присутністю антибіотичних речовин. Виникає, однак, ряд питань і, зокрема, про причини зростання фітонцидної активності рослин у відповідь на зараження: чи обумовлена вона збільшенням вмісту фітонцидів, що були присутніми у тканинах ще до контакту з паразитом, або утворенням нових антибіотичних речовин, що виникають у відповідь на контакт із паразитом.

7.3.2. Активний фітоімунітет

Велике число робіт присвячене вивченню антибіотичних речовин, які виникають у рослинних тканинах у відповідь на ураження та визначають активний фітоімунітет. До таких речовин належать фітоалексини, які утворюються деново; хінони, які є продуктами окислення фенолів; деякі інші речовини.

Результати численних експериментальних досліджень приводять до висновку, що всі антибіотичні речовини рослин з погляду їхньої захисної ролі в явищах фітоімунітету можна розділити на 2 основні групи. *Перша група* являє собою антибіотичні речовини, які містяться у рослині ще до контакту з паразитом. Відомо, що здорові тканини багатьох рослин служать сировиною для одержання антибіотиків. Ці речовини утримуються в рослинах у концентраціях, достатніх для пригнічення росту багатьох мікроорганізмів. Вони є продуктами нормального обміну рослинної тканини і тому можуть бути названі *конституційними інгібіторами*. Вміст цих інгібіторів може зростати в процесі зараження, як втім і вміст інших конституційних речовин клітини. *Друга група* являє собою антибіотичні речовини, що виникають у рослинах після контакту з паразитом. Правда, в окремих випадках деякі з цих речовин виявлені і в здорових рослинах, але в настільки малих кількостях, що не можуть чинити антибіотичної дії. Лише у відповідь на інфекцію речовини цієї групи досягають значних концентрацій, здатних придушити ріст гриба. Такого роду речовини, як правило, є результатом зміненого обміну, на який переключається метаболізм рослини-хазяїна у відповідь на втручання паразита. Тому антибіотичні речовини другої групи можна назвати *індукованими інгібіторами* (Метлицький, Ахвледіані, 1965).

Фітоалексини. За порівняно короткий термін були ізольовані і хімічно ідентифіковані декілька *фітоалексинів*. Це дало підставу Круїкчанку (Cruickshank – одному з провідних дослідників фітоалексинів, – заявити, що нині вже немає необхідності пояснювати природу стійкості рослин наявністю якоїсь гіпотетичної і ще поки неідентифікованої речовини. Значення виконаних досліджень важко переоцінити. Теорія фітоалексинів виникла в 1940 р. на основі дослідів із зараження бульб картоплі вірулентною й авірулентною расами *Ph. infestans*. Автори цих досліджень, Мюллер і Боргер (Muller, Borger), свої висновки сформулювали у вигляді наступних положень.

1. *Фітоалексини можна охарактеризувати як властивий рослині фактор, що утвориться заново або утворення якого активується після*

того, як клітини рослини приходять у зіткнення з паразитом. Фітоалексини утворюються в ході некротичної реакції і служать причиною загибелі паразита.

2. Фітоалексини можуть виникати тільки в живих клітинах рослини.

3. Фітоалексини – це хімічні речовини, що є продуктами некрозу клітин рослини-хазяїна.

4. Фітоалексини неспецифічні у відношенні різних грибів, але різні гриби чутливі до них неоднаковою мірою.

5. Стійкі і сприйнятливі рослини реагують на зараження якісно однаково, усе розходження між ними полягає у швидкості утворення фітоалексинів.

6. Захисна реакція зосереджена в тканинах, де знаходиться паразит, і в тканині, безпосередньо прилеглій до місця зараження.

7. Швидкість утворення фітоалексинів, властива певній рослині, визначається її генотипом.

Ці сім положень, що складають основу сучасної теорії фітоалексинів, були сформульовані ще тоді, коли про існування цих сполук тільки підозрювали, оскільки жоден з них не був ізольований і хімічно ідентифікований. Останнім часом отримано багато нових даних, що стосуються виділення, ідентифікації і характеристики фітоалексинів ряду рослин.

Дотепер присутність антигрибних речовин виявлена при зараженні батата, орхідеї, ячменя, моркви, картоплі, турнепсу, квасолі, зеленого перцю, соєвих бобів, рису та інших рослин. З їхнього числа ізольовані і хімічно ідентифіковані: іпомеамарон, пізатин, орхінол, ізокумарин, трифоліризин і фазеолін.

Першим у 1943 р. був ізольований іпомеамарон (Hiura, 1943), що виникає за ураження батата *Ceratostomella Jimbriata*. Він був ідентифікований як 2-метил-2-(4-метил-2-оксипентил)-5(3-фурил)-тетрагідрофуран (Kubota, Maturua, 1953).

Орхінол утворюється за взаємодії *Rhizoctonia repens* з бульбами *Orchis militaris* і являє собою 9,10-дигідро-2,4-диметокси-6-гідроксифенантрен.

Під час взаємодії коренів моркви з *Ceratocystis fimbriata*, що не є паразитом моркви, був ізольований ізокумарин. Ця сполука являє собою 3-метил-6-метокси-8-гідрокси-3,4-дигідроксиізокумарин.

Приблизно в цей же час був ізольований пізатин, що утворюється у відповідь на інюкаляцію ендокарпу бобів гороху *Manilla fruticola* і являє собою 3-гідрокси-7-метокси-4',5'-метилендиоксихроманокумараном.

З коренів червоної конюшини був виділений глікозид трифоліризин (Hietala, 1960), аглікон якого за своєю структурою дивно нагадує пізатин.

Нещодавно із квасолі у відповідь на інокуляцію *M. fruticola* була виділена ще одна сполука, названа фазеоліном. Подібно пізатину вона виявилася 7-гідрокси-3'4'-диметилхроменохромоанукумарином.

Утворення фітоалексинів у тієї самої рослини викликали різноманітні гриби, серед яких були факультативні й облигатні паразити, патогени, які специфічно паразитують на цій рослині, і фітопатогенні гриби, що не уражають цей вид рослини. Наприклад, Круїкчанк і Перрін склали цілі таблиці випробування здатності різних грибів індукувати утворення пізатину, серед яких були як патогени, так і непатогени гороху. Якої-небудь закономірності в кількостях пізатину, утвореного горохом у відповідь на інокуляцію патогенами і непатогенами, знайти не удалось.

Проте не слід вважати, що усі без винятку гриби викликають утворення фітоалексинів. Наприклад, орхінол не утворювався в тому випадку, якщо для зараження орхідних використовувалися звичайні сапрофітні і напівпаразитні ґрунтові гриби. З іншого боку, паразит моркви *Stemphylium radicinum* не викликав у ній утворення ізокумарину.

Для характеристики чутливості паразитів до фітоалексинів уведена величина ED_{50} , тобто ефективна доза, або та концентрація фітоалексину, яка пригнічує ріст міцелію паразита на 50 %. Величина цієї дози розраховується за кривою, на абсцисі якої відкладається концентрація фітоалексину, а на ординаті – ріст міцелію гриба. Та концентрація фітоалексину, що пригнічує ріст міцелію наполовину, і є величина його ED_{50} . Для кожного паразита за відношенням до певного фітоалексину існує своя величина ED_{50} .

Згідно з даними Круїкчанка, усі випробувані гриби чітко розділилися на 2 класи: чутливі до пізатину і відносно нечутливі до нього. Перша група грибів представлена 44 паразитами інших рослин, але не гороху. Величина ED_{50} для 38 з них була менше, ніж 50 мкг/мл. У другу групу ввійшли 6 відомих паразитів гороху, величина ED_{50} для яких вище, ніж 100 мкг/мл (виключення представляє *Septoria pisi*, ED_{50} якої коливається між 75–100 мкг/мл). У цій же роботі наводяться дані з пригнічення росту кожного гриба концентрацією пізатину 100 мкг/мл. За такої концентрації ріст 5 паразитів гороху з 6 випробуваних пригнічується менше, ніж на 50 %, у той час як 37 непатогенів гороху інгібуються нею майже на 90 %. Якщо зіставити концентрацію фітоалексину, виявленого в дифузатах у відповідь на інокуляцію грибом, з чутливістю грибів до певного фітоалексину, визначеної в дослідах *in vitro*, то виявиться, що непатогени гороху викликають утворення фітоалексинів у концентраціях, що перевищують величину їх ED_{50} , а кількість фітоалексину, яка утворюється у відповідь на інокуляцію патогенами, значно менше значень

їх ЕД₅₀. Іншими словами, кількості фітоалексину, що утвориться в диффузіатах у відповідь на інокуляцію патогенами, недостатньо для того, щоб придушити їхній розвиток. Цей висновок здавався беззмістовним, оскільки він означав, що фітоалексини відіграють захисну роль тільки в явищах неспецифічного фітоімунітету, тобто за несумісних комбінацій хазяїн-паразит. Таким чином, здавалося, що саме фітоалексини відповідальні за явища неспецифічного імунітету, концепцію якого так добре виразив Честер, сказавши, що більшість існуючих рослин стійкі до більшості наявних грибів.

Однак, якщо у насінні камери бобів приміщали краплі, які містять спори патогену гороху, то інфекційні гіфи, що утворюються після проростання таких спор, швидко проникають у тканини ендокарпу. Таким чином, фактором, що визначає стійкість при зараженні патогеном, є концентрація пізатина в тканинах ендокарпу гороху. Облік у тканині ендокарпу показав, що відносно стійкі сорти утворювали в 2–4 рази більшу кількість пізатину, ніж сорти високосприйнятливі. При дослідженні пізатину, який утворюється у відповідь на інокуляцію того самого сорту гороху штамми *A. pisi*, що розрізняються за ступенем вірулентності, виявилось, що рослина утворює пізатин у значно більших кількостях під час зараження невірулентним штамом, ніж під час інфекції вірулентним штамом того ж паразита. Тобто активність фітоалексинів визначається за ступенем пригнічення росту міцелію гриба, а не проростанням його спор. Справа в тому, що утворення фітоалексинів починається тільки через деякий час після проростання спор в інфекційній краплі, точніше у відповідь на ті метаболіти, що утворюються під час їхнього проростання. Таким чином, дія фітоалексинів спрямована не на проростання спор, а на ріст гіф патогену. Як і слід було очікувати, ріст гіф виявився значно більш чутливим до фітоалексинів, ніж проростання спор.

Утворення фітоалексинів можуть викликати не тільки найбільш пророслі спори, але також екстракт, який утворюється в результаті їхнього росту. Таким чином, для індукування фітоалексинів зовсім необов'язкове проникнення паразита в клітину. Для цього достатньо фізіологічного контакту метаболічних систем хазяїна і паразита. Що стосується безпосереднього індуктора утворення фітоалексинів, то з цього приводу поки нічого не відомо. Можна тільки припускати, що індуктором є речовина типу ферменту або гормону.

Індукувати утворення пізатину можуть багато амінокислот, зокрема L-валін, D,L-норлейцин, D,L-норвалін, а також деякі важкі метали. Звідси впливає принципово нова можливість добору та іспиту фунгіцидів. Оскільки велика частина фунгіцидів є сполуками, до складу яких входять важкі

метали, особливо ртуть і мідь, то обробка ними рослини повинна сприяти утворенню останніми фітоалексинів. Таким чином, дія фунгіцидів зараз представляється двоюкою: з одного боку, вони діють безпосередньо на збудника хвороби, а з іншого, незалежно від цього, підвищують стійкість рослини проти збудника інфекції.

Структуру фітоалексину, який утворюється, визначає генотип рослини, але ніяк не генотип паразита. Генотип паразита може лише визначати той або інший ступінь чутливості до цього фітоалексину. Рослина виявиться стійкою тільки в тому випадку, якщо вона утворить фітоалексин у концентрації, достатній для того, щоб придушити розвиток паразита, і сприйнятливою, якщо концентрація фітоалексину недостатня для пригнічення патогену.

Фітоалексини пригнічують розвиток мікроорганізмів у середньому в концентраціях порядку 100 мкг/мл. Якщо врахувати, що антибіотики типу пеніциліну і стрептоміцину цілком пригнічують ріст багатьох стрептококів і стафілококів у значно більш низьких концентраціях, то фітоалексини варто віднести до слабких антибіотиків.

Але і стосовно фітопатогенних грибів стійкість рослин далеко не завжди пов'язана з утворенням фітоалексинів. Як відзначають самі автори фітоалексинної теорії, роль фітоалексинів виявляється лише в тих випадках, коли стійкість рослин заснована на некротичній реакції. Правда, некротична реакція широко поширена в рослинному світі, але не тільки вона визначає стійкість рослин до паразитарних грибів.

Подібна класифікація антибіотичних речовин якоюсь мірою умовна, оскільки антибіотичні речовини, які містяться в здорових і уражених тканинах, генетично між собою пов'язані.

Система поліфеноли–поліфенолоксидаза. Аказава й Уритані досліджували зміну ступеня стійкості бульби батата до збудника чорної гнилизни в інтервалі температури навколишнього повітря від 20 до 34 °С і одночасно простежили за динамікою утворення поліфенолів і фітоалексину – іпомеамарона. Було виявлено, що стійкість батата корелювала з утворенням іпомеамарона, але не залежала від інтенсивності утворення фенольних сполук.

Разом з тим відзначалося, що вміст поліфенолів і активність поліфенолоксидази у відповідь на інфекцію зростає, причому тим сильніше, ніж вище стійкість рослин до збудника хвороби. Природно, виникає питання про джерела збільшення вмісту поліфенолів – чи пов'язане воно з новотвором їх або міграцією зі здорових тканин, що примикають. Відповідно до досліджень Озерецковської, Васюкова, сильне збільшення вмісту поліфенолів було виявлене в диску, вирізаному з бульби картоплі, у міру утворення на його

поверхні ранової перидерми. Через те, що вміст поліфенолів враховувався у всьому диску, збільшення їхньої кількості за рахунок перетікання з інших тканин виключалося. Непрямою вказівкою про новотвір поліфенолів у відповідь на поранення служить посилення в заражених і механічно ушкоджених тканинах процесів апотомічного окислення, що являє собою єдиний шлях утворення еритрозо-4-фосфату, необхідного для біосинтезу ароматичних кілець.

Більшість природних поліфенолів, що зустрічаються в рослинах, мають слабку фунгітоксичну дію. Прикладом цього є фунгітоксичність хлорогенової і кавової кислот, які присутні в здоровій бульбі картоплі. Причому, дія кавової кислоти трохи сильніша, ніж хлорогенової, але в цілому фунгітоксичність їх відносно невелика. Скополетін, аглікон скополіна, також виявленого в тканинах бульби картоплі, виявився сильним інгібітором росту гіф гриба, але мало пригнічував проростання його спор. Однак тільки на підставі дослідження токсичності фенолів ще не можна робити висновок про захисну роль системи поліфеноли–поліфенолоксидаза. Адже коли мова йде про всю систему, то маються на увазі не тільки самі поліфеноли, але і винаючаючі у відповідь на інфекцію продукти їхнього ферментативного окислення.

Модельними дослідами показано, що продукти окислення поліфенолів мають набагато більш високу фунгітоксичність порівняно з вихідними сполуками. Для їхнього нагромадження повинна бути порушена властива здоровій клітині певна супряженість процесів окислення і відновлення поліфенолів, регульована відповідними ферментами. Ця супряженість процесів і порушується в ході некротичних реакцій. Причиною цьому може бути розрив білково-ліпідної мембрани тонопласту, що оточує клітинну вакуоль, унаслідок чого фенольні речовини виходять у цитоплазму, де піддаються швидкому окисленню. Окислені продукти фенолів необоротно пригнічують активність ряду ферментів, і в першу чергу дегідрогеназ. Так, у ході некротичних реакцій картоплі було виявлено не тільки посилення активності поліфенолоксидази, але і пригнічення дегідрогеназ, які каталізують відновлення продуктів окислення поліфенолів. Виявилось, що фунгітоксичність більшості випробуваних сполук фенольної природи помітно зростає після ферментативного окислення. Різна швидкість окислення поліфенолів і різний склад продуктів їхнього окислення, що утворюються у відповідь на вторгнення паразита у стійких і сприйнятливих сортах, є, очевидно, однією з причин, чому у випадку стійких сортів система поліфеноли–поліфенолоксидаза відіграє захисну роль, а в сприйнятливих сортах не зупиняє розвиток інфекції, хоча і може на якийсь час затримати її просування. Сент-Дьєрді і

Кьсторж відзначали, що фунгітоксичність продуктів окислення фенолів укладена в їхній неспецифічній дубильній дії на білки, у результаті чого останні стають недоступними для паразита.

Поліфеноли й особливо продукти їхнього окислення є роз'єднувачами процесів окислювання і фосфорилування. Не виключено тому, що токсична дія цих речовин у некротичних реакціях може бути обумовлено порушенням енергетичного апарату як паразита, так і рослини-хазяїна, унаслідок чого і той і інший позбавляються необхідної енергії для своєї життєдіяльності. Найбільшим роз'єднувачем виявилася кавова кислота, що пригнічувала поглинання неорганічного фосфору наполовину. Хлорогенова кислота, навпроти, майже не впливала на фосфорилування. Продукти окислення обох кислот помітно пригнічували поглинання фосфору. Не виключено, що така дія продуктів ферментативного окислення обумовлюється їхнім денатуруючим впливом на мітохондріальний білок.

На підставі проведених досліджень можна дійти висновку, що саме система поліфеноли–поліфенолоксидаза відповідальні у першу чергу за утворення некрозу. Разом з тим, і деякі фітоалексини також можуть роз'єднувати дихання від фосфорилування. Так, іпомеамарон, що міститься у некротизованій тканині батата, ураженого *S. fimbriata*, порушує енергетику паразита. Цілком можливо, що фітоалексини більшою мірою пригнічують процеси обміну паразита та меншою – впливають на рослину. Такої точки зору дотримується Аллен, який вважає, що фітоалексини недостатньо токсичні для тканин рослини для того, щоб бути відповідальними за некротичний ефект. Про це ж свідчать результати Круїкчанка, який знайшов, що в горосі у відповідь на вплив хімічними отрутами фітоалексини утворювались, але виникнення некрозу не спостерігалось.

Таким чином, згідно з сучасними уявленнями, немає підстав надавати системі поліфеноли–поліфенолоксидаза вирішального значення в захисних реакціях рослини проти паразита, що проник. Хоча в ході ферментативного окислення поліфенолів виникають продукти, що значно перевершують за своєю антибіотичною дією вихідні сполуки, їхня фунгітоксичність відносно невелика і помітно нижче, ніж у фітоалексинів. Це мимоволі приводить до думки, що в некротичних реакціях поряд із системою поліфеноли–поліфенолоксидаза діє інший механізм, більш активний відносно пригнічення власне паразита.

Проведені дослідження ступеня фунгітоксичності екстрактів, витягнутих з некротизованої тканини бульби картоплі (генотип – R₁), що утворилася у відповідь на інфікування несумісною расою фітофтори (раса O), показали,

що екстракти, виділені за допомогою спирту, які містять, поліфеноли, помітно уступають за своєю фунгітоксичністю хлороформовим екстрактам, у складі яких поліфеноли відсутні. Ще більш фунгітоксичним виявився ефірний екстракт, що за тих же концентрацій цілком пригнічував проростання спор *R. solani*.

Хроматографічне розділення ефірних і хлороформових екстрактів методом тонкошарової хроматографії на силікагелі показало, що в тканинах ранового шару, а ще в більшому ступені в некротизованій тканині, з'являються нові сполуки, які відсутні у здоровій бульбї.

Останнім часом Томіяма та інші з некротизованої тканини бульби картоплї, яка утворилася у відповідь на інфікування несумісною расою *Ph. infestans*, виділили й ідентифікували антибіотичну речовину, яка виявилася біциклічним норсесквітерпеноїдним спиртом.

Сполука була названа ришитином. Середня ефективна доза (ЕД₅₀) для неї за відношенням до різних рас *Ph. Infestans* складає $2,7 \cdot 10^{-4}$ М, що відповідає 40 мкг/мл і наближується за силою своєї дії до інших фітоалексинів.

Некротичні реакції, які називають також абортивними і гіперергічними, або частіше – надчутливістю, уперше були вивчені більш п'ятдесяти років тому в явищах стійкості пшениці до іржастих грибів. Показано, що паросткові трубки багатьох іржастих грибів, проникаючи в рослини імунних сортів, досить швидко викликають відмирання клітин рослини-хазяїна, з якими вони вступають у безпосередній контакт. Помічено, що через якийсь час із клітин хазяїна дифундують якісь речовини, які вбивають гіфи гриба. ніж більш високу стійкість має сорт, тим менше зона ураження. У імунних сортів відмирає таке мале число клітин, що проникнення патогену вдається знайти тільки під мікроскопом. У результаті утворюються некротичні плями, розмір яких залежить від тривалості росту гриба і числа убитих клітин рослини-хазяїна.

Аналогічна послідовність процесів була встановлена під час ураження різних сортів картоплї, що відрізняються за ступенем стійкості до фітофторозу. Так, відповідно до досліджень Томііма, клітина фітофторостійкого сорту відмирає протягом першої години після проникнення в неї інфекційної гіфи паразита. Гіфа ж гриба в клітині гине лише через 10 годин.

Варто відразу ж підкреслити дві обставини.

По-перше, під некрозом у цих реакціях розуміють не узагалї відмирання клітин і тканин, яке відбувається під час розвитку інфекції, а лише «місцеве відмирання клітин під дією токсичних продуктів розкладання» (Гойман).

По-друге, некроз є лише видимим результатом захисної реакції, і саме його утворення не розкриває причин відмирання рослинних клітин і загибелі паразита, що проник у них.

Існує думка, що некротичні реакції захищають рослину тільки від біотрофних паразитів, оскільки такі паразити здатні живитися вмістом тільки живих клітин, і у відмерлих тканинах вони можуть загинути від голоду. З цього погляду для факультативних паразитів, що живляться попередньо убитими клітинами, некротизована ділянка повинна представляти навіть кращий субстрат, ніж живі клітини, опір яких необхідно попередньо перебороти.

Експериментальні дані говорять про інше. Показано, що стійкість рослин до ряду факультативних паразитів, і зокрема до *B. cinerea*, також пов'язана з некротичними реакціями. Загибель паразита за цього настає не через голод, а в результаті отруєння токсичними сполуками, що утворюються у рослині.

Для пізнання захисного механізму некротичних реакцій досить важливого значення набуває вивчення хімічної природи і біологічної дії тих речовин, які виникають у ході цих реакцій. Чи викликають відмирання рослинних клітин і паразита, що проник, ті самі речовини, або ж вони є різними?

У літературі з цього питання висловлені різні точки зору. Деякі автори вирішальну роль у некротичних реакціях віддають фітоалексинам, до яких належать речовини різної хімічної природи. Інші розглядають як основний механізм цих реакцій наявну в рослинах систему поліфенолі–поліфенолоксидаса, під дією якої в інфікованій тканині накопичуються продукти окислення поліфенолів, що чинять токсичну дію як на клітини рослини-хазяїна, так і на паразита.

На підставі усього вищевикладеного представляється, що захисна роль некротичних реакцій у стійкості рослин до фітопатогенних мікроорганізмів обумовлена як продуктами окислення поліфенолів, так і іншими антибіотичними речовинами, зокрема фітоалексинами.

Роль продуктів окислення поліфенолів не можна зводити тільки до утворення некрозу. Вони, безсумнівно, діють токсично і на паразита, і тим самим можуть послабити його стійкість стосовно фітоалексинів. Крім того, можна чекати синергічної дії тих і інших. Нарешті, продукти окислення поліфенолів можуть одночасно локалізувати вогнище інфекції, захистити його від вторинного зараження, а також попередити проникнення в прилягаючі здорові тканини токсичних речовин, що залишилися на місці інфекції як від загиблого паразита, так і від зруйнованих клітин рослини-хазяїна.

7.3.3. Енергетичний обмін і фітоімунітет

Більш ніж сто років тому Портьє висловив гіпотезу про захисну роль оксидаз, відповідно до якої оксидази рослин беруть участь у поновленні ушкоджених покривів, а також у руйнуванні токсинів. «Гіпотеза Портьє, – писав у 1912 р. А. Н. Бах, – яку приймають і інші дослідники, дуже правдоподібна і, цілком ймовірно, правильно пояснює частину функцій окисних ферментів». Роль оксидаз в активуванні процесів відновлення покривних рослинних тканин була згодом підтверджена в багатьох дослідженнях. Під час зараження найрізноманітніших рослин паразитарними грибами, бактеріями, вірусами, фітогельмінтами з усією ймовірністю було встановлено, що в переважній більшості випадків в інфікованих тканинах рослини-хазяїна помітно зростає дихання. У тому випадку, коли рослина успішно справляється з ураженням, дихання повертається до норми. Спад дихання спостерігається і у випадку захворювання рослини, але вже через відмирання клітин.

Детальне вивчення ролі дихання в явищах фітоімунітету становить значний інтерес, оскільки дихання – не тільки джерело енергії, але і постачальник ряду проміжних сполук для біосинтетичних процесів, з утворенням антибіотичних речовин включно. Відомо, що одним з показників енергетичної ефективності дихання служить кількість молекул аденозинтрифосфорної кислоти (АТФ), що утворюється при поглинанні одного атома кисню. Виразенням цього є коефіцієнт P/O, тобто відношення кількості поглиненого неорганічного фосфору до поглиненого кисню.

У живих клітинах існує фактор, що контролює швидкість окисного фосфорилювання. Це – концентрація аденозиндифосфорної кислоти (АДФ) у тканинах, що приймає на себе неорганічний фосфор, перетворюючись при цьому в АТФ. Концентрацію АДФ у тканинах називають ще дихальним контролем, оскільки від її вмісту залежить швидкість дихання. У тому випадку, коли в клітині протікають посилені процеси утилізації АТФ, АДФ швидко звільняється і не лімітує швидкості окислювання, і дихання зростає.

Дихальний контроль може здійснюватися лише в тому випадку, якщо окислювання в клітині міцно по'язане або сполучене з процесом фосфорилювання. Однак у деяких випадках ця супряженість може послабитися, і тоді частина субстрату окисляється не шляхом фосфорилювання, а шляхом вільного окислення. Енергія окислення в цьому випадку не запасається в макроергах АТФ, а виділяється у вигляді тепла. Це явище саме по собі

зовсім не обов'язково служить ознакою патології. Воно, наприклад, використовується тваринами в явищі терморегуляції (Скулачев).

Жива система сама здатна регулювати ступінь сполучення властивого їй окислення і фосфорилювання. Втрата або ослаблення цієї здатності призводить до простого спалювання субстратів окислення, що протікає наче вхолосту і не супроводжується утворенням макроергів АТФ. Таке дихання зветься «роз'єднаним» диханням, а речовини, що викликають його, називаються «роз'єднувачами».

Отримано чимало даних, що свідчать про те, що ро'єднання процесів дихання і фосфорилювання викликає ослаблення стійкості рослинних тканин до фітопатогенних мікроорганізмів. Прикладом можуть бути дані з опромінення бульб картоплі і коренів цукрового буряка високими дозами іонізуючої радіації, що послаблюють їхню стійкість до паразитичних грибів. Окислення в опроміненіх тканинах сильно зростає, у той час як фосфорилювання збільшується меншою мірою, що приводить до деякого зниження коефіцієнта Р/О. Субстрат окислення у опроміненого матеріалу використовується зі значно меншим коефіцієнтом корисної дії, і частина енергії, що утворюється, виділяється у вигляді тепла.

Безпосереднім стимулом до зростання дихання, мабуть, служать сполуки, що виробляються паразитом, або ж продукти обміну самої рослини. У відповідь на це в клітинах рослини починаються посилені процеси біосинтезу ферментних систем, зокрема, окисних. Новотвір ферментів є однією з причин зростання окислення і фосфорилювання стійкого сорту. Разом з тим сам процес біосинтезу ферментного білка, як втім і інші синтетичні реакції, що протікають у цій тканині, одночасно визначає й іншу умову, обов'язкову для підвищеного окислення: необхідний рівень АДФ. Підвищений синтез білка, пов'язаний зі споживанням енергії АТФ, природно, збільшує швидкість регенерації АДФ, завдяки чому дихання не лімітується її нестачею. Таким чином, підвищене дихання тканини стійкої рослини обумовлюється, з одного боку, новотвором ферментного білка і з іншого боку – швидкістю регенерації АДФ. Третя необхідна умова – наявність субстрату окислення. Таким субстратом в ушкоджених тканинах бульб картоплі служить крохмаль (Озерецковська, Метлицький). Так, у прираневій зоні бульби зникають крохмальні зерна, що супроводжується зростанням моноцукрів, які і є субстратом зрослого дихання.

Теоретично можна представити три шляхи підвищення енергетичного виходу живої тканини.

Перший з них полягає в підвищенні коефіцієнта Р/ПРО, тобто утворенні більшого числа молекул АТФ при розрахунку на одиницю поглиненого кисню.

Другий шлях передбачає збільшення швидкості пересування електронів у електрон-транспортному ланцюзі (ЕТЛ) мітохондрій, що приводить до утворення більшої кількості молекул АТФ в одиницю часу. Зростання швидкості окислення може бути наслідком достатньої кількості АДФ у тканинах, що перестає обмежувати швидкість фосфорилювання.

З іншого боку, такого роду явище може бути результатом зняття одного з етапів фосфорилювання в ланцюзі транспорту електронів, що здійснювався з найменшою швидкістю і відповідним чином гальмував весь дихальний ланцюг. У цьому випадку неминуче деяке зниження величини Р/О, що, однак, може значною мірою компенсуватися зростанням швидкості питомого фосфорилювання та утворення більшої кількості АТФ в одиницю часу на одиницю мітохондріального білка.

Нарешті, *третій* шлях підвищення енергетичного виходу тканини – збільшення мітохондріального білка, який здійснює процес окисного фосфорилювання, що відповідним чином повинне збільшувати вихід енергії в розрахунку на одиницю маси тканини.

7.4. МЕТОДИ І ЗАСОБИ ЗАХИСТУ РОСЛИН

Розрізняють кілька груп методів захисту рослин від захворювань: агротехнічні, хімічні і біологічні.

Агротехнічний і санітарно-профілактичний захист рослин. Рослини, що ростуть на не зовсім підходящому для цього субстраті – без урахування близькості ґрунтових вод і оцінки верхніх шарів ґрунту, у великому ступені страждають від хвороб. Тому якісний догляд за такими рослинами особливо важливий. Так, наприклад, велике значення в попередженні масового розвитку хвороб має виключення спільного вирощування зерняткових і кісточкових порід, смородини та агрусу, малини та полуниці, що передбачається в промисловому плодівництві, але практично нездійснено на садових ділянках (яких стає усе більше) через невелику площу (0,06–0,12 га). Різні терміни розвитку цих рослин ускладнюють одночасне вжиття хімічних заходів захисту, що створює умови для збереження інфекції і розвитку хвороб.

Важливе місце в попередженні появи захворювання належить знищенню бур'янів, заорюванню опалого листя, своєчасному обрізанню гілля, спалюванню підстилки, компостуванню опалого листя та обрізаних пагонів, акуратному зборіві врожаю, знищенню інфікованих засохлих плодів, підборіві сортів з високою або підвищеною стійкістю до хвороб. Не менше значення має і регулярне внесення у ґрунт органічних і мінеральних добрив, здійснення підгодівель, поливів або зрошення посадок і посівів для підвищення стійкості рослин до патогенів, прискорення їхнього росту, стимулювання високої врожайності. Таким чином, ретельне дотримання методів агротехніки – важлива умова одержання стабільних стійких врожаїв.

Хімічні засоби захисту. Захист рослин з використанням хімічних засобів широко застосовується, тому що вони дуже ефективні та універсальні. Однак більшість з цих засобів більш або менш отруйні для людини, і перш ніж одержати дозвіл на їхнє застосування, проводять дослідно-виробничу перевірку. Крім того ці речовини накопичуються у ґрунті і рослинах, потрапляють із продуктами харчування в організм і викликають хронічне отруєння, а також пригнічують діяльність корисної мікрофлори. Тому отруйні для людини препарати поступово замінюють на менш отруйні, та з їхнього асортименту цілком виключають речовини, що акумулюються в організмі.

Використовувані для боротьби з грибними патогенами токсичні речовини називають фунгіцидами (від лат. fungus – гриб і caedo – вбиваю). Їх наносять на поверхню листя, пагонів та гілля обприскуванням, запиленням або аерозольною обробкою. Фунгіциди широко використовуються для знищення або пригнічення розвитку збудників інфекційних захворювань, для попередження розвитку хвороб, щоб запобігти проникненню збудників захворювань у рослини. Основа хімічного методу – дія отруйних речовин, що убивають збудників хвороб. Отруйність хімічного препарату залежить від його концентрації, тривалості дії, температурних факторів та загального стану патогенних організмів. Якщо вони знаходяться у стані спокою (спори), то мають найбільшу стійкість, а міцелій, який росте та спори на стадії проростання, відрізняються значно слабшою стійкістю.

Хімічні заходи захисту поділяються на профілактичні та винищувальні. Профілактичні здійснюють до початку поширення патогенів. Їхня мета – попередити масовий розвиток патогенів, тому що захворювання легше попередити, ніж лікувати. Винищувальних заходів вживають для придушення збудників у період їхнього активного розвитку на рослині або для знищення зимуючої інфекції патогену.

За хімічною природою виділяють фунгіциди групи міді, сірки, ртуті, нітрофеноли – похідні дитіокарбамінової кислоти, інші захисні засоби.

Біологічні методи захисту. В основі біологічних методів захисту рослин знаходиться явище антагоністичних і алелопатичних взаємин між патогенними і сапротрофними організмами, а також здатність деяких рослин виділяти фітонциди та інгібітори. На відміну від хімічних методів, біологічні прийоми не забруднюють навколишнє середовище і не викликають відмирання корисної мікрофлори. На сьогодні біологічні засоби захисту рослин ґрунтуються, в основному, на використанні явища антагонізму між сапротрофними і фітопатогенними грибами. Так, гриб *Cicinnobolus cesatii* DB. викликає лізис міцелію і спор борошністоросяних грибів, що уражають яблуні, груші й інші плодові породи. Повитиця – вища квіткова рослина – паразит багатьох видів рослин – уражається грибом *Altemaria cuscutacidae* Rud. Гриб *Trichoderma lignorum* є сильним антагоністом багатьох збудників хвороб сільськогосподарських і лісових рослин. З гриба *Peniophora gigantea* (Fr.) Mas. у лабораторії Донецького державного університету вироблявся препарат пеніофорин, який використовується для боротьби з кореневою губкою. Біопрепарат пентофаг, основою якого є бактеріофаг, руйнує бактерії-збудники бактеріального раку плодів культур. Антибіотик трихотецин, створений на основі гриба *Trichothecium roseum* Link., використовують для запобігання від пліснявіння плодів, які містять підвищену кількість запасних поживних речовин.

Застосування біологічних препаратів дає високу ефективність у боротьбі з хворобами. Однак їхнє виробництво і застосування ще не досягло значних масштабів.

Карантинна служба. Карантин рослин – система заходів, які перешкоджають проникненню нових видів хвороб і шкідників з інших країн, і обмеження поширення місцевих видів. Відповідно до призначення карантин поділяється на зовнішній і внутрішній. Розширення торговельних зв'язків окремими країнами і скорочення часу, необхідного для перевезення вантажів, збільшує небезпеку завезення нових патогенів. У зв'язку з цим на організацію карантину рослин у більшості країн, у тому числі в Україні, звертається велика увага. В Україні існує широко розгалужена мережа організацій з карантину рослин, що очолюється Державною інспекцією з карантину та захисту рослин при Міністерстві сільського господарства. У завдання карантинної служби входять: 1) перевірка і знезаражування посадкового та насінного матеріалу; 2) виявлення карантинних об'єктів і визначення районів їхнього поширення; 3) контроль за станом розплідників і

випуском здорового посадкового матеріалу; 4) ліквідація вогнищ зараження за виявлення карантинних об'єктів.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ ТА САМОКОНТРОЛЮ

1. Охарактеризуйте гриби-збудники хвороб рослин.
2. Дайте характеристику бактеріям та вірусам як збудникам хвороб рослин.
3. Наведіть характеристику типів інфекційних хвороб рослин.
4. Які методи і засоби захисту рослин від хвороб Ви знаєте. Що таке карантинна служба?
5. Охарактеризуйте імунітет рослин.
6. Що таке активний та пасивний фітоімунітет?
7. Як відбувається пристосування патогену до подолання захисних бар'єрів рослини-хазяїна?
8. Наведіть генетичну характеристику стійкості рослин до хвороб.
9. Які зміни фізіолого-біохімічних процесів відбуваються у рослинах під час інфекційного ураження?
10. Дайте характеристику фітонцидів.
11. Які речовини належать до фітоалексинів. Яке їхнє значення у захисті рослин від інфекції?
12. Які особливості енергетичного обміну рослин? Охарактеризуйте його участь у фітоімунітеті.
13. Значення некротичних реакцій та роль системи поліфеноли–поліфенолоксидаза у фітоімунітеті.
14. Які хімічні речовини, крім фітоалексинів, можуть бути токсичними для збудників хвороб? Яке значення вони мають у фітоімунітеті?

СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО АНТРОПОГЕННИХ ФАКТОРІВ

8 ЗАБРУДНЕННЯ ДОВКІЛЛЯ ПРОМИСЛОВИМИ ХІМІЧНИМИ ВІДХОДАМИ

8.1. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАБРУДНЕННЯ ДОВКІЛЛЯ

Забруднення довкілля – це наявність у атмосфері, ґрунті, водоймах речовин, не властивих цим середовищам у значних концентраціях. Ці речовини, як правило, спричиняють негативний вплив довкілля на живі організми.

Середовище, в якому мешкають живі організми, забруднюється різними газами, дрібними часточками і рідкими речовинами, які негативно впливають на живі істоти, погіршуючи умови їхнього існування. Джерела його забруднення можуть бути природними і штучними (антропогенними, рис. 56).



Рис. 56 – Джерела забруднення довкілля

Природне забруднення атмосфери.

У нормі природні джерела забруднення не спричиняють істотних змін повітря. Інтенсивне поширення певного природного джерела забруднення на певній території (викиди попелу і газів вулканами, лісові і степові пожежі) можуть стати

серйозною причиною забруднення атмосфери. Так, під час виверження вулкана Кракатау у 1883 р. маса попелу та пилу становила 150 млрд т, і вони поширилися майже по всій земній кулі. Внаслідок виверження вулкана на Алясці в 1912 р. в атмосферу надійшло понад 20 млрд т пилу, який тривалий час утримувався в повітрі. Такі катастрофічні явища зумовлюють іноді утворення світлонепроникного екрана навколо Землі, а також зміну її теплового балансу. Проте природні забруднення атмосфери здебільшого не завдають великої шкоди людині, бо відбуваються за певними біологічними законами і регулюються кругообігом речовин, виявляються періодично.

Штучне (антропогенне) забруднення атмосфери відбувається внаслідок зміни її складу та властивостей під впливом діяльності людини. За будовою та характером впливу на атмосферу штучні джерела забруднення умовно поділяють на технічні (пил цементних заводів, дим і сажа від згоряння вугілля) та хімічні (пило- або газоподібні речовини, які можуть вступати в хімічні реакції, рис. 57).

8.1.1. Типи атмосферних забруднень

У країнах з високорозвинутою промисловістю звичайно виділяють два типи атмосферних забруднень, чи «смогу»: лос-анджелеський і лондонський (Томас, 1962). Діючим початком в обох служать газоподібні речовини й аерозолі різного складу.

Фотохімічний тип забруднення атмосфери (смог) характеризується вмістом у приземному шарі повітря великої кількості вуглеводнів перекисної природи. Основними джерелами надходження їх в атмосферу служать продукти неповного згоряння бензину й масел у двигунах внутрішнього згоряння і летучі фракції нафти. У районі Лос-Анджелесу, за даними Стенфордського науково-дослідного інституту, у 1953 р. у середньому щодоби викидалося в повітря близько 1 080 т вуглеводнів і 1 380 т інших органічних забруднювачів. В останні роки кількість викидів збільшилася в декілька разів.

Зазначені речовини в момент надходження в атмосферу або в нічний час не чинять дій, які ушкоджують чи подразнюють живі організми. Їхня токсичність різко зростає після деякого періоду освітлення сонячними променями. Відповідно до теорії Хаагена-Сміта, утворення смогу відбувається в результаті фотохімічної взаємодії його компонентів з атомарним киснем. Двоокис азоту, сірчистий ангідрид і альдегіди здатні поглинати ультрафіолетові промені і переходити в активний стан. Вивільнений за цього атомарний кисень реагує з молекулярним киснем повітря. Частина атомарного кисню може утворюватися із сірчистого ангідриду чи альдегідів. В утворенні озону найбільш істотна роль належить двоокису азоту. Молекула останнього під дією ультрафіолетових променів перетворюється в окис азоту й атомарний кисень. Передбачається, що реакції здійснюються в такій послідовності:

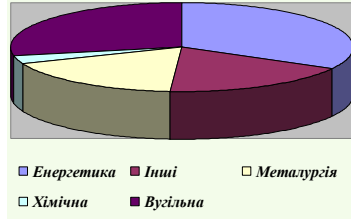
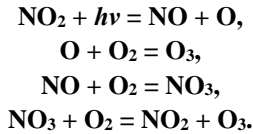


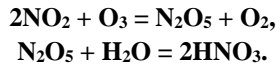
Рис. 57 – Співвідношення між джерелами штучного забруднення



Цей процес повторюється багаторазово за збереження кількості оксидів азоту, що беруть участь у ньому. Тому навіть незначний вміст оксидів азоту в повітрі служить причиною нагромадження в ньому озону, що досягає концентрації $3-4 \cdot 10^{-5} \%$ і більше від об'єму повітря.

Озон і оксиди азоту реагують з органічними домішками повітря, у результаті чого утворюються ненасичені вуглеводні, альдегіди, кетони, кислоти й інші речовини з сильно вираженою фітотоксичною дією. Вважають, що пероксиацетилнітрат (ПАН), який утворюється за цих умов, є специфічним діючим початком смогу лос-анджелеського типу.

За утворення надлишку озону в повітрі відзначене подальше окислення двоокисів азоту і сірки з утворенням відповідно азотної і сірчистої кислот:



Кислоти, що утворилися, утримуються в повітрі у вигляді рідкого аерозолу. Контактуючи з листям, вони викликають точкові ушкодження.

Хімічний склад лос-анджелеського смогу характеризується великою кількістю насичених і ненасичених вуглеводнів рядів від C_2 до C_{10} , що містяться в ньому.

Лос-анджелеський смог широко розповсюджений у багатьох містах США, Італії, Франції й інших країн з інтенсивним автомобільним рухом, але ослабленим обміном повітря і значною інсоляцією.

Лондонський тип забруднення атмосфери (смог) характеризується скупченням у приземному шарі повітря переважно продуктів неповного згоряння кам'яного вугілля.

Сірчистий і сірчаний ангідриди легко розчиняються у крапельках туману й утворюють аерозолі сірчистої і сірчаної кислот. Пилоподібні частки вугілля, золи і різних солей також мають фітотоксичну дію. Найчастіше речовини, що містяться в лондонському смозі, мають відновні властивості. Висока токсичність останнього виявляється під час штилю і температурної інверсії, але наявність туману не обов'язкова.

Атмосферне забруднення лондонського типу властиве не тільки Великобританії, але і промисловим районам інших країн північної Європи за викидання в атмосферу речовин ідентичного складу і за подібних умов –

високої вологості повітря, часто повторюваної суцільної хмарності, температурної інверсії і слабого обміну повітря в приземному шарі.

Промисловість України – високорозвинена і багатогалузева. Особливо інтенсивно в країні ведеться видобуток і переробка кам'яного вугілля, залізної й інших руд, нафти, природного газу. В Україні працює велика кількість різноманітних хімічних підприємств і заводів з переробки сільськогосподарської продукції. Так, на одиницю площі в Україні в 1961 р. продуктивність підприємств чорної металургії перевищувала в 2–4 рази ті ж показники в США. В наступні роки це розходження ще більш зросло.

Кислі і лужні гази, реагуючи між собою, а також з активними компонентами повітря (водяна пара, кисень і ін.), утворюють нові сполуки. Усі вони в газоподібному чи розчиненому у воді стані проникають у рослини, викликаючи порушення їхньої життєдіяльності. Іноді шкідлива дія токсичних газів і аерозолів виявляється на відстані до 50 км від підприємств.

На Україні порівняно рідко сполучається безвітряна погода з тривалою температурною інверсією і суцільними хмарами, туманами чи опадами. У зв'язку з цим протягом вегетаційного періоду тут рідше, ніж у північних районах, спостерігається скупчення основної маси фітотоксикантів у приземному шарі повітря. Цьому протидіє порівняно рівнинний рельєф місцевості, а також постійні вітри. Якщо ж сполучається затишність з туманом чи опадами, то у земної поверхні утримується утворена промисловими і транспортними викидами імла з різким дратівним запахом, що спричиняє сильну токсичну дію на рослини.

8.1.2. Компоненти забруднення атмосфери

Забруднювачі атмосфери за своєю природою являють собою газоподібні речовини та аерозолі. Перші з них поєднують справжні гази і пари з властивою їм молекулярною роздробленістю, а другі – тверді і рідкі частки. Агрегатний стан атмосферного забруднювача визначає його фізико-хімічні властивості, поширення в атмосфері і фітотоксичність. *Гази і пари*, наприклад, можуть легко вступати в хімічну взаємодію з іншими речовинами, а пари, крім того, конденсуватися й осідати. Газоподібні речовини легко проникають у внутрішні тканини рослини, а пилоподібні частки осідають на його поверхні. У лист можуть проникати лише розчинені речовини разом з потоком води (рис. 58).

Аерозолі бувають тверді і рідкі. Аерозолі – це дрібні тверді і краплинно-рідкі частки, які містяться у повітрі як дисперсійному середовищі (диспер-

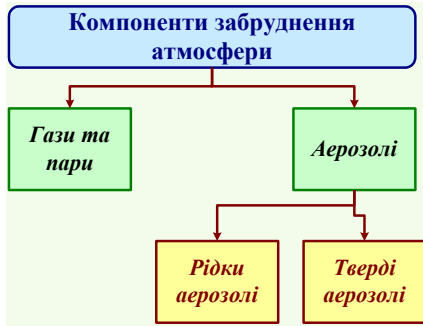


Рис. 58 – Компоненти забруднення атмосфери

генти) у зваженому стані. Сукупність твердих часток виявляється у вигляді диму, а рідких – туману чи хмари. Розмір часток аерозолів коливається в широких межах – від сотих часток мікрона до десятків і сотень мікронів. Частки, менші 5 мк, можуть тривалий час знаходитися в повітрі у вигляді суспензій, а при досягненні розміру більш 10 мк вони швидко осідають.

Особливо високе забруднення атмосферного повітря аерозолями створюється у великих містах і біля підприємств, що викидають в атмосферу багато пилоподібних часток, які розповсюджуються в напрямку вітру.

Тверді частки аерозолі різноманітні за хімічним складом. Найбільш часто в складі твердої фракції забруднювачів повітря зустрічаються сполуки кремнію, кальцію, вуглецю (частки незгорілого вугілля), смолисті речовини, рідше – оксиди металів – заліза, алюмінію, магнію, цинку, марганцю, міді й ін.

Основними джерелами викиду твердих і рідких часток в атмосферу є теплові електростанції, що спалюють буре вугілля, металургійні підприємства, збагачувальні (агломераційні) фабрики, цементні і сажові заводи, хімічні підприємства, які виготовляють дисти, а також транспорт та ін. Доменний цех за добу викидає понад 190 т пилоподібних часток. Метали, що випаровуються в процесі плавки і надходять у вільну атмосферу, знаходяться у зваженому стані на вигляді найтоншого пилу з оксидів заліза, марганцю, міді, цинку, свинцю, срібла, сурми, вісмуту, кадмію, селену, телуру та ін. Під час виготовлення кожної тонни цементу завод втрачає 240 кг продукції у вигляді пилу.

Тверді суспензії в атмосфері утворюються також у результаті хімічної взаємодії газоподібних речовин, що надходять у неї. Так, аміак легко реагує з хлором або хлористим воднем, унаслідок чого утворюється хлористий амоній. Кристали амонійних солей і оксидів металів високодисперсні, тривалий час вони знаходяться в повітрі у зваженому стані і розносяться повітряними потоками на величезні відстані, іноді сягаючи тисяч кілометрів.

Сажові заводи викидають в атмосферу за добу декілька сотень кілограмів часток сажі розміром 0,033–0,04 мм. За висоті вентиляційних труб 20–25 м

вміст сажі в приземному шарі повітря з навітряної сторони від заводу на відстані 0,2 км складає 0,9–10,7 мг/м³, 0,5 км – 0,5–1,6, 1 км – 0,37–1,1, 2 км – 0,03–0,1. У зимовий час, коли зменшується вертикальне перемішування повітря, зміст у ньому часток сажі підвищується.

Рідкі частки аерозолі утворюються під час конденсації парів кислот, основ, фенолів, смол і інших речовин, а також під час хімічного реагування забруднювачів з водяною парою або крапельками води, що містяться в атмосфері при тумані чи дощі. Так, у насиченому вологою повітрі утворюються сірчиста, сірчана, соляна, фторидна та інші кислоти з відповідних ангідридів, що надійшли в атмосферу у вигляді газу.

Аерозолі, які викидаються промисловими підприємствами та автотранспортом, поступово осідають на земну поверхню і забруднюють ґрунт. За цих умов у ґрунті створюються підвищені концентрації сірки, хлору, фторидів, важких металів (залізо, цинк, мідь та ін.). Це призводить до значного погіршення стану ґрунту, його засолення (сульфатного, хлоридного). За цих умов пригнічується діяльність ґрунтової мікрофлори, зменшується родючість ґрунту.

Іншими джерелами забруднення ґрунту є підприємства агропромислового комплексу. Так, необґрунтоване застосування мінеральних добрив, пестицидів, інсектицидів, гербіцидів та інших отрутохімікатів призводить до накопичення їх у ґрунті, що створює несприятливі умови для росту рослин, до накопичення в рослинах отруйних речовин.

Промисловість та сільське господарство є також джерелами масового забруднення водойм шкідливими речовинами. Стічні промислові води містять значну кількість токсичних речовин. Всі речовини, які вносяться людиною або потрапляють у ґрунт з повітря, можуть вимиватися опадами у ґрунтові води, а далі потрапляти у водойми.

Діючі підприємства викидають в атмосферу, як правило, суміш газів, парів і твердих часток, до складу яких входять речовини, що беруть участь чи утворюються у виробничому процесі.

Більшість виробничих відходів викидається в атмосферу примусово через труби, аспіраційні і вентиляційні системи, де велика частина їх уловлюється. Неорганізовані викиди надходять в атмосферу з виробничих систем, що втратили герметичність (через вікна, двері, аераційні пристрої), а також у місцях видобутку, навантаження і транспортування сировини на відкритих розробках і при самозайманні порід, що містять сірку, на териконах. Одним з найважливіших джерел забруднення атмосферного повітря є топки для спалювання палива і печі для виплавки і переплавлення металу.

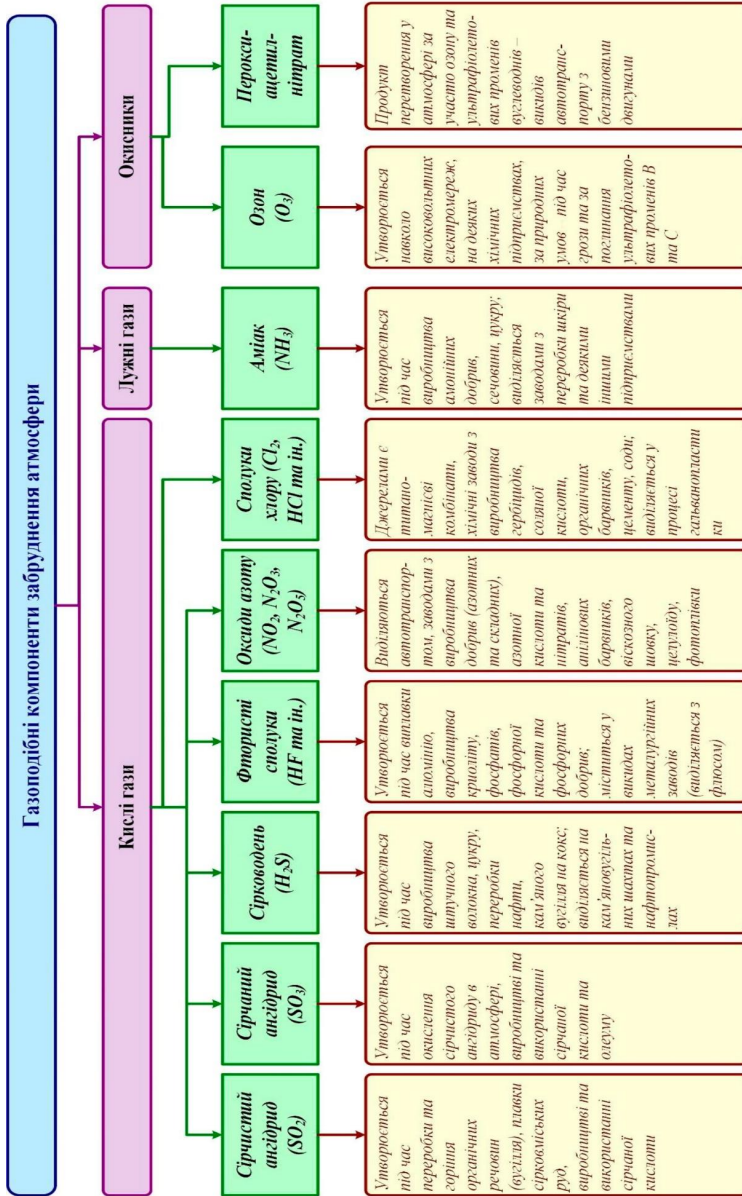


Рис. 59 – Компоненти забруднення атмосфери

До складу речовин, які викидаються в атмосферу підприємствами і транспортом, входять близько сотні ідентифікованих і значна частина ще не ідентифікованих. Найбільш розповсюдженими газами, що забруднюють повітря, є: сірчистий і сірчаний ангідриди, сполуки фтору, хлору, оксиди азоту, сірковуглець, сірководень, аміак, ненасичені вуглеводні, окис вуглецю та ін.

Тверді частки, що надходять в атмосферу, найчастіше складаються з незгорілих часток вугілля, золи, сульфатів і сульфідів металів (заліза, міді, цинку, свинцю), кремнезему, хлоридів, сполук кальцію, натрію та ін.

До складу рідких аерозолів, крім парів кислот, фенолів і інших речовин, що надходять в атмосферу, входять сполуки, що утворюються в результаті взаємодії газів і твердих часток з водяною парою.

Сірчистий ангідрид (SO_2) утворюється при переробці і горінні органічних речовин (кам'яне і буре вугілля, нафта і нафтопродукти, деревина), випалі і плавці сірковмісних руд при виготовленні і застосуванні у виробничому процесі сірчаної кислоти. Викидають сірчистий ангідрид у великій кількості теплові електростанції, підприємства чорної і кольорової металургії, коксохімічні, цементні, синтетичних волокон і аміаку, целюлозні, цукроваріння та ін.

Теплова електростанція, яка спалює в добу 4 500 т кам'яного вугілля, що містить 3 % сірки, викидає в повітря 270 т сірчистого ангідриду, а при виплавці міді з 2 250 т концентрату руди, що містить 30 % сірки, виділяється в атмосферу 1 360 т сірчистого ангідриду.

Під час виплавки чавуну утворюється велика кількість доменного газу, з якого близько 10 % надходить в атмосферу. За статистичними даними, виплавка 1 т чавуну, супроводжується викиданням в атмосферу в середньому 22,4 кг сірчистого ангідриду.

Величезна кількість сірчистих сполук надходить в атмосферу зі збагачувальних фабрик залізної руди, під час виплавки міді, цинку, нікелю та інших металів, а також під час коксування вугілля.

Самозаймання сполук сірки, що містяться в породах, що викидаються з вугільних шахт, супроводжується виділенням сірчистого ангідриду. Кількість SO_2 , який надходить у повітря, залежить від складу шахтних териконів. За даними Д. Н. Калужного зі співробітниками, концентрація SO_2 у напрямку поширення диму досягає 0,2–5,0 мг/м³ і викликає ушкодження рослин на території радіусом до 200–300 м від терикона. Найвища концентрація сірчистого ангідриду спостерігається на відстані до 300 м від териконів.

У великих містах і промислових районах Європи і Північної Америки середньорічна концентрація сірчистого ангідриду складає $0,8-4,0 \cdot 10^{-3}$ мг/м³. Установлено, що в більш північних районах навіть менш потужні джерела забруднення атмосфери, ніж металургійні заводи, створюють більш високу концентрацію двоокисів сірки й азоту в приземному шарі повітря. Це обумовлюється часто повторюваною високою хмарністю, що зменшує вертикальний обмін повітря.

Сірчистий ангідрид здатний вступати у взаємодію з крапельками водяної пари, що містяться в повітрі, або туману, дощу й утворювати сірчисту кислоту.

Розчинність сірчистого ангідриду у воді вивчали Тетрагліо і Манганеллі. За їхніми даними, швидкість розчинення SO₂ у воді залежить від концентрації цього ангідриду в атмосферному повітрі. Так, за вмісту SO₂ у повітрі 0,81 мг/м³ у розчині виявлялося його 4,53 мкг/мл, за 2,54 мг/м³ – 8,88 мкг/мл, за 5,54 мг/м³ – 12,83 мкг/мл і за 8,73 мг/м³ – 16,75 мкг/мл. Одночасно знижувалася кислотність розчину. Різке зниження кислотності обумовлене дисоціацією сірчистої кислоти, що утворюється, а також утворенням водневих (H⁺) і бісульфатних (SO₃²⁻) іонів. У розчині сульфідів виявлялося понад 98,5 % бісульфатних іонів і лише 1,5 % сполук сірчистої кислоти.

Сірчиста кислота є нестійкою сполукою і дисоціює з виділенням сірчистого ангідриду.

За наявності в атмосфері окислювачів (озону та ін.), а також вологи частина сірчистого ангідриду легко перетворюється в сірчаний ангідрид і різко підвищується їхня спільна фітотоксичність. За даними Е. Н. Болдирева, наприклад, співвідношення аерозолів сірчаної кислоти і сірчистого ангідриду за ясної погоди складало 3,2 %, а за мрячної – 15,7 %. Під час надходження в атмосферу двоокису сірки до неї домішується близько 2 % сірчаного ангідриду, але через якийсь час частка останнього підвищується до 16 %.

Сірчаний ангідрид має високу гігроскопічність і, з'єднуючись з водяною парою, утворює аерозоль сірчаної кислоти, що утримується в повітрі у вигляді туману. Сірчана кислота має сильні окисні властивості, активно приєднує воду. Наявність в атмосферному повітрі спільно сірчистого і сірчаного ангідридів обумовлює високу токсичність їх для рослин.

Сірководень (H₂S) надходить в атмосферу разом з іншими забруднювачами у відносно невеликій кількості порівняно із сірчистим ангідридом. Він постійно знаходиться у викидах коксохімічних підприємств, виділяється під час виготовлення штучного волокна, цукру, у кам'яновугільних

шахтах, на нафтових промислах, нафтопереробних заводах і ін. Сірководень має сильні відновні властивості і є токсичним для рослин.

Оксиди азоту та аміак викидають підприємства, які виробляють мінеральні добрива, азотисту кислоту і нітрати, анілінові барвники, нітросполуки, вискозний шовк, целулоїд, фотоплівку, а також вихлопні гази автотранспорту.

У суміші оксидів азоту (NO , NO_2 , N_2O_3 , N_2O_5), що викидаються у повітря у вигляді жовто-коричневого диму («лисий хвіст»), переважають NO_2 і N_2O_5 . Це обумовлено тим, що окис азоту (NO) не стійкий й окисляється киснем повітря до двоокису. Двоокис азоту, у свою чергу, може окислитися до азотного ангідриду в зазначеній вище послідовності.

Оксиди азоту (NO_2 , N_2O_3 , N_2O_5) легко розчиняються у воді, що міститься в повітрі, і утворюють аерозоль азотної (HNO_3) і малостійкої азотистої (HNO_2) кислот. Легкість взаємного переходу одного оксиду азоту в інший ускладнює роздільний облік вмісту кожного з них у повітрі, і тому звичайно виражають їхню сумарну концентрацію. Високий відсоток оксидів азоту в атмосфері створюється і у містах з інтенсивним рухом автотранспорту.

Аміак (NH_3) виділяється в атмосферу в невеликих кількостях при виробництві амонійних добрив, сечовини, азотної кислоти, на цукрових, шкіряних і інших підприємствах. У повітрі аміак реагує з вугільним ангідридом, утворюючи $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$, або з водою, перетворюючись у NH_4OH . За наявності в повітрі більш реакційноздатних аніонів аміак вступає з ними у взаємодію і перетворюється в амонійні солі (сульфати, фториди та ін.). Вони носяться в повітрі у вигляді дрібних кристалів і повільно осідають.

Аміак має відновні властивості зі слабо вираженою токсичністю.

Фтористі сполуки є одними з найбільш шкідливих для рослин. Фтор легко вступає в реакцію майже з усіма елементами. Тому у вільну атмосферу він надходить не елементарному стані, а в сполуці з іншими речовинами у стані газу або пилоподібних часток (HF , NH_4F , H_2SiF_6 , NaF і ін.). Джерелами забруднення повітря фтористими речовинами є алюмінієві і кріолітові заводи, підприємства, що виробляють фосфати і фосфорні добрива, емалеві і керамічні вироби тощо. Деяка кількість фтористих сполук виділяється з топок під час спалювання вугілля і з флюсів, що застосовуються у виплавці чавуну. Газоподібні і розчинені у воді сполуки фтору проникають у рослину через листки і корені.

Деякі види рослин здатні накопичувати високі дози фтору і за систематичного потрапляння в організм тварин викликати захворювання флюорозом. Фтористі сполуки є високотоксичними для рослин. Не рідкі випадки

повної загибелі листя дерев поблизу заводів емальованого посуду, які викидають в атмосферу фтористий водень і чотирифтористий кремній. Згубна дія фтору на рослини підсилюється за високої вологості повітря та опадів.

Сполуки хлору є високореакційними окислювачами. У вільному стані в природі і викидах підприємств хлор майже не зустрічається. Забруднення атмосферного повітря хлористими сполуками походить від титаномагнієвих заводів, хімічних підприємств, що виробляють інсектициди, гербіциди, соляну кислоту, органічні барвники, цемент, суперфосфат, оцтову кислоту, гідролізний спирт, хлорне вапно, соду, при гальванопластиці й ін. Численні джерела викидів сполук хлору обумовлюють наявність останніх в атмосферному повітрі більшості сучасних міст. Концентрація хлору в містах США в середньому складає $2,6-9,5 \cdot 10^{-8}$ % (Катц). Хлористий водень і інші його сполуки необхідні рослинам в обмеженій кількості. У випадку проникнення в організм у високих дозах хлор викликає глибокі структурні і функціональні порушення, що нерідко призводять до загибелі рослин.

Оксид вуглецю виділяється усюди при неповному згорянні речовин, що містять вуглець (кам'яне вугілля, нафтопродукти, природний газ). Наприклад, вміст CO складає в доменному газі до 30 %, у вихлопних газах автотранспорту – від 1 до 13,7 % (у середньому 6,3 %), у газах, що викидаються вагранкою, від 13 до 15% і т. д. Окис вуглецю є відновником. Він негативно впливає на рослини за порівняно високої концентрації понад 1 %.

8.1.3. Класифікація підприємств за ступенем впливу на докілля

Промислові підприємства впливають на навколишнє середовище, викликаючи забруднення повітря, збільшення вмісту пилу, підвищуючи рівень шуму. Усе це призводить до пригнічення життєдіяльності живих організмів, зокрема, рослин (рис. 60). За ступенем впливу на навколишнє середовище всі промислові підприємства, згідно із санітарними нормами, прийнято класифікувати на п'ять класів шкідливості. Залежно від виробленого впливу найнебезпечнішими є підприємства I класу, найменш – V класу. Для підприємств кожного класу передбачаються санітарно-захисні зони, у яких не дозволяється будувати житло, улаштовувати зони відпочинку, використовувати територію для ведення сільського господарства. Максимальний розмір санітарно-захисної зони (не менше 1 000 м) повинен виділятися для підприємств I класу шкідливості (рис. 61).

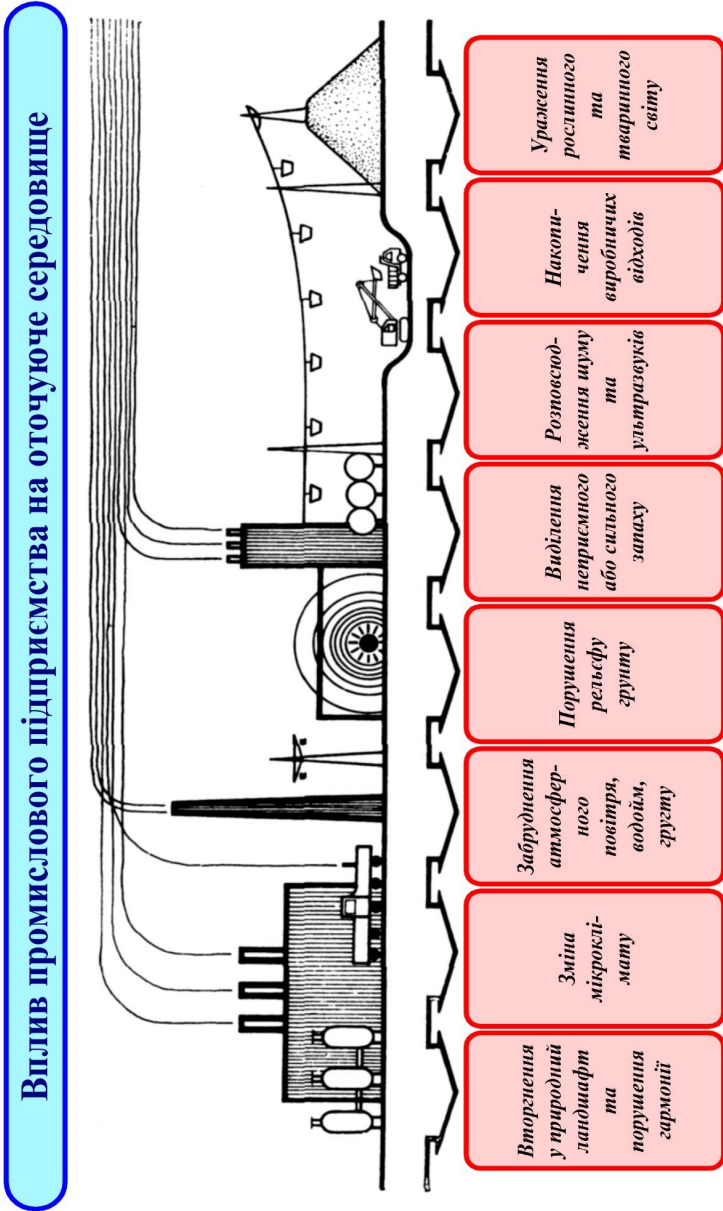


Рис. 60 – Вплив промислових підприємств на довкілля

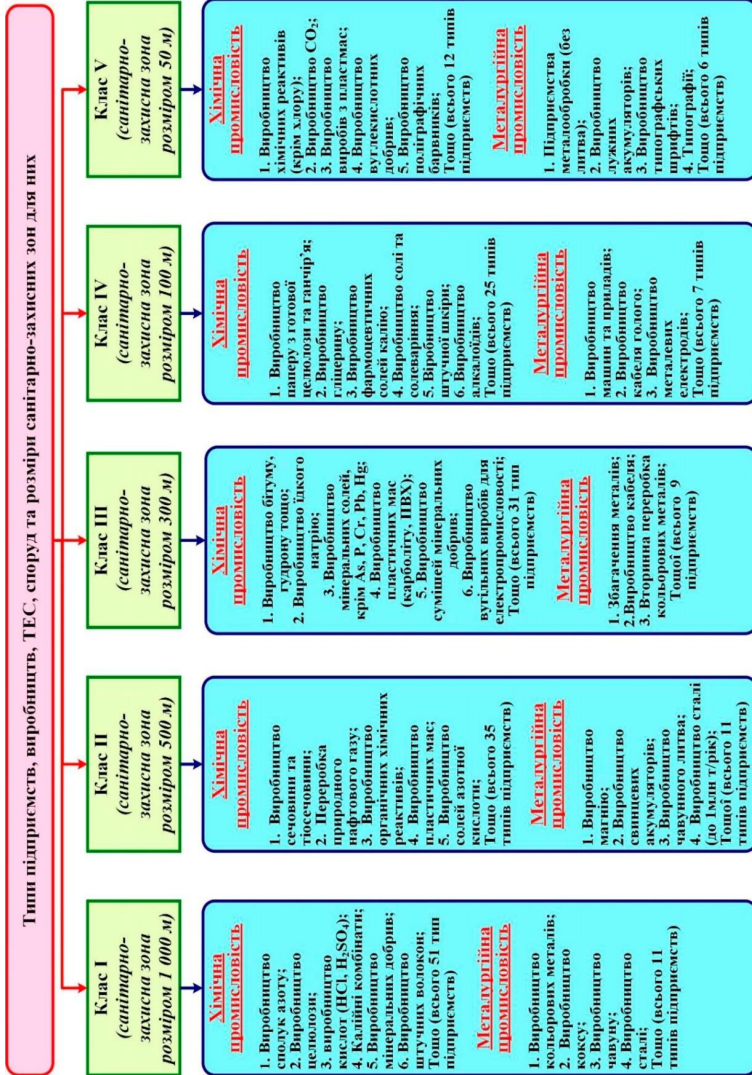


Рис. 61 – Класифікація промислових підприємств за їхнім впливом на довкілля

Для ефективного функціонування санітарно-захисних зон вони повинні бути озеленені таким чином, щоб максимально перешкоджати проникненню в житлову або господарську зону шуму й забруднювачів. Разом з тим, ряд типів підприємств (електронної, приладобудівної, медичної й деяких інших галузей промисловості) висуває підвищені вимоги до чистоти навколишнього середовища. У цих випадках санітарно-захисні зони виконують практично протилежну функцію, не допускаючи проникнення забруднювачів будь-якого характеру на територію промислової зони.

8.2. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ РЕАКЦІЇ РОСЛИН НА ЗАБРУДНЕННЯ ПОВІТРЯ

Промислові та транспортні відходи, які надходять у ґрунт та атмосферу, проникають у рослини і викликають порушення фізіолого-біохімічних процесів, що, у кінцевому рахунку, виявляється в зниженні приросту, утраті декоративності і зниженні репродуктивної функції.

Одним із забруднювачів, який часто зустрічаються у викидах промислових підприємств, є сірчистий газ SO_2 . За даними багатьох дослідників (Ількун, 1978, Ніколаєвський, Коцюбинська та ін.), механізм токсичної дії SO_2 полягає в порушенні діяльності багатьох ферментів внаслідок підкислення цитоплазми, зміни іонного балансу, нагромадження баластових токсичних речовин, у руйнуванні фотосинтетичних структур, появі автокаталітичних ланцюгових реакцій вільнорадикального і фотодинамічного окислювання.

Фотосинтетичний апарат рослин виявляє високу чутливість до SO_2 , що може порушувати світлову і темнову стадії фотосинтезу, впливаючи на стан хлорофілу, активність ферментів, електротранспортний ланцюг або ламелярну структуру гранів. Чистий фотосинтез і потенційна фотосинтетична активність у ушкодженого сірчистим газом листя знижується. На думку японських дослідників, SO_2 інактивує первинний донор електронів або сам реакційний центр ланцюга переносу електронів. Сірчистий газ порушує протонний градієнт, з яким пов'язане утворення АТФ, пригнічує транспорт електронів. Сульфат і сульфат належать до роз'єднувачів електронного транспорту. Під впливом SO_2 зареєстроване значне зменшення активності рибулозобісфосфаткарбоксилази, хлорофілази, інтенсивності фотосинтезу і вмісту хлорофілу.

Однією з перших ознак клітинних ушкоджень SO_2 є розбухання і деформація тилакоїдів хлоропластів, тоді як комплекс Гольджі, ендоплазматичний ретикулум і мітохондрії залишаються інтактними. Наявність ультраструктурних порушень хлоропластів під впливом сірчистого газу відзначалася у рослин навіть за відсутності листя. Фінські дослідники в зоні забруднення повітря SO_2 виявили у рослин порушення структури поверхні клітин і зміни кутикулярних восків. Характерно, що ушкодження оболонки хлоропластів служать першим симптомом дії поллютанту на ультраструктурному рівні. Зареєстровано набрякання тилакоїдів і грануляцію стромы. Мітохондрії ушкоджуються на більш пізніх стадіях реакції на забруднення. Серед початкових змін цитоплазми слід зазначити збільшення елементів ендоплазматичного ретикулума, вакуолізацію, появу гранул і ліпідних крапель, зниження кількості полісом.

Малі дози сірчистого газу можуть стимулювати дихальний газообмін. Повне і необоротне пригнічення дихання настає за впливу 15–20 ppm SO_2 . Збільшення і зменшення інтенсивності дихання є наслідком порушення активності ряду окисних ферментів, розбалансування в кількості проміжних продуктів, що накопичуються, пентозфосфатного, гліколітичного шляхів окислювання або в крайньому випадку вичерпання дихального субстрату.

Сірчистий газ порушує обмін амінокислот та їхніх продуктів, співвідношення SS- і SH-груп, індукує глибокі порушення водного режиму клітин, збільшує кількість ефірів жирних кислот, зменшує вміст органічних кислот і біологічно активних ростових речовин, порушує катіонно-аніонний баланс і буферну ємність цитоплазми. Ступінь ушкодження листя та інших органів рослин кислими газами визначається співвідношенням швидкості надходження токсикантів у внутрішні тканини і повноти їхньої нейтралізації, метаболізації без порушення структури клітинних систем.

Вивчення спільного впливу SO_2 , NO_2 і O_3 у різних сполученнях на газообмін вуглекислого газу і води лісової рослинності показало, що фумігація одним сірчистим газом знижувала транспірацію і фотосинтез у *Allium ursinum*. Комбінація SO_2+NO_2 не змінила досліджуваних параметрів у цієї рослини і *Melica uniflora*, але призвела до їх зниження у *Oxalis acetosella* і *Viola reichenbachiana*. Обробка $\text{SO}_2+\text{NO}_2+\text{O}_3$ знижувала газообмін у всіх досліджених видів. Варіабельність реакцій була вище за низьких величин ФАР.

Забруднення навколишнього середовища фторидами викликає значне зниження вмісту пігментів у листі та пригнічення фотосинтезу, порушення активності окисних ферментів, водного режиму, зрушення рН та окислювально-відновного потенціалу. Підвищення концентрації фтористого водню

в атмосфері поблизу хімічного комбінату призводить до збільшення частоти хромосомних аберацій, розриву хромосом, посиленню мутаційного процесу у злакових сільськогосподарських культур.

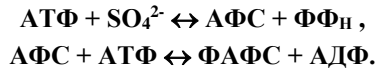
Е. А. Ванштейн і С. В. Солдатенков показали, що фториди, при їхній інфільтрації з водних розчинів у зрізаних листах квасолі гальмують гліколіз шляхом інактивування енораз, підсилюючи пентозфосфатний шлях окислювання цукрів. Луштинець із співавторами, навпаки, виявив під впливом фториду активацію гліколізу і гальмування пересування глюкози у листі пшениці. Цими ж авторами встановлено, що під впливом фторидів відбувається посилення пентозфосфатного шляху окислення цукрів у рослин, вирощених у розчині гіберелової кислоти. Під впливом фтору у проростках пшениці на 29,2 % знижується інтенсивність видимого фотосинтезу, у ячменя – на 24,4 %, у кукурудзи – 35,5 %. Зниження фотосинтезу спостерігається і за впливу азотистих сполук.

Забруднення навколишнього середовища значною мірою впливає на білковий обмін рослин. Залежно від діючих речовин можуть відбуватися різні порушення синтезу амінокислот і білків, посилення процесів їхнього розпаду. Ці порушення призводять до порушень діяльності численних ферментних систем, що веде до змін багатьох метаболічних процесів у рослинах. Причому, саме ферментні системи є найбільш лабільними і у більшому ступені підпадають під дію забруднення, тоді як запасні і структурні білки більш стабільні.

Велике значення в білковому обміні відіграють сполуки сірки. Сірка як незамінний елемент знаходиться в рослинах в органічній і неорганічній формах. Порівняно з іншими органами рослини, найбільш багате сіркою листя. Вміст органічно зв'язаної сірки коливається від 0,06 % у хвої до 0,7 % у листі деяких капустяних. Нейтральна у органічних сполуках сірка входить до складу сульфгідрильних, дисульфідних та сульфогруп або гетероциклічних ядер. SH-форма сірки має велике значення в процесах синтезу незамінних амінокислот цистеїну та метіоніну. Активність багатьох ферментів також залежить від присутності високоактивної SH-групи, як, наприклад, кофермент-А.

Разом з тим, двоокис сірки є сильнодіючою асиміляційною отрутою. Рушійною силою поглинання SO_2 рослинами є дифузія молекул SO_2 , головним чином через продиhi. Швидкість поглинання SO_2 являє собою функцію градієнта концентрації з поверхні усередину листа та опору до потоку SO_2 (аеродинамічного, кутикулярного, продиhового та мезофітного). Основним кінцевим продуктом розчинення SO_2 є сульфат.

Відомі два метаболічні шляхи внутрішньоклітинного сульфату, які залежать від того, окислиться сульфат, що надійшов, чи ні. Сутність першого шляху полягає в окислюванні SO_3^{2-} до SO_4^{2-} , що здійснюється в хлоропластах і в мітохондріях. Вважається, що перетворення $\text{SO}_3^{2-} \leftrightarrow \text{SO}_4^{2-}$ у хлоропластах відбувається у ланцюзі транспорту електронів і супроводжується відновленням НАДФ⁺. Сульфат, що окислився, вступає в нормальний метаболізм сірки, відновлюючи до S^{2-} у фотосинтетичній системі хлоропластів, що вимагає 180 ккал/моль. Процесові асиміляції сульфату передують його активація за допомогою фосфорилування АТФ. Цю реакцію можна вважати своєрідними «воротами», через які відносно інертний оксид сірки вступає у метаболічний цикл. Процес активації сульфату в більшості організмів відбувається в дві стадії:



Реакція утворення попередника «активного сульфату» – аденозин-5'-фосфосульфату (АФС) – каталізується ферментом трансферазного циклу АТФ – сульфурілазою, а реакція утворення «активного сульфату» – 3'-фосфоаденозин-5'-фосфосульфата (ФАФС) – фосфокіназного типу АФС-кіназою. У ряді робіт постулюється існування другого метаболічного шляху відновлення S^{4+} до S^{2-} , минаючи стадію окислення. У цьому випадку сульфат зв'язується з низькомолекулярним білком – переносником HS-Car-SH. Реакція каталізується сульфотрансферазою. Утворення SH-груп у молекулі переносника відбувається в процесі транспорту електронів: швидкість фототранспорту визначає швидкість включення сірки в утримуючу сірку сполуку. Стадією, яка лімітує швидкість відновлення сульфатів, є синтез АФС, тоді як відновлення сульфатів лімітується тільки кількістю SH-груп.

Підвищення вмісту сірки в середовищі і тканинах до певного рівня стимулює реакції фосфорилування і відновлення сульфату, збільшує швидкість включення утримуючих сірку амінокислот у білки, вміст білків, збагачених метіоніном, і ферментів, каталізуючих побічні реакції в метаболізмі сірки. У цей період максимально мобілізуються потенційні можливості клітини до балансування всієї сукупності відповідних реакцій на надлишок сульфату, що виражається в посиленні окисної деградації S-амінокислот, регуляції їхнього синтезу за типом зворотних зв'язків. За подальшого збільшення вмісту сірки можливості регуляції біосинтетичних реакцій та детоксикації

метаболітів, що накопичуються в клітинах, сульфоксидів різко обмежуються, що веде до необоротного розладу метаболізму сірки і сполучених з ним інших метаболічних циклів.

Характер впливу SO₂ на білки досить різноманітний: полютант може забруднювати реакційноздатні сульфідрильні групи ферментів; розщеплювати дисульфідні зв'язки, впливаючи на четвертинну структуру молекул; конкурувати з субстратом за активний центр ферменту; знімати алостеричну регуляцію; сприяти появі нових ізоформ; утворювати комплекс із ізоферментом або субстратом, що веде до змін ферментативної активності; змінювати активність ферментів, порушуючи активність комплексних систем.

Фтор є токсичним елементом для рослин. Токсичність фтору може бути викликана порушенням у біосинтезі білка. Проведені дослідження показали пригнічення фтористим натрієм початкового зв'язування аміноацил-т-РНК із рибосомами. Виявлено, що пригнічення включення валіну в білок із препаратів рибосом, попередньо оброблених фтористим натрієм, відбувається швидше, ніж препаратів нормальних рибосом. Це довело, що фтор перш за все пригнічує ініціацію, а не ріст поліпептидного ланцюга. Подальші експерименти показали, що фтористий натрій порушує неферментативне зв'язування ¹⁴C-фенілаланіл-т-РНК із комплексом полі-I і рибосомами. Ферментативне зв'язування т-РНК із цим комплексом залежить від гуанінтрифосфornoї кислоти і також придушується фтористим натрієм.

Азот входить до складу амінокислот і, відповідно, білків. Тому дія забруднення навколишнього середовища азотистими сполуками носить двоякий характер. До певних концентрацій синтез амінокислот і білка цими сполуками може стимулюватися, тоді як їхні високі концентрації є токсичними і придушують синтетичні процеси. Так, показано, що підвищені концентрації аміаку в газових сумішах у стійких видів приводять до значного підвищення вмісту вільних амінокислот. У чутливих видів цей показник або збільшується незначно, або знижується. Очевидно, така реакція рослин є одним з механізмів детоксикації аміаку. Аналіз сигналу білкових плям у гелі за допомогою комп'ютерного аналізатора зображень показав, що у рослин *Rhododendron mucronatum*, фумігованих 4·10⁻⁶ NO₂ протягом 8 годин, з 1 200 білкових плям 2 плями з pI 5,6 і молекулярною масою 25–26 кД збільшують інтенсивність у 5 разів у відповідь на фумігацію. У них виявлені 22 амінокислотних залишки, чергування яких на 57–68 % гомологічне N-термінальним послідовностям герміноподібних білків Таля білої гірчиці та ауксинзв'язуючих білків персика.

Таким чином, забруднення повітря негативно відбивається практично на усіх фізіолого-біохімічних процесах рослинних організмів. Разом з тим, стійкі види характеризуються більш стабільним їхнім протіканням та підвищеною адаптивною здатністю.

У рослин фізіолого-біохімічні порушення залежно від концентрацій, хімічної природи та терміру дії забруднювачів можуть бути менш або більш глибокими. У зв'язку з цим виділяють *невидимі, хронічні* та *видимі* або *гострі* пошкодження (рис. 62). Невидимі пошкодження викликаються нетривалою дією низьких концентрацій токсикантів і за умови усунення дії забруднювачів рослини повністю відновляють свій фізіолого-біохімічний стан. Хронічні пошкодження виявляються на фізіолого-біохімічному рівні за тривалої дії низьких концентрацій токсикантів. Ці пошкодження необоротні, а за умови накопичення критичного вмісту забруднювачів вони переходять у видимі. Деякі автори виділяють гострі пошкодження як результат короткотермівової дії дуже високих концентрації забруднюючих речовин (залпові або аварійні викиди).

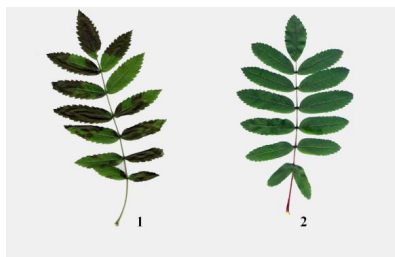


Рис. 62 – Видимі пошкодження
горобини звичайної
(1 – пошкоджений листок,
2 – контрольний листок)

В арсеналі захисних засобів, що забезпечують стійкість рослин, відсутні спеціалізовані адаптації, які забезпечують їхній успішний ріст за цих умов. Рослини, виявляючись у різко зміненому людиною середовищі росту і не маючи спеціальних захисних пристосувань до руйнівних факторів цього середовища, неминуче встають на преадаптивний шлях забезпечення стійкості і більш-менш успішного росту. Преадаптаційна концепція стійкості рослин до антропогенних факторів заснована на фактах здатності окремих структур рослинного організму виконувати нові захисні функції без збитку для первісної функції (Кулагін).

Преадаптація – адаптивна ознака або ознаки, що має структурно-функціональну основу і забезпечує стійкість до впливу окремого екстремального фактора (наприклад, епідерміс і кутикула листка, що перешкоджає перегріву і підвищеному газообміну і транспірації), яка у той же час може виконувати захисну функцію при дії техногенного фактора (висока концентрація

газоподібних забруднювачів). Особливо слід зазначити, що після припинення дії техногенного фактора цей структурно-функціональний комплекс первісну функцію виконує повною мірою.

Як преадаптація може розглядатися опадання листя у дерев і чагарників, яке сформувалося як пристосування до періодичності кліматичних змін протягом року. У той же час листопадні види характеризуються високою стійкістю до SO₂, тому що щорічна зміна листя не приводить до летального ефекту в результаті нагромадження в клітках мезофілу сульфідів і сульфатів. Хвойні види рослин за цих умов ушкоджуються в більшому ступені і швидко гинуть.

Ксероморфність і сукулентність із усім комплексом морфо-фізіологічних пристосувань з ефективного споживання й ощадливої витрати води має преадаптаційне значення в забезпеченні стійкості до атмосферних забруднювачів. Захисні покриви, щільне залягання тканин, знижена інтенсивність газообміну і водообміну забезпечують високу газостійкість товстолистих (*Grassulaceae*) і кактусових (*Cactaceae*), трав'янистих і деревних рослин аридних зон.

Про значну роль преадаптації свідчить судження Е. Майра про те, що організм преадаптований, якщо пристосований до переходу в новий біотоп. Особливо слід зазначити, що преадаптація ні в якому разі не може бути задалегідь створеним пристосуванням.

Слід зазначити, що природні і техногенні екологічні фактори недоцільно протиставляти один одному. Рослини реагують на різні впливи змінами в темпах росту, нагромадження біомаси, тривалості життя, особливостями розмноження, щільністю популяцій. Зіставлення дії різних факторів на рослинний організм показує, наприклад, що за нестачі азоту як елемента живлення, як і в умовах забруднення атмосфери викидами промислових підприємств, що містять SO₂ і важкі метали, у рослин спостерігається подібний ефект – хлороз листя. Подібні факти дають підставу говорити про екологічну еквівалентність дії природних і техногенних факторів. Головним у розумінні екологічної еквівалентності дії різних факторів зовнішнього середовища є подібний кінцевий результат – підсумковий стан рослинного організму. Однак при цьому не враховуються фізіологічні механізми, що забезпечують стійкість рослин і характеризують особливості ушкоджень і змін у структурно-функціональній організації рослини.

8.3. ДЖЕРЕЛА ТА ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАБРУДНЕННЯ ҐРУНТУ

Характерною властивістю ґрунту є його родючість, здатність забезпечувати водою та елементами мінерального живлення. Природна родючість ґрунтів залежить від багатьох факторів, клімату, повітря, води, мікроорганізмів, рельєфу місцевості.

Джерелами надходження забруднювачів у ґрунт є підприємства металургійної, хімічної, машинобудівної промисловості, автотранспорт, сільське господарство. Так, металургійні підприємства викидають в повітря велику кількість оксидів металів (оксиди заліза, марганцю, міді, цинку, свинцю та ін.). Для підприємств хімічної промисловості характерні викиди твердих часток у вигляді солей (хлорид амонію, солі фтору та ін.). Частина з них утворюється безпосередньо у технологічних процесах, а частина – під час взаємодії газоподібних викидів у атмосфері. У сільськогосподарському виробництві забруднення ґрунту створюється через необґрунтоване застосування та недбале зберігання хімічних добрив, гербіцидів, інсектицидів, фунгіцидів та інших отруйних речовин. Наприклад, вивчення в умовах Донбасу вмісту Fe, Cu, Mn, Zn за генетичними горизонтами показало, що підвищена їхня кількість спостерігається в гумусовому горизонті. Вміст валових і рухомих форм униз за профілями помітно зменшується. Спостереження показують, що міграції важких металів у ґрунті сприяє також забруднення ґрунтів кислими і лужними газами промислових викидів. Так, підкислення ґрунту сполуками сірки, хлору сприяють зниженню рН ґрунтової витяжки і збільшенню рухомості та доступності для рослин іонів важких металів, зокрема, кадмію, свинцю, хрому. Специфічною особливістю забруднення ґрунтів важкими металами є дуже низька швидкість самоочищення ґрунту.

Кислі гази та токсичний пил акумулюються ґрунтом, взаємодіють з гумусом, сприяють його мінералізації, зниженню родючості, порушенню біологічної і біохімічної структури ґрунту. За умов забруднення відбувається зміна фізичних і хімічних властивостей ґрунту. Кінцевим результатом цих процесів є виникнення ерозії ґрунту, загибель природної рослинності, які у підсумку призводять до утворення так званої «індустріальної пустелі», безперспективної для відновлення фітоценозів, з різко погіршеним фітоткліматом. За цих умов природна рослинність у фітоценозах замінюється рудеральною.

Вивчення впливу забруднення середовища важкими металами на розвиток рослин багатьма дослідниками дозволило встановити неоднозначну

реакцію рослин різних видів на надлишковий вміст важких металів. Так, врожай пшениці, бавовнику, картоплі і буряка на забрудненому ґрунті знизився, а біомаса люцерни збільшилася. Важкі метали викликають руйнування пігментного комплексу, значне зниження кількості води в листі. Ванадій у хвойних і листяних порід викликає окисне руйнування клітинних мембран, збільшення нагромадження шкідливих газів, утрату води, зміни вмісту пігментів пригнічення фотосинтезу, що веде до посилення утворення некрозів і зниження стійкості рослин.

Токсичність важких металів (міді, свинцю, ртуті) для вівса залежить від їхньої концентрації, накопичення в різних компартментах клітин і органах рослин. Метали, незалежно від дози, сприяли індукції пероксидази, причому в коренях активність ферменту зростала в середньому в 1,5–2,5 рази; у листках помірні дози міді пригнічували, а високі дози свинцю підсилювали активність пероксидази. Свинець викликав зменшення сирої та сухої біомаси органів цілої рослини. Концентрація свинцю в коренях більше, ніж його вміст у наземних органах. За надлишку свинцю в середовищі корені накопичували понад 99 % свинцю, охороняючи наземну частину від його дії.

Встановлено, що мідь і цинк у більшому ступені, ніж барій, знижують фотосинтетичну і дихальну функцію рослин.

Проведені дослідження з вивчення стійкості деревних рослин до дії ртуті показали, що ця стійкість визначається не величиною нагромадження елемента, а характером метаболічних процесів, що дає підставу констатувати можливість використання інтенсивності окислювання ліпідів як показник стійкості рослин.

Дослідниками вивчався не тільки вплив деяких важких металів (стронцій, кобальт, хром) на розвиток рослин, але і нагромадження цих елементів в органах рослин, вирощених на середовищах з різними концентраціями солей цих металів. Було встановлено, що збільшення концентрації важких металів у середовищі призводить до збільшення їхнього вмісту в тканинах рослин. Ця залежність носить нелінійний характер: за високих концентрацій металів їхнє нагромадження підсилюється, причому хром переважно накопичується в коренях, а стронцій – у наземній частині.

У детоксикації іонів важких металів, які надходять у рослинний організм, важливу роль відіграють білкові сполуки. Аналіз отриманих даних показує, що в надземних частинах рослин під впливом токсичних концентрацій шестивалентного хрому може спостерігатися як збільшення загального білка, так і його зменшення. У коренях же вміст білка зростає у всіх досліджуваних рослин, а це – місце основної локалізації металу. Збільшення

сумарного білка в умовах інтоксикації шестивалентного хрому носить захисний характер.

Отже, підвищений вміст у ґрунті важких металів на ділянках, що знаходяться в зоні дії промислових викидів в атмосферу, служить причиною їхнього нагромадження в підвищених концентраціях у тканинах різних органів рослини, і у відповідь на це в організмі рослини відбуваються різні фізіологічні перетворення, що іноді носять і захисний характер.

Суттєву частку забруднення ґрунту на промислових підприємствах хімічних галузей мають сполуки сірки, хлору та фтору. Дія цих сполук, крім фтору, практично ідентична впливу засолення ґрунту відповідними аніонами. Так, сірка являє собою необхідний елемент живлення рослин. Вона входить до складу багатьох біологічно активних сполук: метіоніну, цистеїну, глутаміону, коензиму А, тіаміну й ін. Рослина поглинає сірку у вигляді сульфату – коренями, у вигляді двоокису сірки – листям. Накопичується в рослині сірка у вигляді сульфату, тому що він через більшу рухливість у рослині більш ефективний як поживна речовина, ніж двоокис сірки. Нагромадження сульфатів можна розглядати як захисну реакцію, що дозволяє рослині за несприятливих умов середовища підтримувати концентрацію проміжних окислених сполук сірки, які гальмують процеси клітинного ділення. Дослідним шляхом було встановлено, що у рослин в умовах сульфатного засолення середовища різко підвищується окислення SH-амінокислот до неорганічного сульфату. Стійкість рослин до ряду несприятливих факторів зовнішнього середовища, у тому числі і до сполук сірки, тісно пов'язана з процесами клітинного метаболізму сірки і, насамперед, з відновлювальною асиміляцією сульфату, що закінчується утворенням двох протеїногенних амінокислот: метіоніну і цистеїну. За надлишку в середовищі сульфату в рослинній клітині збільшується концентрація багатьох низькомолекулярних S-сполук, у тому числі амінокислот. Серед різних побічних продуктів метаболізму сірки деякі можуть виявитися токсичними для рослин – сульфоксиди. За цих умов активація окисної деградації, що закінчується новоутворенням сульфату, – головний шлях для контролю над внутрішньоклітинними концентраціями S-метаболітів і для детоксикації деяких сполук. Вміст органічних сполук сірки в листі різних рослин – досить постійна величина. Сухий залишок голок хвойних рослин містить звичайно близько 0,1 % сірки, широколистяних рослин – 0,15–0,3 %. За відносно постійного вмісту органічної сірки кількість сульфатів у листах різних рослин може варіювати в широких межах. Деревні рослини виявляють виборчу здатність до акумулювання сірчистих сполук. У перерахунку на

SO₂ найбільш високою здатністю до акумулювання, (до 33 г/кг абсолютно сухої речовини) характеризуються тамариск гіллястий, тополя канадська, ясен зелений, тополя Болле, липа дрібнолиста, біла акація, дуб звичайний. Найбільш низька здатність (близько 4 г/кг) характерна для листя в'яза пір'ясто-гіллястого, черемшини пізньої, шовковиці білої, клена сріблястого. За умов задимлення сірчистими сполуками в рослин, що виростають на ґрунтах, удобрених сульфатами, може створюватися надлишок останніх, який гальмує ріст рослин та збільшує можливість їхнього пошкодження.

Відповідно до сучасних уявлень, фтор, присутній у формі фторидів, на противагу сірці і хлорові, не є необхідним для розвитку рослин елементом. Однак, як виявлено під час роботи з культурами на гідропоніці, фториди можуть викликати стимулюючий ефект. Як і у випадку двох інших, фториди можуть поглинатися з ґрунту і повітря, причому найвищий вміст їх відзначений у листі. Природний вміст фторидів у рослинах, які ростуть у вільних від промисловості районах, невеликий і складає звичайно менше 20 ppm сухої речовини. Виключення складають деякі види чаю (*Theaceae*), у яких вміст фторидів коливається в межах від 57 до 355 ppm сухої речовини, причому старе листя містить найбільшу кількість. Кількість фторидів у рослинах камелії, удобреної суперфосфатом, коливається від 12,1 до 1 370 ppm сухої речовини. За винятком таких «рослин-нагромаджувачів», вміст фторидів у ґрунті мало або зовсім не відбивається на нагромадженні фторидів у рослинах. Після поглинання фторидів з живильного середовища вміст його завжди вище у коренях, ніж у надземних частинах рослин. Ці взаємозв'язки носять зворотний характер після перебування рослин в атмосфері, яка містить HF.

У деяких рослин, таких як *Dichapetalum* spp. у Південній Африці і *Acacia georginae* Gidyea. в Австралії (Peters, Schorthouse; Peters et al.), відбувається утворення фтороцтової кислоти (FCN₂COOH), що може призводити до загибелі пасовищних тварин. Відносно неотруйна фтороцтова кислота під дією ферментів організму тварини перетворюється у фторцитрат, який пригнічує реакції окислення лимонної кислоти в циклі Кребса.

Оскільки фториди не беруть участь в обміні речовин більшості рослин, то не відбувається і їхньої детоксикації в рослинній клітині. Показано, що фториди завжди присутні у іонній формі. Іншою причиною великої токсичності фторидів може бути велике їхнє нагромадження в хлоропластах. Підвищення токсичності фторидів залежить від вторинної транслокації в межах листка.

Небезпека для рослинності майже винятково пов'язана з прямим впливом газоподібних сполук фтору на надземні частини рослин. Непрямі ефекти,

викликані нагромадженням фторидів у ґрунтах, відзначені лише поблизу потужних джерел викиду. Тільки невелика частина фторидів ґрунту доступна для рослин. Цим пояснюються і низькі природні концентрації фторидів у рослинах, хоча їхній вміст у земній корі складає 0,07 %, тобто фтор так само розповсюджений, як фосфор і сірка. Подібно до цинку та свинцю, великі кількості фторидів у ґрунтах можуть чинити довгострокові впливи на рослини, що перевершують ушкодження від атмосферного фториду. За допомогою лізиметрії показано, що фториди, на противагу сірці та особливо хлоридам, досить слабо вимиваються з ґрунтів.

Іншою відмінністю в наслідках дії фторидів від дії сірки і хлоридів є нагромадження фторидів у кормових рослинах, що може викликати захворювання тварин, яке супроводжується утрудненням жування, відсутністю апетиту, кульгавістю, втратою ваги, зниженням плідності.

Подібно сірці і фторидам, хлор у формі хлоридів може поглинатися коренями і листям рослин. За загальними висновками дослідників, поглинання хлоридів прямо пропорційне їхньому вмістові в живильному субстраті. Краще поглинання іонів хлору порівняно з іншими аніонами може бути пояснене розташуванням Cl^- у ліотропному рядові після NO_3^- і перед SO_4^{2-} і PO_4^{3-} . Іони хлору з їхнім малим об'ємом і великою швидкістю поглинання пригнічують поглинання інших аніонів. У сполученні з іонами хлору катіони поглинаються краще, ніж, наприклад, будучи зв'язаними з іонами сульфату. Взаємовідносини між неорганічними катіонами та аніонами в рослині сильно зрушуються у бік останніх під впливом хлоридів.

Концентрація хлоридів у рослинах визначається насамперед надходженням іонів хлору. У середньому присутність хлоридів забезпечує близько 20 % загального осмотичного тиску в культурних, бур'янистих та інших рослин за природних варіацій від 0,5 до 60 % залежно від місць помешкання. У галофітів ця величина за середнього вмісту хлоридів складає 65 %, а в екстремальних випадках досягає 95 %.

Фізіологічна роль хлоридів в організмі пов'язана з участю у різноманітних реакціях обміну речовин. Гідрофільні іони хлору, на відміну від іонів сульфату, стимулюють усмоктувальну здатність колоїдної протоплазми; цим обумовлюється підвищення стійкості до вілту, що викликається хлоридами. Збільшення врожаю хлорофілоносних рослин може відбуватися за рахунок заміщення нітратних іонів хлорид-іонами в хімічних реакціях, які відбуваються в колоїдному середовищі.

Крім впливу на стан протоплазми, іони хлору впливають на активність ферментів. Показано, наприклад, зниження активності гідролаз у рослин, які

одержували різні хлоридвмісні добрива. Таке зниження активності ферментів у сполученні із сильною гідратацією іонів хлору може призвести до порушення вуглеводного балансу і синтезу білків, що несприятливо позначається на врожаї і якості рослин. Великий надлишок хлоридів може викликати руйнування хлорофілу шляхом фотоокислення та появу некрозів. Не настільки значний надлишок хлоридів супроводжується зменшенням кількості хлорофілу, що виражається в появі хлорозу. Надлишок хлоридів також може безпосередньо гальмувати фотосинтез. Разом з тим, дані про стимулюючі ефекти не дозволяють стверджувати наявність функціонального зв'язку між вмістом хлоридів і фотосинтезом. В експериментах Арнона показана активація хлоридами транспорту електронів між цитохромами під час фотофосфорилування.

Як відомо, хлориди прискорюють ріст різних рослин, особливо сімейства *Chenopodiaceae*. Цей, так само як і інші ефекти хлоридів, є, однак, зовсім неспецифічними. Результати деяких досліджень дозволяють вважати хлориди живильними речовинами рослин відповідно до визначення, запропонованого Кіком. Потреби в хлоридах, незважаючи на їхню участь у різноманітних важливих реакціях обміну речовин, знаходяться в межах потреб у мікроелементах і цілком задовольняються за рахунок природного вмісту хлоридів у повітрі та опадах. Випадків дефіциту хлоридів, на відміну від дефіциту сірки, ніколи не відзначали. Практичне значення має тільки надлишок хлоридів, що виражається у вже згаданій появі хлорозу, некрозів і пригніченні росту, а також у сукулентності і ксероморфізмі. У цьому випадку, мабуть, не має значення, чи надходять хлориди як живильний субстрат через корені або ж з повітря через листя.

У ґрунті хлориди знаходяться майже винятково в розчиненому стані, і тому легко вимиваються. Лізіметричні дослідження показали сталість вмісту хлоридів у ґрунтах Європи. Надходження і потреба в хлоридах збалансовані завдяки поглинанню їх рослинами з ґрунту та повітря, а також у зв'язку з процесами вимивання і заміни під час внесення добрив та випадання опадів. Непряме ушкодження рослин через ґрунт під час нагромадження хлору із забрудненого повітря малоімовірно. Зміни структури ґрунту та зсув рН, наприклад, за утворення легкорозчинних сполук кальцію можуть, імовірно, відбуватися тільки поблизу потужних джерел викиду.

8.4. МЕТОДИ ПІДВИЩЕННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО ЗАБРУДНЕННЯ ДОВКІЛЛЯ

Зелені насадження в умовах забруднення атмосфери виконують, крім звичайних функцій, роль природного фільтра, який очищує повітря від шкідливих домішок і захищає приземний шар повітря промислових і рекреаційних територій від проникнення задимлених потоків повітря. Захисну і фільтруючу функції краще виконують стійкі, високопродуктивні види дерев з більшим об'ємом газопоглинання і осадження пилу.

Створення біофільтрів відносно промислових токсикантів повинно бути в співвідношенні з адаптивними можливостями видів до екологічно нових факторів. Можна виділити три основні етапи в роботі біофільтра. Перший з них пов'язаний з повною внутрішньоклітинною утилізацією токсикантів, включенням їх в метаболіти з послідовним виключенням в структуротвірні процеси. Слід відмітити ефект підсилення росту як результат позакореневого підживлення загазованим повітрям. Так, наприклад, тіофільні види рослин на бідних сіркою ґрунтах реагують на діоксид сірки як на добрива. Другий етап відповідає тому рівню інтоксикації клітин та тканин, коли виникає небезпека некрозів, але вони попереджаються біохімічними механізмами детоксикації. На третьому етапі з появою некрозів виникає задача виживання організму за рахунок регенерації.

Промисловий біофільтр доцільно використовувати для екологізації підприємств, де необхідно використовувати інформацію про стан біоценозів і особливо чутливі види для коректив технологічного процесу.

Для найкращого виконання рослинами санітарно-гігієнічних функцій в умовах забруднення середовища рослини повинні адаптуватися до цих умов, мати підвищену стійкість до забруднювачів. Методи підвищення газостійкості рослин можна умовно розподілити на агротехнічні (підготовка ґрунту, посів, догляд за рослинами і ґрунтом, внесення добрив), біологічні (обробка насіння, створення змішаних і складних стійких фітоценозів), фізіолого-біохімічні (позакореневий вплив на рослини за допомогою елементів мінерального живлення, фізіологічно активних сполук, інгібіторів або активаторів окремих реакцій чи циклів, за допомогою сполук, що знешкоджують токсини в клітинах, за допомогою розчинників, які змивають шкідливі сполуки з поверхні листя), селекційні (добір і селекція рослин).

Застосування одного з наведених методів забезпечує лише частковий ефект в підвищенні стійкості рослин до забруднення довкілля. В кожному випадку необхідно окремо вирішувати, які методи слід застосовувати під

час озеленення промислових підприємств, вирощування рослин на полях в зонах забруднення, а також овочевих і декоративних рослин в теплицях і оранжереях.

Найбільш відповідальним моментом є підбір газостійкого видового складу рослин. Окремі види, різновиди, сорти і особини одного й того ж виду рослин по-різному можуть реагувати на певні забруднювачі повітря. Стійкість різних видів рослин до атмосферних токсикантів неоднакова. Одні види можуть переносити в 5–10 разів більшу концентрацію газів порівняно з іншими. Більшість видів з відносно високою стійкістю до атмосферних забруднювачів характеризуються широкою амплітудою пристосування до едафічних умов. Наприклад, робінія звичайна, гледичія колюча, маслинка вузьколиста, дуб звичайний та інші здатні рости на бідних і багатих за родючістю ґрунтах з різним ступенем вологості ґрунту. В літературі є багато відомостей про придатність окремих видів для вирощування в умовах забруднення атмосфери. Експериментально було встановлено, що висока газостійкість та газопоглинальна здатність характерна для дуба звичайного, клена ясенелистого, робінії звичайної, тополі дельтовидної, липи крупнолистої, айланта високого. За результатами інвентаризації видового складу насаджень озелених міст промислових районів південного сходу України був складений перелік деревних рослин, придатних для вирощування у цьому регіоні.

Але видів, абсолютно стійких до промислових і транспортних викидів, не існує. Можна лише говорити про відносно більшу або меншу стійкість рослин. За умов забруднення повітря газами більш високою стійкістю характеризуються рослини, що пристосувались у філогенезі до засолення ґрунту. Листяні породи менш чутливі до забруднення середовища, ніж хвойні, оскільки вони щорічно поновлюють листя, за рахунок чого позбуваються шкідливих сполук, накопичених протягом вегетаційного періоду.

Іншим напрямом створення стійких насаджень в промислово забруднених районах є оптимізація умов існування рослинних організмів. Тому актуальними є пошуки шляхів нейтралізації згубної дії фітотоксикантів або зменшення їхнього впливу на рослинні організми.

Можливість підвищення стійкості рослин до забруднення середовища доведена багатьма дослідниками. Встановлено, що вирощування рослин на багатих незабруднених ґрунтах підвищує газостійкість. Не випадково високою газостійкістю характеризуються рослини на лужних чорноземах і види, які адаптовані до засолення ґрунту. Потенційна здатність рослин протистояти надлишковому проникненню в них атмосферних забрудню-

вачів реалізується повною мірою за оптимальних для них ґрунтово-кліматичних умов. Вирощування рослин за межами ареалу, поза біоценозом зі змінами в умовах освітлення, на бідних і сухих ґрунтах викликає зниження їхньої продуктивності, загальної резистентності до несприятливих факторів, в тому числі до атмосферних фітотоксикантів.

Вплив водозабезпечення рослин на їхню стійкість до атмосферних токсикантів має двобічний характер. Оптимальне забезпечення рослин водою підвищує активність процесів життєдіяльності і відповідно їхньої стійкості. Однак при цьому рослина більш інтенсивно здійснює газообмін і транспірацію і одночасно в її асиміляційні органи проникає більша кількість атмосферних фітотоксикантів. Тому в періоди підвищеного вмісту в повітрі забруднювачів не бажано зволожувати ґрунт. Однак співвідношення підвищеного накопичення шкідливих речовин у рослині і ступінь підвищення стійкості до них рослинного організму при достатньому водозабезпеченні складається частіше на користь останнього. Рослини, які ростуть за умов, близьких до оптимального забезпечення водою і елементами мінерального живлення, здатні переносити без пошкоджень в декілька разів більшу концентрацію атмосферних забруднювачів.

Важлива роль у визначенні газостійкості рослин належить атмосферним опадам. Кожний дощ вимиває з листя 15–30 % накопичених в них токсичних елементів, і тим самим віддаляє термін накопичення їх до летального рівня.

Здатність опадів видаляти з поверхні та із внутрішніх тканин листя накопичені фітотоксиканти можна використовувати, застосовуючи штучне дощування рослин. Це може бути єдиним методом збереження рослин в критичні періоди накопичення в них токсичних речовин протягом бездощових періодів або в аварійних ситуаціях, коли підприємства викидають велику кількість шкідливих газів або пилу. Дощування рослин може бути єдиним ефективним засобом підвищення стійкості рослин в містах та поблизу підприємств степових районів, де опади влітку випадають з великими перервами, і листя накопичує велику кількість газоподібних і пилоподібних токсикантів. Однак опади та штучне дощування можуть підвищити пошкодження рослини високими аварійними викидами шкідливих речовин підприємствами, якщо їх застосувати в середині дня. В цьому випадку зволожене листя акумулює у собі більшу кількість фітотоксикантів.

Підвищення стійкості деревних насаджень, що ростуть або знов створюються в зоні розповсюдження шкідливих викидів промислових підприємств, можна досягти шляхом застосування комплексу заходів агротехнічного інтродукційного і селекційного характеру. Для успішного вирощування

рослин в зоні впливу промислових викидів необхідно покращувати умови їхнього росту, підвищувати родючість ґрунту. Газоподібні і пилоподібні частинки, що потрапляють у ґрунт, накопичуються в ньому і викликають зміни фізико-хімічних властивостей, ніж погіршують умови росту рослин. У цих випадках велику роль відіграють агрохімічні заходи. Так, аніони сірчаної та сірчистої кислот, хлору, фтору та інші можуть бути нейтралізовані шляхом вапнування. Створенню оптимальних умов для росту і розвитку рослин сприяє періодична заміна верхнього шару ґрунту, використання якісного посівного та посадочного матеріалу, рясні поливи, внесення органічних і мінеральних добрив, вапна, доломіту. Всі ці заходи ведуть до підвищення стійкості завдяки збільшенню регенераційної здатності, зниженню концентрації токсичних сполук у рослинах на одиницю об'єму, змиванню та вимиванню токсичних сполук, підвищенню значення летальної дози інгредієнтів для рослин.

Встановлено, що мінеральне живлення є одним з елементів, які здійснюють зв'язок рослин з оточуючим середовищем. Внесення добрив викликається необхідністю нейтралізації речовин, які викидаються підприємствами, накопичуються в ґрунті і викликають підвищення кислотності, зміну складу мікрофлори і співвідношення в розчині ґрунту елементів мінерального живлення. Задоволення додаткових потреб рослин в поживних елементах досягається лише за умов створення певного запасу їх у ґрунті. Дефіцит поживних речовин для рослин супроводжується послабленням росту та стійкості. Внесення органічних і мінеральних добрив, з одного боку, знижує їхню нестачу для рослин, а з іншого – є ефективним засобом нейтралізації накопичених в ґрунті фітотоксикантів, відновлення родючості ґрунту. Багатьма авторами виявлений позитивний вплив мінеральних добрив на ріст та життєдіяльність деревних рослин на бідних ґрунтах та за умов забруднення атмосфери. Роль окремих елементів мінерального живлення в житті рослин різноманітна і достатньо повно вивчена. Для рослин важливі не лише окремі сполуки, але і певні сполучення їх на різноманітних етапах росту і розвитку. Досліди показують, що умови мінерального живлення рослин відіграють важливу роль у зниженні пошкоджень рослин токсичними газами. Разом з тим кількість і форма добрив, що вносяться, повинна попередньо встановлюватись шляхом агрохімічного аналізу ґрунту. Крім того, необхідно враховувати екологічне пристосування видів, які вирощуються. Відомо, що ялина, сосна звичайна, модрина, граб, береза, горобина та інші види, які пристосовані до кислих ґрунтів, успішно ростуть за умов, коли концентрація солей в ґрунтовому розчині не перевищує 0,1–0,2 %. В той же

Стійкість рослин до абіотичних факторів

час кальцефільні види – дуб звичайний, в'яз, ясен, біла акація – успішно ростуть за концентрацій солей в ґрунтовому розчині до 0,5 %, а стійкі до засолення види – маслинка вузьколиста, тополі, шовковиця – до 1 %. Відповідно необхідно регулювати дозу добрив, що вносяться в ґрунт. За умов достатнього забезпечення макроелементами стійкість та декоративність рослин можна підвищити застосуванням мікроелементів (рис. 63).

Разом з тим, внесення в поживне середовище мікроелементів чинить неоднозначний вплив на ростові процеси робінії звичайної. Підживлення



Рис. 63 – Вплив мінеральних добрив на газостійкість рослин

рослин бором, марганцем та сумішшю мікроелементів В + Mn + Zn + Cu викликає покращення стану рослин при дії фітотоксикантів, а додавання в поживне середовище міді та цинку не викликає зниження пригнічення рослинних організмів фтористим воднем і сірчистим ангідридом. Дослідження ролі різноманітних мікроелементів в підвищенні газостійкості рослин показали, що марганець, кобальт і стронцій помітно активують ростові процеси рослин. В умовах забруднення повітря вони знижують фітотоксичність сірчистого газу. Мікроелементи позитивно впливають на початковий ріст коренів, накопичення сухої речовини, підвищують активність каталази. За ефективністю позитивного впливу на рослини вивчені мікроелементи розташовуються у наступний ряд: стронцій → марганець → кобальт (рис. 64).

З метою підвищення опору рослинних організмів різноманітним забруднювачам проведена значна кількість досліджень з використанням речовин, що стимулюють процеси їхньої життєдіяльності. Компенсація недостатньої кількості вітамінів і ферментів в рослинах може досягатися шляхом кореневого або позакореневого введення. Додавання в поживне середовище аскорбінової та нікотинової кислот, тіаміну та інших вітамінів, при недостатній їх кількості в організмі, прискорювало ріст рослин, підвищувало накопичення цукрів і небілкових форм азоту завдяки посиленню ферментної активності. Стійкість рослин до забруднювачів середовища можна підвищити шляхом внесення позакореневим способом різноманітних речовин – гідрохінону,

Стійкість рослин до абіотичних факторів

червоної кров'яної солі, яблучної, лимонної і аскорбінової кислот, гумінових препаратів з торфу та бурого вугілля.

Менш вивченими та уживаними є методи селекції рослин на газостійкість. Разом з цим метод може бути корисним, оскільки встановлені і індивідуальні особливості толерантності окремих рослин навіть нестійких видів до забруднення повітря.



Рис. 64 – Вплив мікроелементів на газостійкість рослин

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ ТА САМОКОНТРОЛЮ

1. Дайте характеристику газостійкості рослин. Які типи газостійкості рослин Ви знаєте?
2. Як можна визначити газостійкість рослин?
3. Наведіть основні етапи роботи з фумігаційною камерою.
4. Як приготувати розчин сірчистого ангідриду для фумігації рослин SO_2 ?
5. Як визначається пошкоджуваність рослин шкідливими газами?
6. Які основні причини появи некрозів від дії шкідливих газів Ви можете навести?
7. Які параметри, крім пошкоджуваності листя, можуть свідчити про стан рослин за умов забруднення повітря?
8. Як впливає на рослини забруднення ґрунту?
9. Які елементи належать до групи важких металів?
10. Які механізми дії важких металів на рослини?
11. Як можна дослідити вплив забруднення ґрунту на рослини?

9 ДІЯ РАДІОАКТИВНИХ ВИПРОМІНЮВАНЬ НА РОСЛИННІ ОРГАНІЗМИ

На сучасному етапі новим антропогенним фактором забруднення довкілля постає радіоактивне випромінювання. Поява цього типу забруднення пов'язана з розробкою копалин радіоактивних руд (наприклад, уранових) та використанням енергії радіоактивного розпаду у військових та мирних цілях. Значну загрозу існуванню живих організмів несуть катастрофи на об'єктах, які використовують ядерну енергію, наприклад, атомних електростанцій. Однією з таких катастроф була аварія на Чорнобильській АЕС у 1986 р. Наслідки цієї аварії обумовили широкомасштабне вивчення радіобіологічних ефектів опромінення.

Радіобіологічні реакції рослини багато в чому залежать від вихідного розподілу енергії іонізуючого випромінювання, яке поглинається в ході опромінення клітками і тканинами організму. Тому у радіобіологічних дослідженнях умови опромінення визначають результат експерименту. До умов опромінення відносять тип іонізуючої радіації, дозу випромінювання, потужність дози, тривалість періоду опромінення, стан об'єкта, який опромінюється, у момент дії радіації, сполучення опромінення з іншими факторами фізичної або хімічної природи, наприклад дією видимого світла, підвищеної або зниженої температури, атмосфери, збагаченої або збідненої киснем атмосфери тощо. Можна опромінювати всю рослину або окремі її частини, що також характеризує умови опромінення.

Вивчаючи радіобіологічні реакції рослини за варіювання умов опромінення, одержують інформацію, яка дозволяє робити висновки про механізми формування променевої патології організму.

У радіобіологічних експериментах з рослинами існують можливості значно варіювати умови опромінення вибором належних джерел радіації і певних програм опромінення. У природі, де рослини, як і всі інші організми, піддаються дії іонізуючого випромінювання природних радіоактивних речовин, умови опромінення відрізняються тим, що радіація проникає в рослину безупинно протягом усього його життя. Для того щоб з'ясувати, наскільки значиме в життєдіяльності рослинного організму опромінення від природного тла, вдаються до ослаблення інтенсивності цього випромінювання до дуже малих значень шляхом екранування рослин матеріалами, що не містять радіоактивних речовин.

9.1. ТИПИ ІОНІЗУЮЧИХ ВИПРОМІНЮВАНЬ

Радіобіологічні реакції рослин визначаються факторами, які можна розділити на дві групи: пов'язані з природою самої рослини та пов'язані з характеристиками іонізуючого випромінювання і способами опромінення. До іонізуючої радіації відносять випромінювання різних типів. Загальним для всіх типів випромінювання є його здатність під час проходження через речовину до актів дискретної передачі енергії – іонізації та збудження атомів і молекул. Передача енергії на іонізацію атомів і молекул обумовлена взаємодією випромінювання з електронними оболонками атомів речовини. У процесі іонізації з нейтральних атомів або молекул виникають заряджені іони обох знаків – позитивні і негативні. Іонізація звичайно відбувається шляхом відриву електрона з зовнішніх орбіталей, тому взаємодія випромінювання з речовиною повинна забезпечувати передачу такому електронів енергії в кількості, достатній для повного його відриву від атома. Відповідну цій умові кількість енергії називають *іонізаційним потенціалом*.

Порушення атомів або молекул полягає у їхньому переході у більш високий енергетичний стан, званий збудженим. Для формування збудженого стану атомів та молекул потрібна передача порції енергії, що забезпечує відповідні електронні переходи.

Збуджені атоми та молекули відрізняються підвищеною реакційною здатністю завдяки появі в них неспарених електронів, у цьому випадку говорять про вільнорадикальний стан речовини. Таким чином, у результаті взаємодії іонізуючої радіації з речовиною виникають іони обох знаків і вільнорадикальні стани атомів та молекул.

Розрізняють корпускулярні та некорпускулярні електромагнітні випромінювання. Корпускулярні випромінювання характеризуються тим, що їхні частки мають масу спокою та основними характеристиками є маса частки, електричний заряд і початкова енергія. Електромагнітні випромінювання характеризуються частотою або довжиною хвилі, з якими пов'язане значення енергії окремих квантів. І корпускулярні, і некорпускулярні випромінювання характеризуються енергетичними спектрами – розподілом інтенсивності випромінювання за енергією квантів або часток.

Відомі корпускулярні випромінювання, у яких усі частки мають однакове значення енергії, у той же час існують і такі, у яких початкова енергія часток неоднакова: може бути кілька значень енергії або енергія описується безперервним розподілом. Електромагнітні випромінювання також можуть

бути потоком квантів однакової енергії або характеризуватися безперервним розподілом енергії.

У радіобіологічних експериментах найчастіше використовують випромінювання наступних типів: рентгенівські промені, гамма-радіація і синхротронне випромінювання – з некорпускулярного випромінювання та електрони, протони (ядра атомів водню), α -частки, π -мезони, прискорені ядра різних елементів аж до ^{92}U – з корпускулярного випромінювання. До іонізуючої радіації відносять також нейтрони – елементарні частки, що не мають заряду. У процесі їхньої взаємодії з речовиною виникають заряджені частки, що під час проходження через речовину обумовлюють іонізацію і порушення атомів та молекул. Нейтрони, таким чином, виявляються іонізуючим випромінюванням унаслідок вторинних, а не первинних процесів взаємодії з речовиною.

Заряд протона, позитрона, позитивних π -мезонів (мюонів) характеризують як одиничний елементарний електричний, а відповідні їм античастинки – як одиничний елементарний негативний заряд електрона, що складає $1,6021892 \cdot 10^{-19}$ Кл. В окремих актах взаємодії з речовиною електричний заряд виявляється як ціле кратне зарядові електрона.

Рентгенівські промені являють собою електромагнітне випромінювання з довжиною хвилі 10–0,001 нм, що відповідає енергії квантів 0,12–1237 кеВ. Для порівняння відзначимо, що довжини хвиль ультрафіолетових променів складають 2 000–3 000 нм.

Рентгенівські промені утворюються під час гальмування швидких електронів, одержуваних у вакуумі, у речовині. У створених для цієї мети рентгенівських апаратах найчастіше для гальмування електронів використовують мішені з вольфраму або молібдену. Різде гальмування електронів у цих металах супроводжується генерацією рентгенівського випромінювання зі складним енергетичним спектром, ніж вище напруга на променевої трубки для прискорення електронів, тим коротше довжини утворених рентгенівських променів. Жорсткими називають більш короткохвильові, а м'якими – більш довгохвильові промені.

Гамма-промені – електромагнітне випромінювання, що випускається ядрами атомів у ході їхнього радіоактивного розпаду. γ -Кванти супроводжують β -розпад, К-захоплення та α -розпад. Крім того, γ -кванти генеруються під час анігіляції електрон-позитронної пари та під час розпаду деяких часток, наприклад π -мезона.

На відміну від рентгенівських променів, які мають безперервний спектр енергій, γ -промені, які випускаються атомами радіоактивних елементів, представлені атомами одного або декількох дискретних рівнів енергії –

моноергічними квантами. Звичайно на один квант γ -променів приходить істотно більша енергія, ніж у випадку рентгенівських променів, інакше кажучи – γ -промені більш «жорсткі», ніж рентгенівські. Як джерела γ -променів найчастіше використовують радіоактивні ізотопи ^{60}Co і ^{137}Cs .

Синхротронне випромінювання являє собою електромагнітні хвилі у вигляді прискорених релятивістських електронів у синхротроні. Воно характеризується безперервним спектром енергії від глибокого ультрафіолету до рентгенівських променів. Опромінення здійснюють у пучку синхротронного випромінювання, виведеного із синхротрона. Дослідження дії цього типу випромінювання на рослини тільки розпочаті, однак установлена висока ефективність взаємодії цього типу випромінювання з речовиною.

β -Частки – прискорені електрони, які виникають під час розпаду атомів багатьох радіоактивних ізотопів, що зазнають β -розпаду. Випромінювання характеризується безперервним спектром енергій. Проникаюча здатність β -часток значно слабша, ніж для γ -квантів такої ж енергії. Найчастіше досліджують біологічну дію β -випромінювання від інкорпорованих у клітинах і тканинах ізотопів, що розпадаються з виділенням β -часток, наприклад ^{32}P , ^{35}S , ^3H . Для цієї мети сполуки, у молекули яких включений відповідний випромінюючий β -частки ізотоп, вводяться у рослини через корені шляхом позакореневого підживлення або іншим способом.

Нейтрони – частки, які не мають заряду, можуть мати кінетичну енергію від сотих часток до багатьох мільйонів електронвольт. Ці частки – складова частина проникаючої радіації ядерного вибуху. Для експериментальних цілей потоки нейтронів одержують у ядерних реакторах та на спеціальних нейтронних генераторах, у яких нейтрони виникають у ядерних реакціях. Велика частина нейтронів, що утворюються в ланцюговій реакції поділу ^{235}U , має енергію між 0,5 і 2,0 МеВ. Ці нейтрони називають швидкими. Під час проходження швидких нейтронів через речовину у процесах взаємодії з атомами цієї речовини енергія нейтронів витрачається, і ті нейтрони, що не були поглинені в ядерних реакціях, утрачаючи кінетичну енергію, стають повільними частками, енергія яких відповідає тепловій рівновазі з навколишніми атомами.

Специфічність дії променів того або іншого типу визначається, в основному, щільністю розподілу іонізованих та збуджених станів молекул, що виникають у результаті взаємодії часток або квантів випромінювання з молекулами речовини і характером розподілу цих станів у клітині. Оскільки характеристики вихідного стану об'єкта в момент його опромінення можуть виявитися подібними під час дії випромінювань різних типів, то і наступні радіобіологічні реакції виявляться подібними.

9.2. ДОЗИ ІОНІЗУЮЧИХ ВИПРОМІНЮВАНЬ

Опромінення рослин іонізуючим випромінюванням в експерименті досягається тим, що на визначений проміжок часу рослину приміщують у поле іонізуючого випромінювання – простір, у якому поширюється випромінювання. Для характеристики поля випромінювання необхідно знати, скільки часток або квантів, з якою енергією і напрямком потрапляють у кожен точку середовища в певний момент часу. У зв'язку з тим, що поле випромінювань частіше створюється в повітрі або іншому середовищі, у якому відбувається взаємодія квантів або заряджених часток випромінювання з атомами речовини, змінюються і спочатку заданий напрямок руху часток і квантів, і їхня енергія. Тому повний опис поля випромінювань – досить складна задача, і частіше використовують інтегральні характеристики, що не охоплюють напрямку часток, обмежуючи значеннями просторового розподілу енергії і потоку випромінювань.

Енергетичну характеристику поля випромінювань одержують, оцінюючи в кожній його точці можливий ефект взаємодії випромінювання з речовиною. З інтегральних поточкових характеристик використовують щільність потоку та флюенс часток – інтеграл потоку часток за певний проміжок часу.

У ролі інтегральної енергетичної характеристики поля випромінювань, у якій відбивається можливість у певній точці поля здійснитися певному радіаційному ефектові взаємодії випромінювання з речовиною, прийнята експозиційна доза випромінювання, яка характеризує якість поля випромінювання незалежно від того, чи опромінують у ньому який-небудь конкретний об'єкт. Експозиційна доза є мірою іонізаційної дії випромінювання (**її одиниця – кулон на кілограм у мінус першому ступені (Кл·кг⁻¹)**).

1 Кл·кг⁻¹ – експозиційна доза рентгенівського або γ-випромінювання, за якої у сухому атмосферному повітрі утворюються іони, що несуть електричний заряд кожного знака, що дорівнює 1 Кл. Довгий час широке поширення мала і зараз ще використовується позасистемна одиниця експозиційної дози – **рентген** (1 Р = 2,58·10⁻⁴ Кл·кг⁻¹).

Швидкість збільшення експозиційної дози у полі випромінювання називають **потужністю експозиційної дози** ($P_{\text{екс}}$ – **одиниця – Кл·кг⁻¹·с⁻¹**).

У найперших роботах з дії рентгенівських променів експозиційну дозу характеризували тривалістю експозиції, напругою, що подавалася на рентгенівську трубку, товщиною фільтра, через який пропускали рентгенівські

промені. За цими даними лише приблизно вдається оцінювати дозу в рентгенах.

Вживалася так звана «еритемна доза», що дорівнює тій кількості рентгенівських променів, яка викликає почервоніння шкіри, еритему. Перехід від еритемної дози до експозиційної носить умовний характер.

Поглинена доза випромінювання. Оскільки ефект опромінення визначається енергією, поглиненою об'єктом, приміщеним у поле випромінювання, то як енергетичну характеристику опромінення використовують поглинену дозу. Вона відноситься не до поля випромінювання, а до об'єкта, що опромінюється. У поглиненій дозі відбивається віднесена до одиниці маси об'єкта, який опромінюється, поглинена ним енергія іонізуючого випромінювання.

Одиницею поглиненої дози є доза, за якої 1 Дж енергії поглинається 1 кг матеріалу, що опромінюється. Найменування цієї одиниці – **грей** (Гр). Швидкість нагромадження поглиненої дози називається **потужністю поглиненої дози** (одиниця $R_{\text{погл}} - \text{Гр}\cdot\text{с}^{-1}$).

Для розрахунку поглиненої дози по експозиційній використовують співвідношення:

$$D_{\text{вiдн}} = \left(\frac{\mu_{\text{кз}}}{\mu_{\text{ка}}} \right) \cdot \eta \cdot D_{\text{вiдн}}$$

де $\mu_{\text{кз}}$ – коефіцієнт передачі енергії випромінювання речовині з даним ефективним атомним номером; $\mu_{\text{ка}}$ – коефіцієнт передачі енергії повітря; η – енергетичний еквівалент експозиційної дози, який залежить від енергетичного складу випромінювань.

Оскільки біологічна дія випромінювань залежить не тільки від поглиненої дози, але і від якості випромінювання, його відносної біологічної ефективності, уведене поняття **еквівалентної дози опромінення**, яка визначається у такий спосіб: *доза певного типу випромінювання, що чинить таку ж біологічну дію на певний біологічний об'єкт, як доза в 1 Р, складає 1 біологічний еквівалент рентгена – 1 бер*. Цю одиницю еквівалентної дози використовували до введення нової одиниці СІ – зіверта (Зв). 1 Зв дорівнює дозі певного типу випромінювання, за якої ефект біологічної дії випромінювання такий самий, як і за дії 1 Гр рентгенівських або γ -променів.

Поле випромінювання може створюватися джерелами, розташованими поза об'єктом, який опромінюється, а також у самому об'єкті. Наприклад, опромінення тканин рослини можна здійснити як від зовнішніх джерел

випромінювань, так і введенням у них голки, яка містить те або інше джерело випромінювання. Особливі умови створюються під час влучення у тканину і концентрації в окремих клітинах або їхніх органелах радіонуклідів, наприклад ^3H -тимідину у ДНК ядер клітин. У такому випадку дозу і потужність дози опромінення доводиться розраховувати за значеннями активності інкорпорованих радіонуклідів, енергії їхніх випромінювань, коефіцієнту поглинання радіації.

Для реєстрації доз і потужностей доз іонізуючої радіації використовують дозиметри різноманітної конструкції, що найчастіше показують експозиційну дозу. Для виміру поглинених доз у біологічних об'єктах використовують тканиноеквівалентні детектори випромінювань.

9.3. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ РАДІОБІОЛОГІЧНИХ РЕАКЦІЙ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ

У розмаїтості радіобіологічних реакцій рослини на опромінення є і загальні риси ефекту, які дозволяють убачати наявність багатокомпонентного радіаційного (рис. 65) синдрому і виділяти такі його вираження:

1. Реакції рослини, які полягають в посиленні ростових і формотворних процесів, що спостерігаються звичайно за дії малих доз радіації. Ця реакція, названа *радіостимуляцією*, виявляється або як минуща, короткострокова, або як тривала, що захоплює значну частину вегетаційного періоду. Реакція радіостимуляції відрізняється гармонічною інтенсифікацією усіх фізіологічних і пов'язаних з ними біохімічних процесів.

2. За більш високих доз опромінення у рослин розвиваються порушення морфогенезу, обумовлені інактивацією меристем. Ці порушення носять характер морфологічних аномалій, радіоморфозів, а також порушення звичайного ходу формоутворення, відмирання коренів та пагонів, розтягнення вегетаційного періоду, відсутності репродуктивної фази розвитку. Загибель рослинного організму у відповідь на опромінення настає за дуже високих доз радіації і спостерігається не відразу після опромінення, але через певний проміжок часу, протягом якого гинуть меристематичні тканини.

3. Біохімічні і фізіологічні реакції на опромінення виявляються зміною напруженості багатьох процесів і порушенням їхньої супряженості, у результаті чого має місце аномальне нагромадження багатьох продуктів проміжного метаболізму. На порушення біохімічних процесів впливають як

Стійкість рослин до абіотичних факторів

інактивація окремих ферментних систем, так і ураження загальної регуляції процесів в опроміненій рослині.

4. Характерною рисою радіаційного синдрому у рослин є утворення генетичних ушкоджень, які виявляються у формі соматичних мутацій, генних мутацій, хромосомних аберацій, геномних мутацій. Вони реалізуються у наступних поколіннях. Порушення хромосом служать причиною інтенсивного клітинного добору у меристемах.

У радіаційному синдромі рослини можна бачити риси спільності із синдромом тваринного організму: наявність критичних тканин і органів, однакові типи цитогенетичних ушкоджень, втрата контролю над інтегральними функціями організму, утворення соматичних мутацій, трансформація клітин і радіаційний канцерогенез.



Рис. 65 – Рівні дії радіаційного випромінювання

Очевидно, спільність рис радіобіологічного синдрому відбиває тотожність первинних процесів взаємодії іонізуючих випромінювань з речовинами живих клітин, подібність основних клітинних радіобіологічних реакцій, проліферативної загибелі стовбурних клітин. Розходження виникають там, де зникає подібність процесів рослинних і тваринних організмів.

Звичайно біологічна реакція на опромінення спостерігається на більш пізніх етапах формування радіобіологічного ефекту, коли процеси його формування захопили рівень клітинних і тканинних явищ. Настання такої реакції спостерігається через різні проміжки часу після дії радіації, у зв'язку

з ніж говорять про близький і віддалений радіобіологічні ефекти (рис. 66). Близькі ефекти виявляються безпосередньо в клітинах, які було опромінено. Віддалені можуть проявитися в ряді клітинних поколінь від опроміненних клітин. Очевидно, віддалені ефекти спостерігаються в тому випадку, коли дози опромінення не перевищують того рівня, після якого всі меристемні клітини цілком втрачають здатність до ділення. Можна і по-іншому визначити сутність близьких і віддалених ефектів. Використовуючи тільки часові характеристики процесів, можна вважати близькими реакції, які відбуваються негайно за гострим опроміненням і, отже, обумовлені радіаційно-хімічними процесами, а віддаленими – реакції, які вимагають для свого прояву деякого лаг-періоду. Наприклад, близьким ефектом є зміна проникності мембран рослинної клітини, яка спостерігається відразу після опромінення, віддаленим – утворення мікроядер у клітинах або розвиток морфологічної аномалії.

Генетичні ефекти – генні та соматичні мутації, обумовлені радіаційним ушкодженням клітин, у поколіннях яких виникають або генеративні клітини – мікро- і макроспори – у першому випадку, або ділянка тканини – у другому. Для цього необхідно, щоб здійснилося кілька поділів опроміненних клітин, якщо мова йде про вищу рослину. Отже, такі клітини повинні якийсь час нести «приховане» ушкодження, яке згодом реалізується у формі віддаленого ефекту – стерильності пилка або яйцеклітини, появою генної мутації і т. п. Тому з віддаленими ефектами асоціюється трохи формалізоване поняття «прихованого» ушкодження. Утім, у цьому понятті немає нічого загадкового: за належного вибору методу завжди можна виявити порушення



Рис. 66 – Радіаційні ефекти

молекулярних структур, які обумовлюють збереження «прихованого» ушкодження.

У складних меристемах вищих рослин утворення більшої частини хромосомних аберацій супроводжується виключенням цих клітин з групи проліферуючих. У цьому механізмі виявляється один зі способів відновлення рослини після променевого ураження.

Порушення процесу детермінації клітин, процесу вибору шляхів диференціації у спеціалізовані тканини може наставати не відразу після опромінення, а після кількох клітинних поділів, які завершуються настанням віддалених соматичних наслідків опромінення – виникненням радіоморфозів, припиненням росту, порушенням формоутворення. У випадку зміни позиційної інформації під час опромінення «приховане» ушкодження полягає у зміні гормонального статусу та порушенні компетентності клітин, тобто має фізіологічний характер. Повертаючись до уявлень про наявність лаг-періоду в радіобіологічних реакціях рослини, можна сказати, що у випадку віддалених реакцій на опромінення лаг-період відповідає інтервалові часу, протягом якого зберігається «приховане» ушкодження. Ще один приклад віддаленого наслідку – трансформація клітин, що може наставати після багатьох клітинних поділів зовні нормальної клітини, що несе «приховане» ушкодження, у якийсь момент спонукаючих клітину трансформуватися. Звичайно, розкриття природи «прихованих» ушкоджень складає дуже важливу проблему сучасної радіобіології.

Віддалені соматичні ефекти – морфози, відсутність репродуктивної фази розвитку за своєю природою близькі до генетичних ефектів, оскільки вони визначають цитогенетичні ушкодження клітин, порушення регуляторних систем, які діють на рівні міжклітинних взаємодій. Розходження між генетичними і соматичними радіобіологічними ефектами полягають у тому, що перші належать до клітинних ліній, які ведуть до утворення гамет, а другі – утворювальні клітини, нащадки яких складають тканини тієї ж рослини.

Виникнення генних мутацій відносять до досить віддалених ефектів опромінення. За опромінення насіння змінені форми виявляються у першому поколінні. Очевидно, радіаційна мутація виникає в ініціалі зародка насіння. «Приховане» ушкодження проходить складний багатоетапний шлях через меристему чекання до спорогенної тканини, далі – до гамети, запліднення і, нарешті, реалізується в новому зародку. Радіація як мутагенний фактор у своєму прояві схожа з хімічними мутагенами. У зв'язку з цим у багатьох роботах радіаційний і хімічний мутагенез розглядаються як явища одного порядку.

Близькі і віддалені ефекти рослини, індуковані іонізуючою радіацією, більш-менш зрозумілі за їхнього встановлення у випадку гострого опромінення організму. За хронічного опромінення картина значно ускладнюється, і для виділення близьких і віддалених ефектів доводиться звертатися до дослідів з гострим опроміненням, що показують, які ефекти подібні за гострого та хронічного опромінення, належать до близьких і віддалених. Однак для хронічного опромінення відомі дії, властиві тільки йому. У цьому випадку віддаленими ефектами є ті реакції на опромінення, що настають після певного лаг-періоду. У формуванні віддалених генетичних і соматичних ефектів виявляється безсумнівний вплив відбудовних процесів. Процеси пострадіаційного відновлення полягають у ліквідації наслідків опромінення на певних етапах складного ланцюга подій, що приводять до прояву радіобіологічного ефекту. У ході відновлення ці ланцюги можуть перериватися. Пострадіаційне відновлення може поширюватися на «приховані» ушкодження, що позначається зниженням ступеня прояву віддаленого ураження. У випадку близьких реакцій на опромінення пострадіаційне відновлення також знижує їхню реалізацію.

Закон Бергоньє–Трибондо. Під час зіставлення рівнів радіостійкості різних клітин легко знайти, що для заданого виду організмів найбільшою радіочутливістю відрізняються клітини, які знаходяться в стані активної проліферації, що супроводжується високою напруженістю метаболічних процесів. Дійсно, клітини спочиваючих бруньок незрівнянно більш радіостійкі, ніж клітини активних апексів. Зародки сухого насіння більш радіостійкі, ніж набряклого, яке почало проростання. Звичайно, ця закономірність виявляється тільки під час порівняння клітин одного виду рослини. Наприклад, спочиваючі клітини зародків у насінні бобів, як правило, менш радіостійкі, ніж активно проліферуючі клітини протонеми мохів. Однак **для певного організму незмінно дотримується правило: з підвищенням рівня клітинної активності радіочутливість клітин зростає.** Ця закономірність була встановлена ще на зорі радіобіології. Її сформулювали французькі вчені Бергоньє і Трибондо, і це формулювання увійшло в радіобіологію як закон Бергоньє–Трибондо. В наш час цей закон наповнився новим змістом: **підвищення радіочутливості у клітин, які знаходяться в активному стані, обумовлене більш уразливою структурою хроматину.**

Клітинне ядро і радіочутливість рослини. Широкі межі коливань радіостійкості живих організмів послужили приводом для пошуків кореляції між рівнем радіостійкості і тими або іншими кількісними характеристиками клітини. З таких характеристик основна увага була приділена

параметрам клітинного ядра – його об'єму, розмірам хромосом, вмісту ДНК у ядрі та у хромосомах, числу хромосом, співвідношенню між різними нуклеотидами у ядерній ДНК. Пошуки таких кореляцій беруть початок від теорії мішені, що виходить з уявлень про наявність у клітинах мішеней, які уражаються і на роль яких претендують насамперед клітинні ядра та їхні молекулярні структури. Уже початкові прості якісні зіставлення радіостійкості клітин і розмірів їхніх ядер указували на те, що клітини з більш великими ядрами і хромосомами звичайно відрізняються підвищеною радіочутливістю. Дійсно, удається реєструвати чіткий зв'язок між деякими кількісними параметрами клітинного ядра і рівнем радіостійкості рослини. Це ж стосується і організмів інших царств живої природи.

Були згруповані різні види організмів, виділені 4 групи, причому кожна група характеризується прямою лінією регресії, що зв'язує оберненопропорційною залежністю рівень радіостійкості із вмістом нуклеотидів у ДНК клітинного ядра (у геномі). Групи включають наступні організми. Перша група: РНК-віруси та одноланцюгові ДНК-віруси; друга – дволанцюгові ДНК-віруси; третя – організми з гаплоїдними клітинами і четверта група – організми, у яких клітини диплоїдні. ніж складніша структура геному клітини, тим вище її радіочутливість.

9.4. СКЛАДОВІ РАДІАЦІЙНОГО СИНДРОМУ У РОСЛИН

Важко виявити який-небудь процес або морфологічну структуру, яка тією чи іншою мірою не змінювалася б після опромінення у досить високій дозі. Навіть швидкий перелік реакцій вищої рослини на опромінення показує, наскільки багато сторін життєдіяльності рослинного організму піддаються змінам. Хромосомні і хроматидні аберації, пікноз ядра, порушення структури мітохондрій та хлоропластів, зміни проникності мембран – усе це типові порушення клітинних структур, які супроводжуються порушенням функціонального стану клітин.

На рівні органів і цілої рослини виявляється зміна архітектоніки. У коренів може посилитися розгалуження, обумовлене гальмуванням росту осьової частини, збільшенням активності вторинних меристем, формуванням коренів, які утворюються з клітин перициклу. Порушується утворення корневих волосків. На будові стебла відбиваються обумовлені радіацією гальмування апікальних меристем та активація сплячих бруньок. Під впливом

опромінення можуть змінюватися порядок листорозташування, філотаксису, виникати фасціації, пухлиноподібні утворення. Іноді змінюється тип галузження. Радіобіологічні процеси ведуть до виникнення хибних форм будови листової пластинки, зрощенню декількох листових зачатків, зміни типу жилкування. Іноді листя скручується внаслідок порушення росту пластинки, через це ж виникає зморшкувате листя. У формуванні репродуктивних органів також відзначаються відхилення, які ведуть до утворення каліцтв.

Опромінення позначається на багатьох фізіологічних процесах: прискорюється або гальмується хід онтогенезу, що виявляється за змінами темпів формоутворення. За сильного ушкодження меристем зародка насінини з'являються позбавлені утворювальних тканин проростки, які одержали назву « γ -проростків». Змінюється під час опромінення і вміст різноманітних речовин у рослині – фосфорних ефірів цукрів, органічних кислот, амінокислот, нуклеотидів, більш складних сполук – пігментів, фітогормонів, речовин вторинного походження. Усе це призводить до залежної від дози загальної зміни метаболізму – дихання, фотосинтезу, біосинтезу багатьох сполук і біогенезу структур.

В усіх цих реакціях опромінених рослин можна вбачати прояв *променевого синдрому як сполучення ознак хвороби*, променевого патогенезу.

У широкому наборі ознак променевого ураження рослини можна визначити обмежене коло причин. В основі ураження рослин лежить загибель клітин утворювальних тканин (меристем). Це призводить до того, що ушкоджується велика частина органів і тканин, тому що всі органи рослинного організму виникають з меристем. Тому повна картина радіаційного синдрому у рослин охоплює широку гаму змін, яка набуває зростаючої розмаїтості, коли опромінення здійснюють у моменти найбільшої активності меристем.

Слід зазначити, що радіаційний синдром у рослин істотно залежить від умов опромінення та стану рослин у моменти дії радіації (рис. 67).

Індукція органогенезу за опромінення. Під впливом радіації часто спостерігаються зміни ходу органогенезу у рослин. Під час опромінення вегетуючої рослини органогенез порушується внаслідок інактивації меристемних клітин.

Фактори, які виникають у опромінених калюсах, можуть переноситися шляхом дифузії через живильне середовище до неопромінених експлантатів, індукуючи у останніх органогенез. Отже, логічно припускати, що у індукції органогенезу беруть участь або продукти радіаційно-хімічних реакцій речовин, які утримуються у тканині, або опромінені клітини калюсу проду-

кують речовини типу цитокінінів. Були випробувані індолилоцтова кислота, кінетин, міоінозит, опромінені γ -радіацією у дозах до 250 Гр, відносно

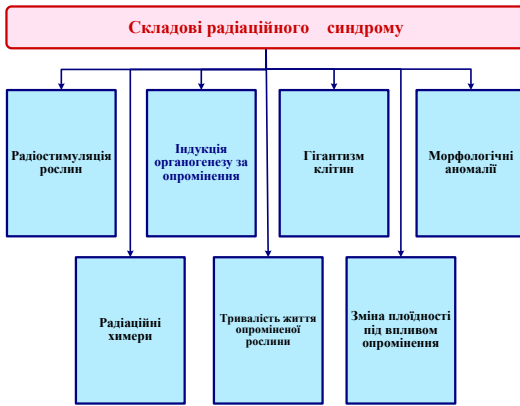


Рис. 67 – Складові радіаційного синдрому

рослин варто виділяти як непряму, так і пряму дію випромінювань та ефекти опосередкованого дистанційного впливу випромінювань за допомогою регуляторного впливу, обумовленого зняттям апікального домінування та участю фізіологічно активних речовин, які виникають у результаті дії радіації на тканині.

Гігантизм клітин. За опромінення рослин спостерігають появу аномально великих, гігантських клітин. Такі клітини були виявлені у культурі клітин арахісу (*Arachis hypogaea*). За опромінення цієї культури дозою 500 Гр цілком придушувалося ділення клітин, але ріст клітин розтяганням продовжувався, у результаті чого до 50–60 % клітин доростали до величезних розмірів. Гігантські клітини характеризуються щільною цитоплазмою, збільшеним числом крохмальних зерен і активним циклозісом. Очевидно, утворення гігантських клітин відбиває втрату контролю над ростом розтяганням. Звичайно клітини, здатні до поділу, починають цей процес, коли досягають визначених розмірів. За опромінення, коли робиться неможливим клітинний поділ, знімається обмеження на граничні розміри клітини.

Явище гігантизму клітин, індукованого опроміненням, вивчене також на водорості едогонії (*Oedogonium cardiacum*). Гігантські клітини у цієї водорості виникають не тільки безпосередньо з опромінених клітин, але і з дочірніх, які утворюються в результаті поділу опромінених клітин, у яких

їхнього впливу на органогенез, і виявилось, що всі перераховані опромінені речовини, особливо міоінозит, викликали органогенез у калпосу тютюну. Раніше показано, що опромінена сахароза також набуває здатності продуктами свого радіаційно-хімічного перетворення індукувати органогенез.

У радіаційній індукції органогенезу у

не виявлялося яких-небудь аномалій поділу. Гігантизм клітин сполучений із блокуванням мітозу. Під час вивчення ультраструктури гігантських клітин водорості виявлені порушення упакування білкових молекул в ультраструктурах клітин, що, можливо, має відношення до контролю морфогенезу. Не виключено також, що за дії іонізуючої радіації ушкоджується цитоскелет, що спричиняє зміну розмірів і форми клітини.

Морфологічні аномалії. Після опроміненні насіння рослин у проростків часто спостерігається розвиток морфологічних аномалій – каліцтв окремих органів – листя, стебел. Ці аномалії найчастіше виявляються на перших листочках, примордії яких вже розвинулися у зародку ураженого насіння. Природа цього явища досить проста: частина меристематичних клітин втрачає здатність до ділення, у результаті чого вони не генерують клітинні потоки, що перешкоджає нормальному формуванню листової пластинки через виникнення стяжок у місцях, де зупинилася генерація нових клітин. Наступне листя нових порядків закладення вже не несе ознак променевого ураження.

За опромінення вегетуючих рослин морфологічні аномалії можуть виникати у всіх органах, які на момент опромінення перебували у стадії приморіальних бугорків. Усі ці каліцтва можна розглядати як меристемогенні. Значно рідше виникають каліцтва як результат індукованих опроміненням соматичних мутацій локусів, які контролюють морфогенез. Якщо клітини, які мають такі мутації, не елімінують у ході клітинних ділень, то можуть виникати органи зміненої морфологічної структури. Каліцтва такого типу за своєю природою належать до генетичних. Вони можуть мати спадкоємний або морфозний характер.

Радіаційні химери. Унаслідок статистичного характеру розподілу поглиненої енергії у клітинах зародка насіння під час опромінення насіння, проростків або вегетуючих рослин ураження геному різних клітин виявляється неоднаковим. Інакше кажучи, опромінення сприяє тому, що клітини утворювальних тканин, у тому числі у ініціалі, являють собою сукупність ушкоджених клітин з різними дефектами генетичного характеру. Якщо ці ушкодження такі, що поділ клітини не може відбутися, то в ході гістогенезу клітини-носії цих ушкоджень не генерують клітинні лінії і не утворюють відповідні сектори в тканині або органі. Якщо ж індуковані радіацією зміни геному не виключають поділу клітин, то покоління таких клітин входять до складу органів, які формуються, тканин відповідно репродукційній функції тієї або іншої клітини. У результаті рослина, яка виросла з опроміненого насіння, або пагін, який розвинувся з опроміненої бруньки, складається з

генетично різних тканин, представляючи собою химеру. У зародку насіння клітини потенційно здатне формувати різні тканини рослини. Оскільки, ушкодження, які виникають у ході опромінення, носять статистичний характер, рослини з опромінених однією і тією же дозою іонізуючої радіації насінин можуть виявитися різними за своєю природою химерами. Для виникнення химери необхідно, щоб соматичні мутації виникали в ініціалі зародка.

Тривалість життя опроміненої рослини. У опромінених рослин може змінюватися тривалість вегетаційного періоду, хоча, як відомо, регуляторні системи, що контролюють темпи проходження фаз розвитку, відрізняються великим консерватизмом і залежать переважно від факторів, сприйняття яких відповідальне за відлік «біологічного часу». Однак крім орієнтації на хід зовнішніх геофізичних факторів, розвиток рослин підкоряється і ендогенному відліковому часу. У результаті накладення сигналів, які надходять ззовні, і внутрішнього контролю темпів розвитку і здійснюється звичайно строго дотримуване часове розгорнення онтогенезу. Опромінення позначається на тривалості вегетаційного періоду, подовжуючи його за підвищених доз. Одну з причин уповільненого розвитку рослин після опромінення можна вбачати в розтягненні тривалості клітинних циклів. Якщо розвиток рослини як послідовний ряд морфогенетичних подій вимагає певного числа клітин, які генеруються апікальними меристемами, то, очевидно, уповільнення клітинних ділень повинне супроводжуватися уповільненням розвитку рослини. У дослідях з опроміненням насіння це помітно за відставанням розвитку проростків з опроміненого насіння порівняно зі звичайними проростками. За дуже високих доз опромінення хід розвитку загальмовується і вегетаційний період розтягується, а іноді рослини не можуть переходити до генеративної фази розвитку. Реакція рослин на фотоперіодичні впливи відрізняється дуже високою радіостійкістю.

Зміна плідності під впливом опромінення. Під впливом іонізуючих випромінювань може змінюватися плідність клітин рослин. Виникнення тетраплоїдних клітин спостерігали під час опромінення бруньок рослин, які розмножуються вегетативно. Геномна мутація – подвоєння хромосомного набору – не перешкоджає проліферації клітин, і може виникнути пагін, у якому частина клітин (іноді дуже значна) є тетраплоїдними. Частота геномних мутацій буває більшою за частоту виникнення мутацій інших типів. Так, у винограду (*Vitis rotundifolia*) були отримані тетраплоїди, у яких усі клітини внутрішніх тканин були тетраплоїдними, у той час як епідерміс складався з диплоїдних клітин. У шовковичного дерева (*Morus nigra*) за гострого опромінення пагонів γ -радіацією з'являлися тетраплоїдні клітини, які у ході

росту пагону утворювали свої клітинні лінії, у результаті чого виникла химера, що складається з диплоїдних та тетраплоїдних клітин. Радіаційну індукцію тетраплоїдних клітин з диплоїдних виявляли і у інших рослин.

Під впливом радіації можуть розвиватися і гаплоїдні рослини. Це явище спостерігається в тому випадку, коли квітки запилюють убитим опроміненням пилюком, що індукуює партеногенез як результат псевдозапліднення. Одержання гаплоїдних рослин зазначеним способом має практичне значення в селекції.

Радіостимуляція рослин. Якщо вивчати дозову залежність ростової функції рослини, вимірюючи її висоту або біомасу, і випробувати вплив зростаючої радіації від найменших, близьких до сотих часток грея, доз, то для багатьох видів рослин виявляється інтервал доз, за яких опромінені рослини відрізняються більш інтенсивним ростом, ніж неопромінені, контрольні рослини. Під час проведення таких експериментів варто досить докладно вивчати інтервал доз від часток грея до декількох десятків грей. Посилення ростової функції рослини за малих доз опромінення одержало назву радіостимуляції, а інтервал доз, у межах якого спостерігається ефект стимуляції, іменують інтервалом стимулюючих доз, а іноді – «малими дозами», хоча з погляду уявлень про радіаційно-хімічні реакції ці дози не такі вже і малі.

Радіостимуляцію виявляють не тільки під час опромінення насіння, але і за впливу іонізуючих випромінювань на цибулини різних рослин, інші органи вегетативного розмноження, наприклад живці та сянці.

Форми прояву радіостимуляції, будучи пов'язаними з прискоренням ростових процесів, можуть бути неоднаковими: прискорення проростання насіння, підвищення польової схожості, збільшення галуження, прискорення укорінення живців, підвищення насінної продуктивності рослин, утворення великої вегетативної маси. Відзначається і поліпшення якості продукції.

9.5. МОДИФІКАЦІЯ РАДІОБІОЛОГІЧНИХ ЕФЕКТІВ ТА ЗАХИСТ РОСЛИН ВІД ПРОМЕНЕВОГО УРАЖЕННЯ

Проблема модифікації променевого ураження посідає одне з центральних місць у сучасній радіобіології, оскільки її рішення сприяє розкриттю природи радіостійкості організму, веде до розробки способів захисту клітин і багатоклітинних організмів від вражаючої дії іонізуючих випромінювань.

Променеве ураження рослини, починаючи з радіаційно-хімічних процесів, може не обмежуватися клітинним рівнем і утягує багато клітин утворювальних тканин, змінюючи і процеси формоутворення, і метаболізм. На кожному з рівнів розвитку променевої реакції відповідними впливами можна змінювати ступінь виразності складового променевого ураження, у кінцевому рахунку змінюючи завершальну інтегральну реакцію організму.

Класифікація впливів, які модифікують променевий ефект. Існують різні рівні дії впливів, що модифікують радіаційний ефект, природа яких, як і механізми дії, можуть бути досить різноманітними. Терміном «модифікація променевого ураження» охоплюють всі явища, що торкаються розвитку променевої реакції рослини. У більш вузькому, але часто уживаному значенні, говорять про модифікації радіостійкості клітини, організму, коли певним впливом змінюється їхній стан, від якого залежить вихід первинних променевих ушкоджень.

Розмаїтість впливів, які модифікують радіобіологічний ефект у рослин, можна класифікувати за наступними ознаками: рівень або об'єкт модифікації, виходи первинних радіаційно-хімічних реакцій, знак модифікації (посилення або ослаблення променевого ураження), момент найбільш ефективного впливу (до опромінення або після нього), природа фактору, який модифікує (хімічні сполуки, радіаційні і нерадіаційні фактори: світло, температура тощо). Звідси і такі поняття, як хімічна модифікація, профілактичний і терапевтичний вплив, пострадіаційна модифікація і т. д.

За рівнями модифікації виділяють модифікацію окремих радіаційно-хімічних реакцій, ушкоджень ДНК, мембран, інших структур клітини з наступним репопуляційним та регенераційним відновленням клітини.

Якщо в результаті модифікації змінюється радіочутливість, то про останню роблять висновки за клітинною виживаністю. За знаком дії розрізняють модифікацію радіостійкості, що підсилює або послаблює променеве ураження. Якщо радіостійкість зростає, говорять про захист від променевого ураження. Фактори, що підвищують радіостійкість організму, називають радіопротекторами. Ефектом радіосенсибілізації називають таку модифікацію радіостійкості, за якої остання послаблюється. Фактори, які підвищують радіочутливість, називають радіосенсибілізаторами. У деяких роботах радіопротектори і радіосенсибілізатори розглядають як самостійні класи факторів, які не належать до модифікаторів променевого ураження.

За часом впливу розрізняють профілактичний вплив, який ефективний до опромінення, і терапевтичний, ефективний після опромінення.

Модифікаторами можуть бути хімічні речовини і фізичні фактори. Хімічні модифікатори можуть взаємодіяти безпосередньо з продуктами радіаційно-хімічних перетворень речовин або впливати на інші системи клітини, змінюючи їхню реакцію на променеве ураження. Радіопротектори і радіосенсибілізатори звичайно взаємодіють безпосередньо з продуктами радіаційно-хімічних реакцій, вільними радикалами, іонами. Фактори фізичної природи також можуть безпосередньо впливати на хід радіаційно-хімічних реакцій чи побічно впливати на фізіологічний стан клітин або організму в цілому, визначаючи характер розвитку променевого ураження.

Нарешті, варто розрізнити модифікатори, які впливають на розвиток променевого ураження і на активність репаруючих систем клітини, інтенсивність репопуляції і регенерації.

Захист рослин пов'язаний із впливом радіопротекторів і модифікаторів, які послаблюють прояв променевого ураження. Тому, говорячи про класифікації факторів захисту рослин від променевого ураження, можна використовувати класифікацію, запропоновану для модифікаторів.

Кисень як модифікатор променевого ураження. Одним з найбільш ефективних модифікаторів, які підсилюють променеве ураження у всіх організмів, є кисень. Від його наявності у реакційному середовищі істотно залежить розвиток радіаційно-хімічних реакцій під час опромінення багатьох сполук як у розчинах, так і в стані порошків, плівок тощо. Цей ефект обумовлюється взаємодією кисню з вільними радикалами, які індукуються опроміненням у молекулах. У складних біологічних системах дія кисню на вихід радіаційних ушкоджень макромолекул визначає розвиток радіобіологічних ефектів. Як правило, вплив кисню полягає у посиленні променевого ураження, що одержало назву **кисневого ефекту**. Кисневий ефект виявляється в реакціях радіаційної інактивації ферментів, ушкодженні макромолекул, живих клітин, тканин. Він виявляється під час опромінення біологічних об'єктів в атмосфері, яка містить кисень.

Кисневий ефект обумовлений взаємодією з вільними радикалами R, що призводить до утворення перекісних радикалів ROO[•]. У воді кисень із продуктами радіолізу води утворює ряд дуже активних радикалів. Однак кисневий ефект виявляють і під час опромінення безводних об'єктів. В останньому випадку, очевидно, на ході радіаційно-хімічних реакцій позначається його пряма участь у цих реакціях.

Хімічна модифікація променевого ураження. Хімічна модифікація променевого ураження обумовлена дією різних хімічних сполук, що, включаючи в радіаційно-хімічні реакції або впливаючи на фізико-хімічний стан

клітин, змінюють прояв радіобіологічного ефекту. Очевидно, хімічні модифікатори в концентраціях, які чинять вплив на радіобіологічні ефекти, не повинні бути токсичними для клітин. Найбільший інтерес викликають речовини-модифікатори радіостійкості, оскільки простіше взагалі не допускати розвитку променевого ураження, ніж усувати наслідки порушень біологічно важливих макромолекул і структур клітини. Так само за необхідності підсилити променеве ураження простіше впливати на виходи первинних молекулярних ушкоджень, ніж згодом протидіяти масовим реакціям пост-радіаційного відновлення.

Теоретичною основою модифікації радіаційних ефектів і радіостійкості клітин та багатоклітинних організмів є поглиблене розуміння механізмів, які обумовлюють розмаїтість рівнів радіостійкості.

Відомими бельгійськими радіобіологами З. Баком і А. Александером була запропонована гіпотеза «біохімічного шоку». Під «біологічним шоком» розуміють важкий розлад функцій організму, викликаний дією модифікуючого фактору. Якщо в результаті «шоку» припиняється синтез ДНК та РНК, наприклад, через ушкодження ядерного енергетичного фосфорилування або з інших причин, то радіостійкість клітини може зростати, тому що блокується «біохімічне посилення» променевого ураження і більш повно може проявитися ефект репарації потенційно летальних ушкоджень клітини.

Сульфгідрильна гіпотеза постулює наявність універсального механізму радіомодифікуючого ефекту. Модифікація радіочутливості, за цією гіпотезою, обумовлена змінами вмісту в клітинах ендогенних тіолів, які на початкових етапах променевого ураження реагують з радикалами, що виникають за опромінення. Гіпотеза має експериментальне обґрунтування результатами досліджень, які показують тісний зв'язок радіостійкості організмів зі вмістом у клітинах нативних тіолів. Гіпотезу підтверджують також факти про радіопротекторні властивості речовин, які містять сульфгідрильні групи, і радіопротекторах, вплив яких здійснюється шляхом інтенсифікації синтезу ендогенних тіолів.

Гіпотеза ендогенного фону радіорезистентності сформульована Ю. Б. Кудряшовим і Є. Н. Гончаренко, які пов'язують радіостійкість організмів з наявністю в клітинах речовин, що впливають на розвиток первинних променевих реакцій. До речовин, які складають ендогенний фон радіорезистентності, крім тіолів, належать гістамін, серотонін, дофамін, адреналін, норадреналін, які є агентами, що гальмують розвиток первинних радіаційно-біохімічних процесів. Продукти перекісного окислювання ліпідів, гідроперекиси і пероксиди вищих ненасичених жирних кислот діють як фактори, які

підсилюють розвиток радіаційне ураження. Модифікація радіорезистентності визначається впливом на рівень цих ендогенних радіопротекторних і радіосенсибілізуючих речовин.

Мембранна гіпотеза пов'язує загибель клітини з радіаційними ушкодженнями мембран. Порушення зовнішньої мембрани (плазмалеми) і мембран внутрішньоклітинних структур (ядра, пластид) супроводжуються збільшенням їхньої проникності, що призводить до порушень внутрішньоклітинної організації метаболізму, вивільненню ферментів із субклітинних структур. Ця гіпотеза була розроблена Б. Н. Тарусовим на основі високої радіочутливості мембран, обумовленої ланцюговими реакціями окислення ліпідів

Ще одна з гіпотез ґрунтується на припущенні, що в пострадіаційний період може мати місце порушення скоординованості окремих етапів репарації ДНК, коли, наприклад, відбувається надлишковий гідроліз ДНК під впливом ендонуклеаз і екзонуклеаз. Модифікація в такому випадку може полягати в корекції репарації, яка відповідає нормі репараційних процесів.

Настільки значне число гіпотез про природу радіостійкості і її модифікації свідчить, з одного боку, про ще не переборені експериментальні труднощі у дослідженні механізмів модифікації, а з іншого боку – про очевидну множинність цих механізмів.

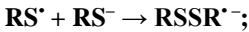
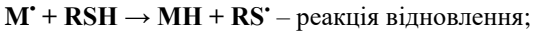
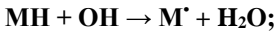
Радіопротекторні ефекти. У дослідах з рослинами досліджена дія багатьох речовин, що виявляють радіопротекторні властивості відносно мікроорганізмів, клітин тварин і людини. З таких сполук найбільшою ефективністю відрізняються органічні речовини, у молекулі яких мається сульфгідрильна група. Серед цих речовин радіопротекторну дію на рослини мають аміноетилізотіуроній (АЕТ), Британський антилюїзит (БАЛ), дитіопропанол, глутатіон, тіосечовина, цистамін, цистеамін (β -меркаптоетиламін), цистеїн, цистін.

Дія сульфгідрильних сполук на рослини була виявлена ще на початку 50-х рр. дослідях на корінцях цибулі, на які під час опромінення впливали цистеїном. За виходом хромосомних аберацій в апексах коренів традесканції виявляється радіопротекторна дія глутатіону, найбільш ефективна концентрація якого складає $3 \cdot 10^{-4}$ М. На цій же рослині виявляють сильну захисну дію цистеїну та тіосечовини. Так, вихід хромосомних аберацій у клітинах апікальної меристеми кореня за дії глутатіону зменшувався на 60 %.

Радіопротекторний ефект залежить від того, у який момент щодо опромінення радіопротектори вводили в рослину. Найбільша радіопротекторна дія виявляється у тому випадку, якщо радіопротектор міститься у клітині під час її опромінення. Разом з тим сульфгідрильні сполуки виявляють не тільки

профілактичний, але і терапевтичний радіопротекторний ефект. Радіопротекторний ефект залежить від дози опромінення. Радіопротекторна дія сульфгідрильних сполук, безсумнівно, пов'язана з їхньою участю в радіаційно-хімічних реакціях, які відбуваються з киснем, ніж обумовлюється відсутність радіопротекторних ефектів для цих сполук у тому випадку, коли опромінення проводиться в безкисневому середовищі. Тому є підстави пов'язувати радіопротекторний ефект сульфгідрильних сполук зі зменшенням коефіцієнта кисневого посилення.

У загальному вигляді радіопротекторний ефект можна описати такими реакціями:



$\text{M}^{\bullet} \rightarrow \text{N}^{\bullet}$ – одномолекулярна реакція, що веде до виникнення нерепарабельного ушкодження.

Тут М – молекула-мішень; R-SH – радіопротектор; N – необоротного ушкоджена молекула.

Механізм перехоплення вільних радикалів знаходить повне підтвердження в результатах досліджень на модельних системах, у яких сульфгідрильні сполуки чинять захисну дію, зменшуючи концентрацію вільних радикалів молекул.

Не виключені механізми радіозахисної дії сульфгідрильних сполук, які відрізняються від перехоплення вільних радикалів. Розглядається гіпотеза, відповідно до якої сульфгідрильні сполуки, зв'язуючись з лужними і кислими мембранно-зв'язаними фосфатазами, перешкоджають їхньому вивільненню під час опромінення, завдяки чому не відбувається гідролізу ДНК, який звичайно супроводжує опромінення організму у високих дозах.

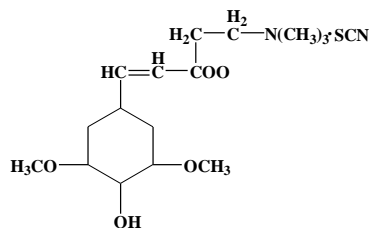
Радіопротекторну дію виявляють і інші відновники: гіпосульфїт, метабісульфїт і гідросульфїт натрію. Радіозахисна дія аскорбінової кислоти та інших відновників, очевидно, обумовлена декількома механізмами: прямою участю як донорів електрона і протонів у радіаційно-хімічних реакціях, впливом на рівень ендогенних тіолів і шляхом «біохімічного шоку». Речовини-антиокислювачі, антиоксиданти виявляють помітні радіопротекторні властивості, що, цілком ймовірно, обумовлено уповільненням окислення молекулярним киснем відповідних продуктів або пригніченням ланцюгових реакцій автоокислення ліпідів. Ефективними радіопротекторами групи антиоксидантів є каротин, ефіри галової кислоти (галати), токофероли.

Серед радіопротекторів зустрічаються мітогічні отрути та мутагени. Здавалося б, ці речовини підсилюють променеве ураження, тому що їхня дія

звичайно нагадує ефекти, характерні для променевої реакції. Проте за певних умов ці речовини чинять радіопротекторну дію, яка обумовлена уповільненням просування клітин за мітотичним циклом, індукцією репараційних процесів. Тому прояв радіопротекторних властивостей ряду сполук сполучається з їхньою мутагенністю або антимутагенністю.

Природні радіопротекторні речовини рослин. Багато з речовин, яким властиві радіопротекторні властивості, містяться в рослинах як природні компоненти їхніх біохімічних систем. Ці речовини можуть виконувати функції нативних радіопротекторів або надавати рослинним органам, у яких містяться ці речовини, радіопротекторні властивості. Дійсно, у рослин у складі вільних амінокислот зустрічаються цистеїн, цистін, метіонін, серед пептидів – глутатіон, містяться деякі спирти, ліпоєва кислота, вільні нуклеотиди, які також виявляють радіопротекторну дію, нуклеотидтрифосфати, аскорбінова кислота та інші сполуки. Тому витяжки з деяких рослин виявляють радіопротекторні властивості. Досить помітно підвищує радіостійкість клітин кореневої меристеми екстракт із дріжджів, у якому міститься багато речовин з радіопротекторними характеристиками: глутатіон, деякі ароматичні амінокислоти, урацил, гуанін, інші попередники нуклеїнових кислот і АТФ.

Радіопротекторні властивості виявлені у екстрактів з листя тютюну. Екстракт із радіостійкої водорості плектонеми (*Plectonema boryanum*) чинить істотний захист від променевого ураження, що продемонстровано на ізольованих коренях рослин. Водні витяжки з радіостійкого насіння капустияних виявляли радіопротекторну дію на опромінені проростки кормових бобів. Одним з факторів, які визначають високу радіостійкість капустияних рослин, вважають наявність в тканинах цих рослин синаптину. Це речовина широко поширена серед капустияних рослин, у яких вміст його досягає 1 % і вище.



Радіопротекторна дія синаптину виявляється у локалізації електронзбудженого стану на радіопротекторі. Очевидно, під час вивчення радіостійких рослин можуть виявлятися нові радіопротектори.

Можливо, певне значення в радіопротекторних ефектах, які виявляються екстрактами з рослинних тканин, обумовлене наявністю в них деяких ферментів – каталази, пероксидази, антиоксидантів, іонів деяких металів. Звичайно, радіопротекторну роль можуть відігравати і сполуки, які обумовлюють гіпоксивний стан клітин.

Такі властивості має, наприклад, леггемоглобін. Виявлена радіопротекторна дія фітогемаглютину. Ряд кофакторів метаболізму, сприяючи ряду біосинтетичних процесів, позитивно впливає на репарацію ДНК або на підвищення концентрації нативних тіолів.

Іони металів як модифікатори променевого ураження. Виразну модифікацію, яка послаблює прояв променевої реакції у рослин, виявляють іони ряду металів. За введення в насіння рослин під час намочування перед опроміненням солей заліза (II) і (III), марганцю (II), нікелю, натрію, калію, стронцію, магнію, кальцію спостерігається ослаблення викликаного опроміненням γ -радіацією гальмування росту і формоутворення у проростків гороху. Концентрації хлоридів цих металів 0,01–0,0001 М виявилися достатніми, щоб проявився радіопротекторний ефект. Іони металів впливають, хоча і слабше, ніж цистеамін, але все-таки цілком помітно. При цьому більш помітною була дія у випадку обробки насіння перед опроміненням; з розтяганням розриву між обробкою насіння і опроміненням ефект послаблявся.

Радіомодифікуюча дія фітогормонів. Фітогормони і їхні штучні аналоги відрізняються високою радіомодифікуючою активністю. У дії фітогормонів на опромінення рослини варто вбачати два аспекти. По-перше, під впливом опромінення в рослині може зменшуватися вміст ендогенних регуляторів росту, і додавання в середовище екзогенних фітогормонів, компенсуючи збиток, нанесений опроміненням, відновлює фітогормональний статус, полегшуючи тим самим пострадіаційне відновлення шляхом репуляції та регенерації. Крім того, під впливом екзогенних фітогормонів змінюються корелятивні ростові зв'язки у рослині, що також зміцнює тканинні пострадіаційні відбудовні процеси.

По-друге, за дії фітогормонів перед опроміненням через активацію меристем радіостійкість рослини послаблюється. Таким чином, залежно від моменту дії фітогормонів і характеру відповіді на них рослини можна спостерігати позитивну і негативну модифікацію радіобіологічних ефектів.

Отже, у дії фітогормонів на прояв радіобіологічної реакції у рослин можна вбачати такі компоненти:

1) компоненту, пов'язану з хімічними властивостями молекул фітогормонів, завдяки яким вони можуть виявляти радіопротекторну або радіосенсибілізуючу дію;

2) компоненту, обумовлену непрямою дією фітогормонів на стан хроматину і нагромадження нативних радіопротекторів;

3) компоненту, яка відбиває власне фітогормональний вплив сполуки, опосередкований зміною структури клітинних циклів у меристемах.

**ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ
ТА САМОКОНТРОЛЮ**

1. Наведіть характеристику радіоактивних випромінювань. Які з випромінювань належать до некорпускулярних, а які – до корпускулярних?
2. Які кількісні характеристики іонізуючих випромінювань Ви знаєте? Наведіть їхню характеристику.
3. Охарактеризуйте дію іонізуючих випромінювань на рослини.
4. Що таке близькі та віддалені ефекти дії випромінювань? На яких рівнях організму вони проявляються?
5. Дайте характеристику факторам-модифікаторам дії випромінювань.
6. Які з модифікаторів дії випромінювань можуть підсилювати ушкодження рослин? Наведіть приклади.
7. Дайте характеристику модифікаторам дії випромінювань, які знижують радіаційні ефекти.
8. Наведіть характеристику природних модифікаторів дії випромінювань.

10 ВИКОРИСТАННЯ РОСЛИН ДЛЯ ОПТИМІЗАЦІЇ ДОВКІЛЛЯ

10.1. ФУНКЦІЇ РОСЛИН У АНТРОПОГЕННО ТРАСФОРМОВАНИХ РЕГІОНАХ

Зелені насадження у антропогенно трансформованих регіонах виконують значну роль, яка зводиться, насамперед, до впливу на склад, чистоту та іонізацію повітря, сприяння оздоровленню навколишнього середовища; поліпшення мікроклімату територій; значною мірою пом'якшення несприятливого впливу сильних вітрів. Озеленення є ефективним засобом боротьби із промисловим шумом. Рослини беруть участь в інженерному благоустрої та меліорації територій; служать ефективним засобом боротьби з вітровою та водною ерозією ґрунту; сприяють архітектурно-планувальній і просторовій організації промислових та селітебних територій. Озеленення також підвищує художні якості промислової забудови та надають населеним місцям своєрідності і виразності. Вивчення архітекторами властивостей і особливостей зелених насаджень дає можливість найбільш повно використовувати рослинний матеріал для формування оптимального для трудової діяльності людини середовища (рис. 68).

Вплив зелених насаджень на склад повітря здійснюється насамперед за посередництва хлорофілу – зеленого пігменту листя, який поглинає світлову енергію Сонця, а за її допомогою здійснює процес фотосинтезу. Цей процес створює харчові ресурси для тварин і людини. Саме завдяки фотосинтезу рослинами поглинається діоксид вуглецю та виділяється кисень, кількість якого в атмосфері збільшується від 0 до 21 %, що створює умови існування для всіх аеробних організмів.

Крім того, завдяки автотрофному живленню разом з вуглекислим газом рослини здатні поглинати велику кількість забруднювачів, утворюючи своєрідний потужний фільтр. Так, на озелених територіях концентрація газоподібних токсикантів знижується на 20–30 %. 1 га деревних рослин здатний поглинути до 30–40 кг сірчистого ангідриду. Рослини також ефективно вловлюють пил та інші зважені частки з повітря. Істотним фактором є й те, що рослинний покрив (у тому числі й трав'янисті газони) запобігає утворенню поверхонь відкритого ґрунту, що порожать. Установлено, що зелені насадження затримують від 21 до 86 % пилу, що перебуває в повітрі; у безлистому стані деревинно-чагарникові насадження також знижують запиленість повітря під кронами до 40 %.

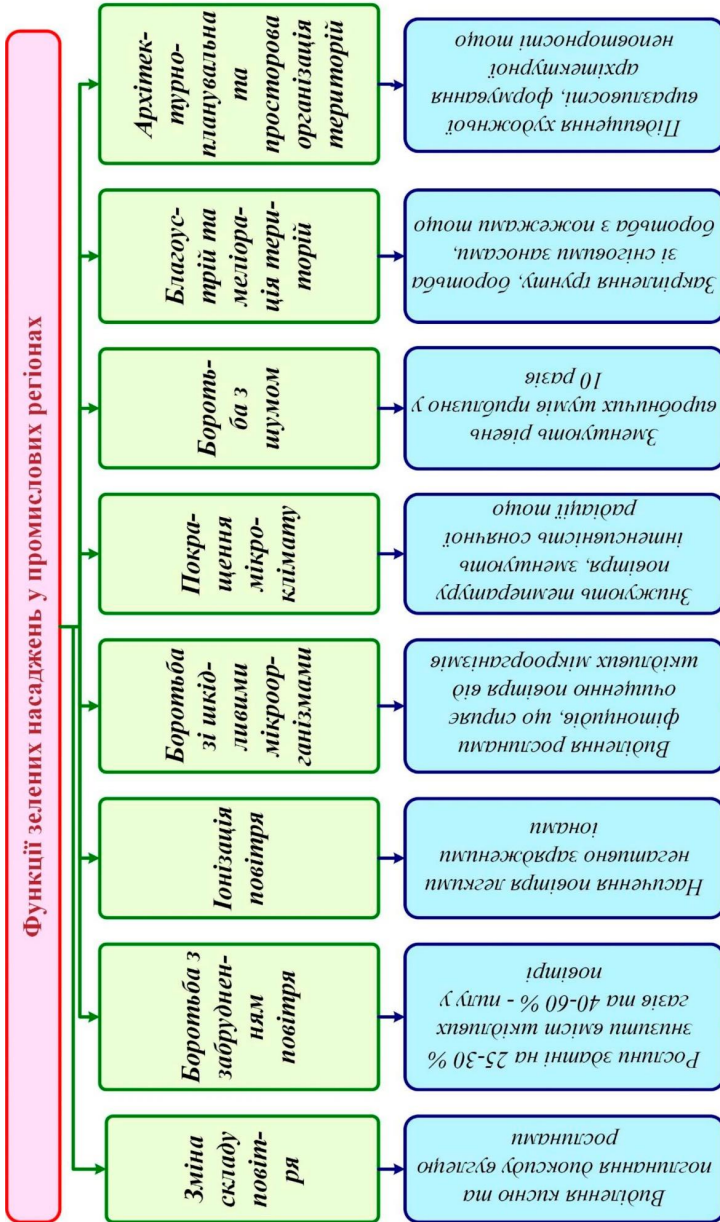


Рис. 68 – Функції рослин у антропогенно трансформованому середовищі

У різних рослин поглинаючі властивості неоднакові та залежать, насамперед, від фактури поверхні листя: деревні породи із шорсткуватими, зморшкуватими й опушеними листками краще затримують зважені частки. Ефективні в пілозатриманні береза пухнаста, дуб пухнастий, липа серцелиста, калина гордовина, катальпа, маслинка вузьколиста, маклюра, шовковиця тощо.

На функціональний стан організму людини сприятливо впливають легкі негативні іони, що виділяються рослинами. Вони сприяють діяльності дихальної й серцево-судинної систем людини. Позитивно заряджені важкі іони несприятливі для людини. Установлено, що на озелених територіях – у лісі, у парку – іонізація повітря більш висока, ніж на неозелених. До того ж, серед зелені збільшується кількість легких негативних іонів і зменшується число важких позитивних іонів. Ступінь впливу на іонізацію повітря залежить від породного складу, повноти й віку насаджень. Дослідженнями встановлено, що найбільш ефективні в підвищенні числа легких іонів у повітрі робінія звичайна, берези карельська, тополелиста і японська, дуби червоний та звичайний, ялина звичайна, верби біла та вавилонська, клени срібlistий та червоний, модрина сибірська, ялиця, горобина звичайна, сосна звичайна, бузок, тополя чорна, туя західна тощо. Найбільш сприятливий вплив на іонізацію повітря виявляють змішані хвойно-листяні насадження.

Повітря міст, на території яких недостатньо зелених насаджень, містить у десятки разів більше хвороботворних мікроорганізмів, ніж повітря неурбанізованих територій. Разом з тим, бактеріальна забрудненість повітря на території зелених масивів – лісопарків, парків і садів – є значно меншою, ніж на неозелених вулицях і площах. Це пояснюється тим, що багато рослин виділяють особливі леткі органічні сполуки – фітонциди, які вбивають мікроорганізми та сприяють оздоровленню довкілля, що сприяє покращенню умов існування людей. Бактерицидні властивості мають практично всі види дерев і чагарників, у тому числі: робінія звичайна, акація ленкоранська, барбариси, оксамит амурський, берези бородавчаста та паперова, груша (різні види), гледичія колюча, граб звичайний, дуби червоний і звичайний, ялини колюча та звичайна, жасмин, жимолость блискуча, верба біла плакуча, калина звичайна, гіркокаштан кінський, клени срібlistий, червоний, гостролистий і ясенелистний, модрина сибірська, липи крупнолиста та дрібнолиста, яловець козацький, горіхи волоський, сірий і чорний, ялиця, платан східний, бузок звичайний, сосна кримська та звичайна, тополі канадська, срібlistа і туркестанська, черемшина звичайна, шовковиця, яблуня. Мають також фітонцидну активність і трав'янисті рослини – газонні трави, квіти і ліани.

Органічні речовини, що виділяються рослинами, не тільки мають бактерицидні властивості, але і впливають на багато біологічних процесів, що відбуваються в організмі тварин і людини. Ці властивості зелених насаджень, як і їхню здатність підвищувати в повітрі кількість легких іонів, слід максимально використовувати під час проектування озеленення промислових територій.

Серед зелених насаджень створюється сприятливий для людини тепловий режим. Це пояснюється тим, що листя дерев і чагарників, а також трав'янисті рослини відбивають значно більше енергії, ніж ґрунт, покриття доріг та стіни будинків; листя та стебла пропускають певну частину енергії, тому що мають деяку прозорість; рослини поглинають частину енергії й лише в незначних кількостях її випромінюють. Для різних видів дерев і чагарників альbedo зеленого листя коливається від 8 до 46 % залежно від його щільності, розміру й форми. Альbedo луків і лісів коливається для різних ділянок видимого спектра від 2 до 50 %. Істотним є те, що в інфрачервоній області альbedo рослинного покриву, як правило, високі й сягають 90 %.

Ступінь відбиття, проходження й поглинання світлової енергії для різних порід дерев і чагарників різна і змінюється залежно від форми, величини, особливостей будови та забарвлення листя, а також від форми і щільності крони. Так, клен гостролистий, дуб звичайний, гіркокаштан кінський, яблуня сибірська та осика, листя яких відбиває 50 % і більше світлової енергії, є найбільш ефективними в регулюванні теплового режиму. Деревя, чагарники, газони та інші трав'янисті рослини пом'якшують температурний режим ґрунту, зменшуючи проникнення сонячних променів на поверхню та захищаючи від пегріву. Влітку відмінність між середніми добовими температурами ґрунту в зелених насадженнях становить 3,7 °С, а на ґрунті без рослинного покриву – 13,7 °С.

Насадження регулюють вологість повітря: за низької вологості повітря рослини підсилюють транспірацію, а за високої – водяна пара конденсується з повітря на більш прохолодній поверхні листя. Саме цим пояснюється те, що влітку відносна вологість повітря в лісі на 29–30 % більше, ніж серед міської забудови, а на озелененому бульварі та у сквері – на 16 % вище, ніж у дворі, позбавленому рослинності. Радіус впливу рослин на вологість повітря обмежений: насадження відчутно збільшують вологість повітря в межах відстані, що дорівнює 10–12 їхнім висотам. Цю обставину слід враховувати під час вирішення містобудівних завдань і, насамперед, під час озеленення житлових територій, місць відпочинку, ділянок дитячих установ, шкіл, розташованих у районах з недостатньою вологістю повітря.

Зелені насадження впливають на рухливість повітря – вони пом'якшують несприятливий вплив сильних вітрів, а також створюють умови для аерації територій. Для міст, розташованих у районах зі спекотним, теплим і помірним кліматом, велике значення мають вертикальні та горизонтальні аераційні потоки повітря, що сприяють провітрюванню території, очищенню атмосфери від забруднювачів, що створює більш комфортні умови для жителів. Формуванню таких потоків у приземному шарі повітря сприяють зелені насадження: ділянки промислової території, що не мають озеленення, вдень нагріваються більше, ніж суміжно розташовані озеленені ділянки, що приводить до виникнення над ними висхідних гравітаційних потоків повітря, а також до переміщення прохолодного й більш чистого повітря із зелених масивів на неозеленені ділянки. У зв'язку з тим, що зелені насадження охолоджуються повільніше, ніж оголена земля, дорожні покриття й стіни будинків, уночі виникає зворотний процес, що сприяє провітрюванню масивів зелених насаджень.

Таким чином, раціонально побудовані системи озеленення промислової зони створюють умови для природного провітрювання територій, оздоровлення повітряного середовища й поліпшення мікроклімату. Зелені масиви сприяють очищенню повітря від пилу, охолодженню, зволоженню, а також насиченню його леткими негативно зарядженими іонами, які необхідні людині.

Одна з найважливіших гігієнічних проблем на промислових майданчиках підприємств – боротьба із шумом. Шум знижує продуктивність праці, сприяє розвитку важких захворювань центральної нервової, серцево-судинної, травної, ендокринної та інших систем і органів людини. Тривалий систематичний вплив шуму викликає не тільки функціональну зміну нервових клітин, що сприймають звук, але і загальну зміну функціонального стану центральної нервової системи з усіма небажаними наслідками. Шум – один з найбільш несприятливих факторів довкілля. Дослідженнями фахівців встановлено, що стан серцево-судинної системи під впливом шуму до 40–55 дБ суттєво не змінюється; подальше підвищення рівня шуму позначається негативно. У зв'язку із цим рівень шуму не повинен перевищувати 50 дБ. Зелені насадження є одним з найефективніших засобів боротьби із шумом: листяні крони дерев поглинають до 26 % звукової енергії, а близько 74 % цієї енергії відбивають і розсіюють. Встановлено, що інтенсивність шуму на озелених тротуарах є в 10 разів меншою, ніж на неозелених.

10.2. БЛАГОУСТРІЙ ПРОМИСЛОВИХ ТЕРИТОРІЙ

Благоустрій промислових територій багато в чому визначають санітарно-гігієнічні, функціональні й естетичні якості забудови. Аналіз матеріалів обстеження стану промислових територій показує, що комплексний благоустрій на промислових територіях виконує різні функції: санітарно-гігієнічну, виробничу, господарсько-експлуатаційну, архітектурно-композиційну й психолого-емоційну. Усі вони взаємозалежні, тому під час організації благоустрою промислових територій насамперед повинні бути визначені головні й супідрядні за своїм відносним значенням функції кожного з елементів комплексного благоустрою. Основними вимогами доцільності благоустрою промислових територій є функціональна обґрунтованість, економічність і задоволення естетичних вимог. Благоустрій промислових територій залежить від кількості й характеру розміщених на них промислових підприємств, впливу їх на навколишнє середовище, розміщення в структурі міста, географічного району тощо.

Основними факторами, що впливають на прийоми комплексного благоустрою промислових територій, є: містобудівні, архітектурно-планувальні, промислово-виробничі, санітарно-гігієнічні, природно-кліматичні й економічні. Важливість обліку кожного з них визначають конкретні умови. Окремі фактори не тільки діють спільно, але й впливають один на одного. Крім того, вони змінюються із часом, особливо промислово-виробничі й санітарно-гігієнічні. *Містобудівні фактори* враховують розміщення промислового району в структурі міста, вантажні, пасажирські й пішохідні зв'язки з містом, іншими підприємствами, місцями видобутку сировини тощо. *Архітектурно-планувальні* – об'ємно-планувальний устрій промрайону та окремих підприємств, архітектуру будинків і споруджень, дизайн відкритого технологічного та інженерного устаткування, місцеві традиції архітектури і ландшафтної архітектури. *Промислово-виробничі фактори* пов'язані з характером і масштабом підприємства. Вони значно впливають на планування озеленення, добір елементів благоустрою, організацію короточасного відпочинку тощо. Тому, під час проектування слід враховувати потужність підприємства та технологію виробництва, промисловий транспорт, кількість і склад трудящих, умови праці, насиченість території інженерними і технологічними комунікаціями, пожежну та вибухову небезпеку тощо. *Санітарно-гігієнічні фактори* враховують санітарну категорію підприємства, джерела виробничих шкідливих речовин, їхній склад і концентрацію, а також зону поширення їх, аераційні особливості територій і їхню інсоляцію.

Природно-кліматичні фактори враховують особливості клімату та мікроклімату місцевості, рельєфу, ґрунту (ґрунтоутворної породи, склад, родючість і вологість, рівень ґрунтових вод), наявність водойм, зелених насаджень (види насаджень, видовий склад та властивості). Облік *економічних факторів* під час проектування благоустрою промислових територій сприяє зниженню вартості будівництва. Економічність досягається шляхом правильного формування рельєфу, виправданого добору конструкції і площі під дорожні та пішохідні покриття, завчасної підготовки території під посадку зелених насаджень із забезпеченням необхідних ґрунтових умов і з використанням знятого під час будівництва родючого шару ґрунту. Важливим є застосування стандартного посадкового матеріалу, газостійких місцевих деревних і чагарникових порід, використання в основному багаторічних квітів, стійких трав для газонів, застосування уніфікованих збірних об'єктів малої архітектури тощо.

10.3. АРХІТЕКТУРНО-ПЛАНУВАЛЬНІ ОСНОВИ КОМПЛЕКСНОГО БЛАГОУСТРОЮ ТЕРИТОРІЙ ПІДПРИЄМСТВ

Верстатобудівна та інструментальна промисловість. Підприємства верстатобудівної та інструментальної промисловості розміщуються в промислових районах або на окраїні селитебних територій міста. За санітарною класифікацією вони належать до IV і V класів шкідливості, а ті, що мають у своєму складі ливарні цехи, – до III класу. Залежно від потужності такі підприємства займають територію в середньому 3–25 га, середня щільність забудови 40–50 %. На територіях нових заводів домінує в основному один будинок, у якому блокується ряд цехів, що раніше розташовувалися окремо, але зустрічаються й невеликі будинки допоміжного значення, які за проти-пожежними і санітарними нормами не можуть бути поєднані з основною будівлею (енергоблок, градирня, резервуари, склади горючих матеріалів тощо). Основні виробничі цехи верстатобудівних заводів у більшості випадків одноповерхові, а інструментальних – одноповерхові й багатоповерхові (рис. 69).

Приладобудівна та радіоелектронна промисловість. Підприємства цієї галузі промисловості за характером виробництва можна поділити на дві групи. До першої належать підприємства, що не мають за умовами технологічного процесу герметизованих виробничих приміщень, – вони спеціалізуються на випуску електровимірювальних і інших приладів, годинників,

Використання рослин для оптимізації довкілля

телевізорів, магнітофонів, радіоприймачів тощо. До другої групи належать підприємства, у складі яких є цехи зі строгим технологічним режимом і де висуваються високі вимоги до чистоти повітря на робочих місцях. На цих підприємствах виробляють напівпровідникові прилади, електронно-промислові трубки, приймально-підсилювальні лампи, електровакуумні прилади, фотоелементи.

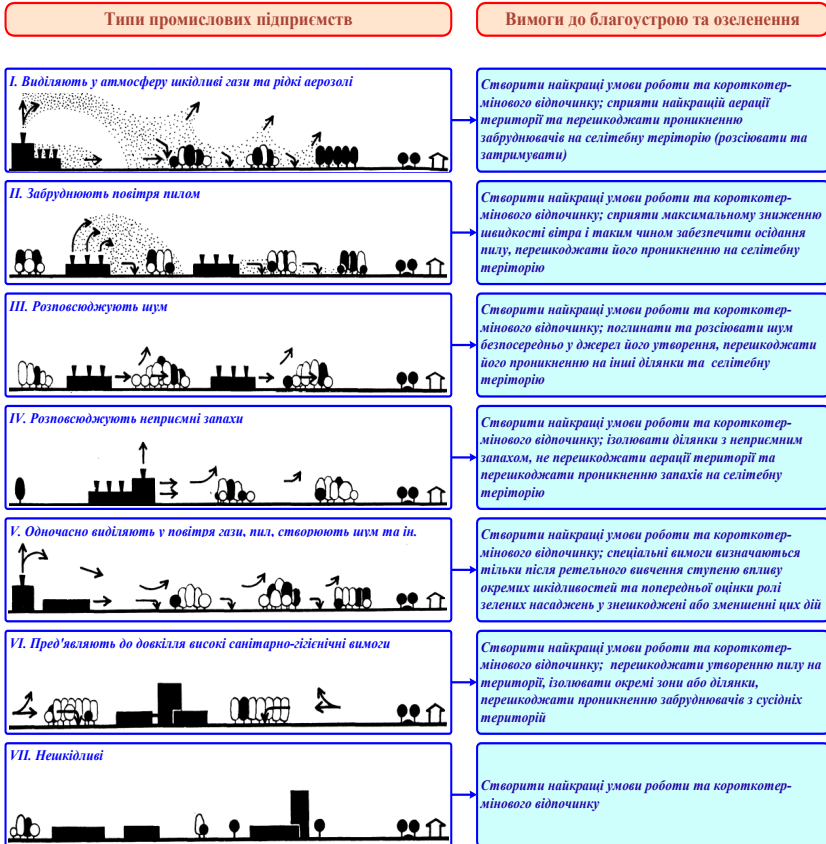


Рис. 69 – Типи санітарно-захисних зон (за Яковлевасом-Матецькісом)

Для приладобудівних і радіоелектронних заводів, що належать за санітарною класифікацією виробництв до V класу шкідливості, необхідна санітарно-захисна зона в 50 м, отже, вони можуть розташовуватися безпосередньо у селітебній частині міста. Великі міста з їхньою забрудненою

атмосферою негативно діють на особливо точні виробництва. На підприємствах точного приладобудування та радіоелектронної промисловості рекомендується створити таку систему озеленення, яка перешкождала б утворенню пилу на території заводу, ізолювала виробничу зону з герметизованими цехами від підсобної та складської зон, від вулиці тощо. Для цього необхідно на території підприємства звести до мінімуму площі, які не мають твердого покриття. Озеленення всієї іншої території слід здійснювати шляхом створення стійкого газону. За периметром підприємств, де це можливо, необхідно насаджувати рослини, які не продуваються, наприклад, у вигляді великих груп. Біля цехів, до яких висуваються високі вимоги до чистоти повітря, слід створювати зелені простори завширшки не менше 30 м. Озеленення основного проїзду по території заводу слід вирішувати за прикладом міської вулиці. Поблизу цехів з точним виробництвом не можна влаштовувати квітники (однолітники, розарії), садити фруктові дерева, догляд за якими вимагає частого та періодичного розпушування ґрунту і оголення його поверхні. Для озеленення територій підприємств, що вимагають особливої чистоти повітря, забороняється використовувати деревні, чагарникові та квіткові рослини, що мають опушене насіння, багате на волокнисті речовини і велику кількість пилку. На територіях таких підприємств рекомендується створювати водойми та різне водне обладнання (наприклад, фонтани), що запобігає переносу пилу і сприяє створенню комфортного мікроклімату.

Хімічна промисловість. Хімічна промисловість у зв'язку з різноманітністю асортиментів продукції має сотні галузей і виробництв: заводи мінеральних добрив, сірчаноокислотні, азотні, хлорні, содові, нафтоперегінні, пластичних мас, фабрики штучного волокна тощо. Вони займають площі від декількох гектарів до сотень гектарів, забудова територій становить 30–40 %. Підприємства в більшості випадків належать до I і II класів шкідливості. Підвіз сировини, транспортування готової продукції й обслуговування допоміжних об'єктів (ТЕЦ, ремонтні бази) вимагають обладнання залізничних під'їзних колій. Планувальна структура генплану чітка, територія поділяється на зони та розбивається на окремі квартали. На території підприємства можна виділити адміністративно-суспільну, виробничу, підсобну та складську зони. Технологія підприємств постійно удосконалюється, що спричиняє часті перебудови і розширення цехів. Підприємства хімічної промисловості відрізняються високою шкідливістю виробництв, пожежо- і вибухонебезпечністю, розвинутою мережею підземних і наземних комунікацій, будинками різного об'єму, розміщенням значної частини технологічного устаткування на відкритих майданчиках тощо. Більшість хімічних

підприємств викидають в атмосферу значну кількість різних газів і аерозолів. Гази та аерозолі, що втримуються в повітрі, проникають у невиробничі приміщення (заводоуправління, лабораторії, їдальні), внаслідок чого погіршуються умови праці та відпочинку працівників. Тому важливого значення набувають питання, пов'язані з оздоровленням атмосферного повітря на промислових територіях. На територіях хімічних підприємств, що виділяють в атмосферу шкідливі газы та рідкі аерозолі, повинна бути створена система зелених насаджень, яка сприяла б аерації території, розсіюванню шкідливих речовин, перешкождала їхньому проникненню в житлову зону і поліпшувала умови праці й короткочасного відпочинку робітників. Основу озеленення територій таких підприємств повинен становити газостійкий газон з невеликим включенням дерев і чагарників. Деревя слід розміщувати на території поодинокі або невеликими групами (3–5 дерев), чагарники – нещільними групами. Найбільш придатні для цієї мети газостійкі дерева з ажурними кронами та високим штамбом, а також низькорослі чагарники. Для декорування стін слід широко використовувати вертикальне озеленення. На такого типу територіях не рекомендується висаджувати садові дерева і ягідні чагарники.

Текстильна промисловість. Підприємства текстильної промисловості – це або окремі фабрики (бавовняний комбінат, прядильна, ткацька, оздоблювальна фабрики тощо), або фабрики, об'єднані у великі текстильні комбінати, або навіть у текстильні промрайони. Вони займають площу від декількох до ста та більше гектарів, щільність забудови території – 60 % і більше. За санітарною класифікацією ці виробництва належать до IV і V класів шкідливості. До III класу шкідливості належать оздоблювальні фабрики. На текстильних підприємствах зайнята велика кількість працівників (від 2 до 20 і більше тис.), причому близько 70 % жінок. Вантажобіг на підприємствах середній, здійснюється залізницею та автомобільним транспортом.

Під час вирішення благоустрою і озеленення текстильних підприємств, враховуючи велику кількість працюючих, особливу увагу слід приділяти організації підходів і під'їздів до підприємства, розміщення засобів індивідуального транспорту, правильному влаштуванню місць короткочасного відпочинку на заводській території з урахуванням характеру праці. На підприємствах з великою щільністю забудови місця відпочинку рекомендується, наприклад, улаштувати на пласких дахах цехів.

Будівельна промисловість. У цю галузь промисловості в основному входять підприємства, що випускають готові до монтажу конструктивні елементи будинків і споруд: заводи залізобетонних виробів, домобудівні й

деревообробні комбінати, заводи будівельних металоконструкцій тощо. За санітарною класифікацією виробництв вони належать до IV класу шкідливості. Розміщуються підприємства будівельних деталей відокремлено, поодиночі, в основному в промислових районах або на границі із селітебною територією. Вони займають територію від 10 до 90 га. Відсоток забудови території, залежно від потужності та об'єму виробництва підприємства, становить 40–50 %. Вантажобіг на підприємствах цього типу дуже великий, у більшості випадків сировину доставляють залізницею, а готову продукцію вивозять автотранспортом. Велику площу займають складські майданчики.

На цих підприємствах повинна бути створена така система зелених насаджень, яка сприяла б зниженню запиленості та шуму на території, перешкождала їхньому проникненню на селітебну територію міста. З цією метою у виробничій, підсобній і складській зонах, а також навколо них треба висаджувати щільні зелені посадки у вигляді великих груп, масивів і смуг, які знижують швидкість вітру і сприяють осіданню пилу. Пилозахисні насадження слід розміщувати з урахуванням напрямку переважних вітрів так, щоб виробничі цехи та складські майданчики перебували в зоні аеродинамічної тіні зелених насаджень. Найбільш ефективний вплив у літній і зимовий час виявляють на повітряний потік щільні смуги завширшки близько 24 м.

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ ПІДГОТОВКИ ТА САМОКОНТРОЛЮ

1. Які основні функції виконують рослини у антропогенно трансформованому середовищі? Наведіть їхню коротку характеристику.
2. Які вимоги до рослин висувуються різними типами підприємств?
3. На які класи за шкідливістю для довкілля поділяються промислові підприємства? Які розміри санітарно-захисних зон встановлені для цих класів підприємств?
4. Наведіть характеристику типів санітарно-захисних зон. Як здійснюється озеленення різних типів СЗЗ?
5. Як здійснюється добір рослин для озеленення територій промислово забруднених зон?

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Алина Б. А. Воздействие хлоридного засоления на состояние хлопчатоплодов ячменя и кукурузы / Б. А. Алина, Н. П. Чернобай // Известия НАН Республики Казахстан. Серия биологическая и медицинская. – 1995. – № 5 (191). – С. 43–51.
2. Алина Б. А. Влияние засоления на реакции фотофосфорилирования хлоропластов растений / Б. В. Алина, Б. Г. Беймухашева // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17–19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 34.
3. Аллахвердиев С. Р. Фотосинтетическая деятельность растений хны в условиях засоления / С. Р. Аллахвердиев, А. Г. Четвериков // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17–19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 21.
4. Войтюк Б. Ю. Галофільна рослинність Північно-Західного Причорномор'я (синтаксономія, сучасний стан, напрямки трансформації, охорона та використання): автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05 / Б. Ю. Войтюк; Київ. нац. ун-т ім. Т. Шевченка. – К., 2005. – 24 с.
5. Галицкий З. А. Радиобиология: курс лекций / З. А. Галицкий. – Гродно: ГрГУ, 2001. – 204 с.
6. Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / П. А. Генкель. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
7. Гродзинский Д. М. Радиобиология растений: монография / Д. М. Гродзинський; отв. ред. И. Н. Гудков; АН УССР; Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного. – К.: Наук. думка, 1989. – 384 с.
8. Гродзинский Д. М. Радиобиология растений: монография / Д. М. Гродзинський; отв. ред. И. Н. Гудков; АН УССР; Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного. – К.: Наук. думка, 1989. – 384 с.
9. Гудзь В. П. Землеробство з основами ґрунтознавства і агрохімії: підручник / В. П. Гудзь, А. П. Лісовал, В. О. Андрієнко, М. Ф. Рибак. – К.: Центр учбової літератури, 2007. – 408 с.
10. Древесные насаждения в оптимизации техногенной и реакционной среды приазовья / отв. ред. Е. Н. Кондратюк. – К.: Наук. думка, 1992. – 94 с.
11. Екологічна біохімія: навч. посіб. / В. М. Ісаєнко, В. М. Войціцький, Ю. Д. Бабенюк та ін. – К.: Книжкове вид-во НАУ, 2005. – 440 с.

12. Екологія: підручник для студентів вищих навчальних закладів / кол. авторів; за заг. ред. О. Є. Пахомова. – Харків: Фоліо, 2014. – 666 с.
13. Жарінов В. І. Агроекологія: термінологічний та довідковий матеріал: навч. посіб. / В. І. Жарінов, С. В. Довгань. – К.: «Аграрна освіта», 2009.– 328 с.
14. Журба Т. П. Влияние хлоридного засоления на метаболизм растений риса в онтогенезе / Т. П. Журба, Н. В. Воробьёв // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17–19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 92.
15. Загрязнение воздуха и жизнь растений / под ред. М. Трешоу. – Л.: Гидрометеоздат, 1988. – 424 с.
16. Защитные механизмы растений / Б. Дж. Деверолл. – М.: Колос, 1979. – 128 с.
17. Иванов В. Б. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия / В. Б. Иванов, Е. И. Быстрова, И. В. Серегин // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 3. – С. 445–454.
18. Илькун Г. М. Газоустойчивость растений / Г. М. Илькун. – К.: Наук. думка, 1971. – 147 с.
19. Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения / Г. М. Илькун. – К.: Наук. думка, 1978. – 248 с.
20. Кабанов В. В. Влияние NaCl на содержание и синтез нуклеиновых кислот в листьях гороха / В. В. Кабанов, Е. И. Ценов, Б. П. Строгонов // Физиология растений. – 1973. – Т. 20 (Вып. 3). – С. 466–472.
21. Кахнович Л. В. Влияние хлоридного засоления на фотосинтетический аппарат и биохимический состав клубней картофеля / Л. В. Кахнович, А. А. Дорошевич // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17–19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 22.
22. Климачев Д. А. Изменение процесса фотосинтеза пшеницы в условиях засоления NaCl и обработки фитогормонами / Д. А. Климачев, С. А. Кузнецова, В. Т. Старикова // Вестник МГОУ. Серия «Естественные науки». – 2012. – № 3. – С. 20–24.
23. Кондратюк Е. Н. Промышленная ботаника / Е. Н. Кондратюк, В. П. Тарабардин, В. И. Бакланов, Р. И. Бурда, А. И. Хархоша. – К.: Наук. думка, 1980. – 260 с.
24. Коршиков И. И. Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой. Устойчивость. Фитоиндикация. Оптимизация / И. И. Коршиков,

В. С. Котов, И. П. Михеенко, А. А. Игнатенко, Л. В. Чернышова. – К.: Наук. думка, 1995. – 182 с.

25. Кудряшов Ю. Б. Радиационная биофизика (ионизирующие излучения) / Ю. Б. Кудряшов. – М.: ФИЗМАТЛИТ 2004. – 448 с.

26. Кулагин А. Ю. Экофизиология растений / А. Ю. Кулагин. – М.: Наука, 1980. – С. 108.

27. Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда / Ю. З. Кулагин. – М.: Наука, 1974. – 125 с.

28. Кулагин Ю. З. Эколого-экономическая эффективность зеленых насаждений / Ю. З. Кулагин. – М.: Наука, 1985. – С. 116.

29. Кун И. Физиологические характеристики и альтернативный путь дыхания у двух сортов пшеницы, различающихся по солеустойчивости / И. Кун, Г. Чжоу, Ю. Би, Х. Лян // Физиология растений. – 2001. – Т. 48 (Вып. 5). – С. 692–698.

30. Кушниренко М. Д. Адаптация растений к экстремальным условиям увлажнения (обзор) / М. Д. Кушниренко. – Кишинёв: Штиинца, 1984. – 57 с.

31. Лаптев О. О. Екологія рослин з основами біогеоценології / О. О. Лаптев. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 144 с.

32. Легенченко Б. И. Влияние ионов хлора на параметры флуоресценции хлорофилловых пигментов в листьях ячменя / Б. И. Легенченко, Т. А. Урбанович, В. И. Раскин // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17–19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 35.

33. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / под ред. В. А. Алексеева. – Ленинград: Наука, 1990. – 43 с.

34. Лихолат Ю. В. Конспект лекцій із курсу «Фізіологія адаптації рослин» / Ю. В. Лихолат. – Д.: РВВ ДНУ, 2013. – 32 с.

35. Макрушин М. М. Фізіологія рослин: підручник / М. М. Макрушин, Е. М. Макрушина, Н. В. Петерсон, М. М. Мельников; за ред. проф. М. М. Макрушина. – Вінниця: Нова Книга, 2006. – 416 с.

36. Манойленко К. В. Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений (Исторический анализ исследований отечественных ученых) / К. В. Манойленко. – Л.: Наука. – 244 с.

37. Метлицкий Л. В. Фитоиммунитет / Л. В. Метлицкий, О. Л. Озерецковская. – М.: «Наука», 1968. – 93 с.

38. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин: підручник / М. М. Мусієнко. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 392 с.

39. Мухамедов А. А. Влияние засоления на фотосинтетическую активность хлоропластов хлопчатника / А. А. Мухамедов, К. С. Сафаров,

А. К. Касымов // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17–19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 45.

40. Негруцкая Г. М. Изменение ростовых процессов в проростках древесных растений при сульфитном и фторидном загрязнении почвы / Г. М. Негруцкая, Ю. Г. Приседский, Л. В. Зюсюкин, С. В. Прыдыбайло // Интродукция и акклиматизация растений, 24. – К.: Наук. думка, 1995. – С. 78–81

41. Некрасова Г. Ф. Руководство к лабораторным и практическим занятиям / Г. Ф. Некрасова, И. С. Киселева. – Екатеринбург, 2008. – 157 с.

42. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений / В. С. Николаевский. – Новосибирск: Наука, 1979. – 280 с.

43. Омельченко О. В. Накоплення і локалізація іонів натрію в тканинах глікофітів і галофітів Криму при адаптації до засолення: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.12 / О. В. Омельченко; Нац. акад. наук України, Ін-т фізіології рослин і генетики. – К., 2012. – 20 с.

44. Петренко А. В. Солеустойчивость фотосинтетического аппарата различных по продуктивности сортов ячменя / А. В. Петренко, Г. В. Неведомская // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17–19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 23.

45. Поворотня М. М. Характер впливу ртуті та свинцю на білковий обмін рослин роду асер I. в умовах модельного експерименту / М. М. Поворотня // «Біологічні дослідження – 2014»: Збірник наукових праць V Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2014. – С. 83–85.

46. Попкова К. В. Общая фитопатология: учебник для вузов / К. В. Попкова, В. А. Шкаликов, Ю. М. Стройков и др. – М.: Дрофа, 2005. – 445 с.

47. Приседский Ю. Г. Влияние загрязнения воздуха соединениями фтора серы и азота на интенсивность фотосинтеза древесных и кустарниковых растений / Ю. Г. Приседский // Интродукция и акклиматизация растений, 26. – К.: Наук. думка, 1996. – С. 54–58.

48. Приседський Ю. Г. Закономірності пошкодження деяких видів деревних та чагарникових рослин за умов комплексного забруднення повітря сполуками фтору, сірки та азоту / Ю. Г. Приседський // Вісник Донецького університету. Сер. А: Природничі науки. – Донецьк: ДонНУ, 2003, 1. – С. 304–311.

49. Приседський Ю. Г. Методи підвищення стійкості рослин до забруднення повітря промисловими викидами / Ю. Г. Приседський // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – Т. 2. – К., 2001. – С. 94–97.
50. Приседський Ю. Г. Характеристика стійкості деревних та чагарникових рослин до забруднення повітря сполуками сірки, фтору та нітрогену / Ю. Г. Приседський // Вісник Харківського національного університету. – 2014, 21. – С. 162–167.
51. Приседський Ю. Г. Зміни вмісту амінного азоту в листках деревних та чагарникових рослин за умов забруднення повітря сполуками сірки, фтору та азоту / Ю. Г. Приседський // Ю. Г. Приседський, І. В. Сетт. Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2001. – 6, 1. – С. 54–60.
52. Промышленная ботаника / Е. Н. Кондратьюк, В. П. Тарабрин, В. И. Бакланов и др. – К.: Наук. думка, 1980 – 260 с.
53. Разумова С. Т. Екологія рослин з основами ботаніки та фізіології: конспект лекцій / С. Т. Разумова. – Одеса, 2013. – 197 с.
54. Рубин Б. А. Физиология сельскохозяйственных растений / Б. А. Рубин. – М.: Высшая школа, 1971. – 372 с.
55. Смирнов П. М. Агрохимия / П. М. Смирнов, Э. А. Муравин. – М.: Колос, 1977. – 240 с.
56. Строганов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений / Б. П. Строганов. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 366 с.
57. Тарабрин В. П. Фитотоксичность органических і неорганических загрязнителей / В. П. Тарабрин, Е. Н. Кондратьюк, В. П. Башкатов, И. И. Коршиков. – К.: Наук. думка, 1968. – С. 216.
58. Тарчевский И. А. Метаболизм растений при стрессе (избранные труды) / И. А. Тарчевский. – Казань: Фэн, 2001. – 448 с.
59. Тарчевский И. А. Влияние температуры на фотосинтетический метаболизм углерода / И. А. Тарчевский, А. И. Заботин // Физиология растений. – 1964. – Т. 2 (Вып. 2). – С. 232–239.
60. Томас М. Д. Влияние загрязнения атмосферного воздуха на растения / М. Д. Томас // Загрязнение атмосферного воздуха. – Женева. ВОЗ, 1962. – С. 251–306.
61. Удовенко Г. В. Продуктивность, фотосинтетическая деятельность и утилизация ассимилятов у зерновых культур при засолении почвы / Г. В. Удовенко // Физиологические основы продуктивности растений и факторы внешней среды: сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – СПб.: ВИР, 1993. – С. 132–136.

62. Удовенко Г. В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам // Физиологические основы селекции растений / Г. В. Удовенко. – СПб.: ВИР, 1995. – С. 293–346.
63. Удовенко Г. В. Реакция различных сортов риса на засоление почвы и густоту посева / Г. В. Удовенко, Т. П. Журба // Бюллетень ВИР им. Н. И. Вавилова. – 1983. – Вып. 132. – С. 20–23.
64. Фесенко А. М. Агроекологія: посіб. / А. М. Фесенко, О. В. Солошенко, Н. Ю. Гаврилович и др.; за ред. О. В. Солошенка, А. М. Фесенко. – Харків, 2013. – 291 с.
65. Физиология растений: учебник для студ. вузов / Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко и др.; под ред. И. П. Ермакова. – М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 640 с.
66. Храменкова О. М. Основы радиобиологии: учеб. пособ. для студ. биологических специальностей высших учебных заведений / О. М. Храменкова. – Гомель: УО ГГУ им. Ф. Скорины, 2003. – 238 с.
67. Шумилова А. А. Влияние стимулирующих рост концентраций хлористого натрия на углеродный метаболизм / А. А. Шумилова, И. М. Магомедов // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17–19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 29.
68. Эмад Эль Дин Тавдик Ахмед. Влияние засоления субстрата на фотосинтез и рост всходов древесных растений с гипокотиллярным прорастанием: автореф. дис. ... канд. с/х наук / Эмад Эль Дин Тавдик Ахмед. – Воронеж, 1992. – 21 с.
69. Юсипіва Т. І. Вплив аерогенного забруднення SO₂ та NO₂ на анатомічні показники стебла *Caragana arborescens* Lam. / Т. І. Юсипіва, З. В. Грицай // Вісник Харківського національного університету ім. В. Н. Каразіна. – Серія: біологія, 2014, 23. – С. 123–128.
70. Ягодин Б. А. Агрохимия / Б. А. Ягодина, Ю. П. Жуков, В. И. Кобзаренко. – М.: Колос, 2002. – 584 с.
71. Якість ґрунту. Показники родючості ґрунтів. ДСТУ 4362:2004. – К.: держаспоживстандарт України, 2005. – 20 с.
72. Яковлевас-Матецкис К. М. Комплексное благоустройство промышленных территорий / К. М. Яковлевас-Матецкис. – К.: Будівельник, 1978. – 216 с.
73. Ярошенко Т. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным заболеваниям / Т. В. Ярошенко. – Харьков: Вища школа; Изд-во при Харьк. ун-те, 1980 – 156 с.

Список використаної літератури

74. Air Pollution Damage to Plants. Alabama a&m and auburn universities. (www.aces.edu)
75. Caldwell, Roger L. Effects of Air Pollution on Vegetation / Caldwell, Roger L. Progressive Agriculture in Arizona, 2016. – P. 10–11 (<http://hdl.handle.net/10150/300199>)
76. Effects of Air Pollution on Agricultural Crops / FACTSHEET. 2003, 85 (002). – P. 1–15.
77. Ernst W. H. O. Metal tolerance in plants / W. H. O. Ernst, J. A. C. Verkleij, H. Schat // Acta Bot. Neere. – 1992. – Vol. 43. – P. 229–248.
78. Gupta Gia. Nitrogen dioxide effects on photosynthesis / Gupta Gian, Mulchi Charles. J. – Environment Quol, 1988, 17, 1. – P. 143–146.
79. Hagemeyer J. Grows under trace element stress / J. Hagemeyer.
80. Paweł M. Pukacki. Effects of sulphur, fluoride and heavy metal pollution on the chlorophyll fluorescence of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles / Paweł M. Pukacki. – Dendrology, 2000, 45. – P. 83–88.
81. Richa Rai. Gaseous air pollutants: a review on current and future / Richa Rai, Madhu Rajput, Madhoolika Agrawal and S. B. Agrawal.
82. S. W. Breckle. Plant roots: The Hidden Half / Eds. Y. Waisel.
83. Schmidt Wolfgang. SO₂ injure, and intact leaves, as Detected by chlorophyll fluorescence / Schmidt Wolfgang, Schreiber Wrich, Urbach Wolfgang. Z. Naturforsch, 1988. – № 3–4, P. 44, 269–271.

ЕЛЕКТРОННІ РЕСУРСИ

1. <https://uk.wikipedia.org>
2. http://childflora.org.ua/?page_id=138
3. <http://osvita.ua/vnz/reports/ecology/21295/>
4. <http://5zirok.com.ua/2009/05/29/zhittyevi-formi1.html>
5. <http://www.ovochi.in.ua/grunt.html>
6. <http://badvasy.com.ua/uk/2012-11-17-16-38-29/2012-11-20-22-19-34.html>
7. http://pidruchniki.com/1239030762605/tovarovnavstvo/vidnoshennya_roslin_reaktsiyi_gruntu
8. <http://soveti.com.ua/detavno-pro-ph/>
9. <http://www.geograf.com.ua/gruntoznavstvo/988-kislotnist-luzhnist-tabufernist-gruntiv>

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	3
ВСТУП	4
1 ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА СТІЙКОСТІ ТА АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО УМОВ СЕРЕДОВИЩА	5
1.1. Поняття фітостресу. Характеристика стійкості рослин	5
1.2. Типи стійкості рослин та їхня характеристика	9
1.3. Адаптація. Характеристика адаптацій. Основні концепції адаптаційних пристосувань	13
1.4. Узагальнена схема реагування на зовнішні впливи	17
СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ ДОВКІЛЛЯ ..	21
2 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НИЗЬКИХ ТЕМПЕРАТУР	21
2.1. Холодостійкість термофільних рослин. Адаптація до низьких позитивних температур	22
2.2. Морозовитривалість рослин	23
3 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ПІДВИЩЕНИХ ТЕМПЕРАТУР ТА ПОСУХИ	54
3.1. Геліостійкість рослин	54
3.2. Посуха та її вплив на рослини	57
3.3. Класифікація рослин відносно регуляції водообміну	60
3.4. Класифікація та особливості пристосувань до посухи ксерофітів	61
3.5. Жаро- і посухостійкість мезофітів	78
3.6. Особливості водного режиму та посухостійкість деревних рослин	82
3.7. Передпосівне підвищення жаро- і посухостійкості рослин	86
ЕДАФІЧНІ ФАКТОРИ	93
4 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ЗАСОЛЕННЯ ҐРУНТУ	93
4.1. Загальна характеристика засолення ґрунту. Класифікація ґрунтів за ступенем і якістю засолення у зв'язку із солестійкістю рослин	93
4.2. Загальна характеристика та класифікація галофітів	95
4.3. Анатоомо-морфологічні та фізіолого-біохімічні реакції глікофітів на засолення ґрунту	105
4.4. Методи підвищення солевитривалості рослин	113
5 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ЗМІН РЕАКЦІЇ ҐРУНТУ	117

6 СТІЙКІСТЬ ДО ІНШИХ НЕСПРИЯТЛИВИХ ГРУНТОВИХ УМОВ. ПСАМОФІТИ. ЛІТОФІТИ ТА ХАЗМОФІТИ. АЕРОФІТИ ТА ЕПІФІТИ.....	128
6.1. Псамофіти	128
6.2. Літофіти та хазмофіти	131
6.3. Епіфіти та аерофіти.....	133
СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО БІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ	137
7 СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ІНФЕКЦІЙНИХ ХВОРОБ.....	137
7.1. Загальні відомості про збудників хвороб рослин	137
7.2. Типи інфекційних хвороб рослин	142
7.3. Фітунітет	147
7.3.1. Пасивний фітоімунітет	158
7.3.2. Активний фітоімунітет.....	160
7.3.3. Енергетичний обмін і фітоімунітет.....	169
7.4. Методи і засоби захисту рослин.....	171
СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО АНТРОПОГЕННИХ ФАКТОРІВ	175
8 ЗАБРУДНЕННЯ ДОВКІЛЛЯ ПРОМИСЛОВИМИ ХІМІЧНИМИ ВІДХОДАМИ	175
8.1. Загальна характеристика забруднення довкілля.....	175
8.2. Фізіолого-біохімічні реакції рослин на забруднення повітря	188
8.3. Джерела та характеристика забруднення ґрунту.....	195
8.4. Методи підвищення стійкості рослин до забруднення довкілля.....	201
9 ДІЯ РАДІОАКТИВНИХ ВИПРОМІНЮВАНЬ НА РОСЛИННІ ОРГАНІЗМИ.....	207
9.1. Типи іонізуючих випромінювань	208
9.2. Дози іонізуючих випромінювань	211
9.3. Загальні закономірності радіобіологічних реакцій рослинного організму	213
9.4. Складові радіаційного синдрому у рослин	218
9.5. Модифікація радіобіологічних ефектів та захист рослин від променевого ураження	223
10 ВИКОРИСТАННЯ РОСЛИН ДЛЯ ОПТИМІЗАЦІЇ ДОВКІЛЛЯ.....	232
10.1. Функції рослин у антропогенно трансформованих регіонах	232
10.2. Благоустрій промислових територій.....	237
10.3. Архітектурно-планувальні основи комплексного благоустрою територій підприємств.....	238
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	243

Навчальне видання

Приседський Юрій Георгійович

СТІЙКІСТЬ РОСЛИН

**Підручник для студентів спеціальності «Біологія»
вищих навчальних закладів**

Редактор

А. О. Цяпало

Технічний редактор

Т. О. Важеніна

Підписано до друку 30.12.2016.
Формат 60x84/16. Папір офсетний.
Друк цифровий.
Умов. друк. арк. 15,75. Обл.-видавн. арк. 14,6.
Наклад 100 прим. Зам. № 379.

Віддруковано з оригіналів замовника.
ФОП Корзун Д.Ю.

Видавець ТОВ «Нілан-ЛТД».
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи до
Державного реєстру видавців, виготовлювачів і розповсюджувачів
видавничої продукції серія ДК № 4299 від 11.04.2012 р.
21027, а/с 8825, м. Вінниця, вул. 600-річчя, 21.
Тел.: (0432) 69-67-69, 603-000
e-mail: info@tvoru.com.ua
<http://www.tvoru.com.ua>

