

Ю. Г. ПРИСЕДСЬКИЙ, Ю. В. ЛИХОЛАТ

АДАПТАЦІЯ РОСЛИН ДО АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ



МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДОНЕЦЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ВАСИЛЯ СТУСА
ДНІПРОВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ОЛЕСЯ ГОНЧАРА

Ю. Г. Приседський, Ю. В. Лихолат

АДАПТАЦІЯ РОСЛИН ДО АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ

**ВІННИЦЯ
ДНІПРО
2017**

УДК 58.02:581.14:581.54

ББК 28.57:28.58

П77

***Рекомендовано Вченою радою ДонНУ імені Василя Стуса
(протокол № 2 від 27.01.2017 р.)***

Рецензенти:

Колесніченко О. В., д-р біол. наук, професор, професор кафедри декоративного садівництва та фітодизайну Національного університету біоресурсів і природокористування України;

Мицик Л. П., д-р біол. наук, професор, професор кафедри геоботаніки, ґрунтознавства та екології Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара;

Гнатів П. С., д-р біол. наук, професор, професор кафедри екології та біології Львівського національного аграрного університету.

Приседський Ю. Г.

П77 Адаптація рослин до антропогенних чинників (підручник для студентів спеціальностей біологія, екологія та середня освіта вищих навчальних закладів) / Ю. Г. Приседський, Ю. В. Лихолат. ДонНУ імені Василя Стуса. – Вінниця : ТОВ "Нілан-ЛТД", 2017. – 98 с.

ISBN 978-966-924-509-0

У підручнику наведені відомості про вплив антропогенного навантаження на рослинні організми. Викладені сучасні уявлення про адаптацію рослинних організмів до хімічного забруднення повітря та ґрунту. Проаналізовані адаптаційні механізми рослин до іонізуючих випромінень. Підручник призначений для студентів спеціальностей «Біологія», «Екологія» та «Середня освіта» вищих навчальних закладів I–IV рівнів акредитації. Може використовуватися аспірантами та науковцями, які ведуть дослідження в галузі фізіології, екології та інтродукції рослин.

УДК 58.02:581.14:581.54

ББК 28.57:28.58

© Приседський Ю. Г., 2017

© Лихолат Ю. В., 2017

© ДонНУ імені Василя Стуса, 2017

© ТОВ "Нілан-ЛТД", 2017

ISBN 978-966-924-509-0

ПЕРЕДМОВА

У підручнику відображено сучасний стан знань з адаптації рослин до антропогенних факторів, яка є окремим розділом фізіології рослин – науки про функції рослин, молекулярні основи фізіологічних процесів, механізми регуляції та інтеграції їх у системі цілісного організму.

Сьогодні під впливом забруднення довкілля та зміни інших екологічних чинників погіршилися умови функціонування рослин. За цих умов зелені насадження зазнають антропогенного впливу, перебувають у пригніченому стані, втрачають адаптивний потенціал і передчасно гинуть. Культурфітоценози, які створюють на техногенних територіях, повинні виконувати ряд функцій, основними з яких є санітарно-гігієнічні та естетичні, що можливо лише за оптимального добору рослин. Комплексний підхід до вирішення цієї проблеми полягає в обґрунтуванні типу інноваційних розробок при створенні насаджень, економічності, здатності створювати стійкі високодекоративні штучні фітоценози в умовах підвищеної контамінації довкілля.

У зв'язку з цим розділи підручника «Загальна характеристика адаптаційних пристосувань. Основні концепції розвитку адаптацій», «Узагальнена схема реагування рослин на зовнішні впливи», «Забруднення довкілля промисловими хімічними відходами», «Дія іонізуючих випромінювань на рослинні організми», «Функції зелених насаджень у антропогенно трансформованому середовищі» розкривають широке коло проблем, пов'язаних з функціонуванням рослинних організмів у змінених екологічних умовах.

Обґрунтовано типи насаджень, здатність рослин створювати стійкі високодекоративні штучні фітоценози в умовах підвищеної контамінації довкілля на підприємствах з різним типом виробництва. Незалежно від того, яка саме з технологій реалізується у конкретному випадку, вирішальне значення для подальшої долі зелених насаджень має застосований асортимент рослин. Особлива увага приділена відомим правилам створення культууроценозів: екологічності, систематичності, естетичності.

Книга розрахована на студентів, аспірантів, наукових співробітників, викладачів вузів I–IV рівнів акредитації, всіх, хто цікавиться таємницями рослинного організму.

ВСТУП

Людство від початку цивілізації використовувало природні ресурси для своїх потреб. Проте, прискорення цього процесу інтенсивно зросло впродовж останніх століть, особливо з проявом промислового злету. Індустріалізація забезпечила людство промисловими виробами та певними соціальними гарантіями. Однак цей процес супроводжується викидами у довкілля численних небажаних елементів та створила нові соціальні проблеми. Поряд з цим виникли нові проблеми – деградація довкілля. Екологічні проблеми стають загрозами існуванню живих істот. Довкілля, від якого залежить наше життя, принесене у жертву забрудненню, яке виникло через незаплановану і ненаукову урбанізацію, індустріалізацію й мінеральну експлуатацію.

Стан довкілля впливає на всі аспекти життя живих істот, у тому числі і людини. До конференції з Довкілля, що відбулася в Стокгольмі у 1972, важливість екологічного захисту для поліпшення стандарту з проживання людини не була усвідомлена. У 1991 у Світовій Комісії з Довкілля, яка засідала в Ріо-де-Жанейро, глави різних країн зустрілися і вирішили вжити безпосередні заходи, щоб поліпшити Глобальне Довкілля. На охорону навколишнього середовища спрямований і Кіотський протокол (грудень, 1997), який обмежує викиди парникових газів та почав діяти з 2005 року.

Разом з тим, слід зазначити, що забруднення довкілля для рослин є новим екологічним фактором, який значно обмежує процеси їхньої життєдіяльності. Адаптаційні зміни живих організмів до дії полютантів (контамінантів) довкілля через нетривалий термін можуть відбуватися лише у межах реакції. Тобто, стійких генетичних змін ще не відбулося. В зв'язку з цим дуже важливим є вивчення як механізмів впливу забруднювачів, так і реакції відповіді на стресові умови рослинних організмів.

У підручнику наводяться сучасні уявлення про забруднення довкілля та механізми їхньої дії на рослини. Подані причини пошкодження та прояву стійкості індивідуальних рослинних організмів та їх угруповань. Підручник може бути використаний під час вивчення розділу «Стійкість рослин» курсу «Фізіологія рослин та біохімія рослин», у курсі «Екологія», спецкурсах «Стійкість рослин», «Фізіологія стійкості рослин», «Урбоекологія», «Екофізіологія рослин», «Фізіологія адаптацій рослин» тощо. Призначений для студентів спеціальностей «Біологія», «Екологія» та «Середня освіта» вищих навчальних закладів біологічного профілю.

1. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА АДАПТАЦІЙНИХ ПРИСТОСУВАНЬ. ОСНОВНІ КОНЦЕПЦІЇ РОЗВИТКУ АДАПТАЦІЙ

Обов'язкова властивість будь-якого організму, в тому числі і рослинного, здатність до захисту від дії несприятливих абіотичних і біотичних факторів середовища. Ця функція з'явилася одночасно з виникненням перших живих істот і в ході подальшої еволюції розвивалася та удосконалювалася. 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 певного 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 організму гомеостазу. Жива природа характеризується адаптивними можливостями, які виникли в ході еволюції. Ламарк розумів еволюцію як пряме успадкування придбаних адаптивних ознак. Дарвін рушійною силою еволюції вважав природний добір форм живих істот, найбільш адаптованих до умов різних угруповань і екосистем. Адаптивність, доцільність як постійна рушійна сила лежить в основі неदारвінівських теорій еволюції – ортогенезу і номогенезу (Еймер, Берг). На думку Дарвіна, «адаптація» – термін, що найчастіше вживався біологами XIX століття.

На сьогодні адаптація як і раніше у центрі найбільш великих дискусій: про природу гена та спадковості, про межі допустимих переробок природних ресурсів Землі і про можливість вижити за умов наростаючого антропогенного екологічного стресу.

Пристосування будь-якого організму до конкретних умов існування в індивідуума досягається за рахунок *генетичної адаптації, акліматизації та швидкої адаптації*.

Генетична адаптація відбувається впродовж 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, коли організм пристосовується до зміни кількох параметрів навколишнього середовища за природних умов.

Аклімація – пристосування до одного з чинників, наприклад, за умов фітотрону, коли всі інші параметри є незмінними.

Акліматизація та аклімація, як правило, супроводжується зміною експресії генів, що веде до появи у клітинах невластивих за інших умов білків. Але інформація про ці білки є в геномі організму, а не з'являється деново.

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

Рівень стійкості, а отже, і її механізм пристосування визначається як інтенсивністю дії стресового чинника, 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 їх функціональної активності. Цей вид пристосувань викликає зміну спрямованості та інтенсивності дії багатьох функціональних систем клітини. В цьому сутність первинної реакції 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, врешті, продуктивності, яка за дії стресових факторів знижується. До появи фізіологічної відповіді виникають зміни на молекулярному рівні; змінюється співвідношення катаболізму та анаболізму, супряження 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 всією різноманітністю умов середовища і величезній 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 імовірність виживання за умов, що змінилися. 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 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 різних частин рослин. Наприклад, листок, який росте, споживає фотоасиміляти ззовні (є акцептором), а цілком розвинений 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. Мокроносів запропонував називати донорно-акцепторними одиницями. У розвинутих, 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: куди саме, на які процеси чи структури, яким донорно-акцепторним одиницям «виділяються» ресурси в першу чергу. Три основних типи системи «стратегічного поведіння» рослин (за Раменським та Граймом): *віоленти – competitors* («леви»), *патієнти – stress-tolerators* («верблюди») та *експлеренти – ruderales* («шакали») – досить 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 підтримання 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, яке викидається навмання, і вид виживає завдяки потужному «банку насіння».

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

K-стратегі (віоленти) – підтримують вегетативний ріст (накопичення біомаси) за помірного екологічного стресу та високої продуктивності рослинного покриву. Основний адаптивний процес – підтримка вегетативного росту;

S-стратегі (патієнти) – під час дії стресору припиняють наявний ріст, уповільнюють перехід до цвітіння, отже, ресурси на формування насіння не виділяються, їх основна маса витрачається на процеси адаптації, що може і не виявлятися в морфологічних змінах (наприклад, збільшення витрат на дихання, підтримку градієнтів на мембранах за дії посухи або засолення ґрунту);

R-стратегі (експлеренти) – за стресових умов припиняють видиме зростання, скорочують або взагалі елімінують ювенільні фази, що веде до прискорення початку цвітіння і формування насіння. Основний адаптивний процес – алокація всіх наявних ресурсів у насіння.

2. УЗАГАЛЬНЕНА СХЕМА РЕАГУВАННЯ РОСЛИН НА ЗОВНІШНІ ВПЛИВИ

Відмінною рисою взаємодії різних структурних і функціональних елементів у рослинах є їхня пластичність. Відсутність такого інтегруючого органу, 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 перенастроюються: 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 умов середовища, що змінюються, змінюються разом з ними. У зв'язку з цим адаптацію можна уявити 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; їх число може бути будь-яким – від двох до нескінченності, і поєднуватися 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 одним із семи способів, а саме, шляхом зміни:

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

Легко уявити, що будь-які зміни в рості і розвитку рослин можуть бути визначені в якості одного з таких перетворень: вегетативний ріст пагону на якомусь відрізок часу можна розглядати як збільшення кількості листків – елементів пагону; перехід до цвітіння – як поява 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.



Рис. 1 – Узагальнена схема реагування на молекулярно-біологічному рівні

Молекулярно-біологічний рівень. У найбільш простих системах сприйняття зовнішнього сигналу часто сполучено із системою реагування (Рис. 1). Це відноситься до молекулярних комплексів ферментів, комплексів фотосинтетичних пігментів або систем мембранного переносу речовин. Так, 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) приводить 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^+ -АТРаза 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 проміжні структури тільки ускладнюють усю систему і тому просто не потрібні.



Рис. 2 – Реакція відповіді з ланкою передачі сигналу

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 сприймаючих до робочих елементів. Наприклад, сигнал сприймається рецептором на зовнішній мембрані, а реагуюча система розташована в ендоплазматичному ретикулумі чи ядрі. Ос-таннями роками ведуться інтенсивні роботи з

розшифровки механізмів передачі інформації з поверхні клітини на внутрішньоклітинні структури. Схеми сприйняття і переробки інформації в рослинній і тва-

ринній клітинах у цілому дуже близькі. У рослин і тварин є поверхневі рецептори, що сприймають сигнал, а також кілька незалежних систем трансформації зовнішнього сигналу (Ca^{2+} і кальмодулін, система цАМФ, лектини та ін. (Рис 2).

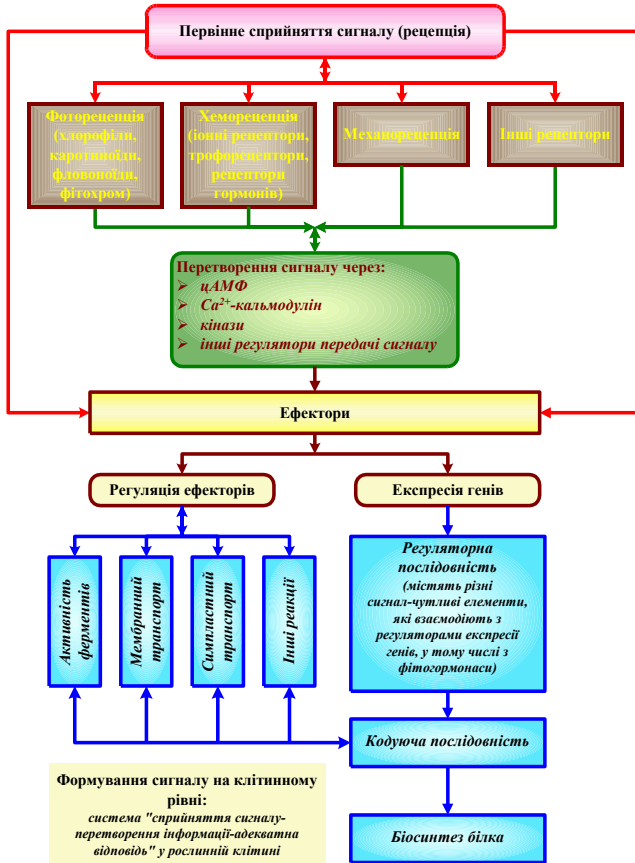


Рис. 3 – Формування сигналу на клітинному рівні

Ціла рослина. Послідовність таких процесів 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 (Рис. 3).

Питання для самостійної підготовки та самоконтролю

1. Адаптація. Характеристика адаптацій. Типи адаптацій.
2. Основні концепції адаптаційних пристосувань.
3. Узагальнена схема реагування на зовнішні впливи. Ускладнення механізмів реагування.

3. ЗАБРУДНЕННЯ ДОВКІЛЛЯ ПРОМИСЛОВИМИ ХІМІЧНИМИ ВІДХОДАМИИ

Хімічне забруднення довкілля – це наявність в атмосфері, ґрунті та воді речовин, не властивих цим середовищам у значних концентраціях. Ці речовини, як правило, спричинюють негативний вплив довкілля на живі організми.

3.1 Загальна характеристика забруднення атмосфери

Атмосфера забруднюється різноманітними газами, дрібними часточками і рідкими речовинами, які негативно впливають на живі організми та погіршують умови їхнього існування. Джерела забруднення атмосфери можуть бути природними та штучними (антропогенними, Рис. 4).



Рис 4 – Джерела забруднення атмосфери

Природне забруднення атмосфери.

У нормі природні джерела забруднення не спричинюють істотних змін складу повітря. Інтенсивне поширення поллютантів, які надходять з природних джерел забруднення на певній території (викиди попелу і газів вулканами, лісові і степові пожежі тощо), може стати суттєвою 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 живим організмам, бо відбуваються за певними геологічними законами з певною періодичністю.

Штучне (антропогенне) забруднення атмосфери відбувається внаслідок зміни її складу та властивостей під впливом діяльності людини. За агрегатним станом, хімічним складом 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. 5).

3.1.1 Типи атмосферних забруднень

У країнах з високорозвиненою промисловістю звичайно виділяють два типи атмосферних забруднень, чи «смогу»: фотохімічний (лос-анджелеський) та 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.

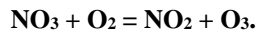
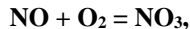
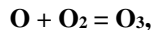
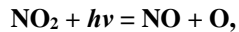
В останні роки в літературних джерелах все частіше обговорюється питання про екологічну кризу, що нависла над людством. Непродумані дії людини підривають здатність природних комплексів до саморегуляції, порушують динамічну рівновагу в природних і штучних екосистемах, створюють умови, непридатні для нормального функціонування всіх компонентів екосистем. Цьому сприяють, в першу чергу, надходження в біосферу речовин, що виділяються при різноманітних технологічних процесах. Щорічно в атмосферу Землі надходить 200 млн т окисів вуглецю, 50 млн т вуглеводнів, 146 млн т діоксиду сірки, 53 млн т оксидів азоту, а також велика кількість сполук фтору, хлору, сірководню та органічних речовин. Кількість вуглекислого газу за розрахунками спеціалістів продовжує збільшуватись. Значну частину поллютантів становлять важкі метали. В останні роки кількість викидів зросла в декілька разів.

Промислові підприємства щорічно викидають в атмосферу мільйони тонн шкідливих речовин, з яких майже чверть припадає на частку підприємств металургійної промисловості. В Україні більше половини токсикантів становлять окиси вуглецю, близько 20 % – пилові частинки, по 10 % сірчистий газ та вуглеводні, решта – оксиди зоту та інші домішки. Через кожні 10 років рівень токсичних речовин в атмосфері збільшується вдвоє.



Рис. 5 – Типи штучного забруднення атмосфери

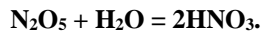
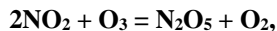
Вважається, що полютанти в момент надходження в атмосферу або в нічний час не завдають значної шкоди живим організмам. Токсичність забруднюючих речовин різко зростає після деякого періоду освітлення сонячними променями. Згідно з теорією Хаагена-Сміта, утворення смогу відбувається в результаті фотохімічної взаємодії його компонентів з атомарним киснем. Діоксид азоту, сірчистий ангідрид і альдегіди здатні поглинати ультрафіолетові промені і переходити в активний стан. Вивільнюваний при цьому 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 у такій послідовності:



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

Озон і окисли азоту реагують з органічними домішками повітря, у результаті чого утворюються ненасичені вуглеводні, альдегіди, кетони, кислоти й інші речовини із сильно вираженою фітотоксичною дією. Вважають, що пероксилацетилнітрат (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 аерозолю. 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 у ньому.

Фотохімічний смог широко розповсюджений у багатьох містах США, Італії, Франції й інших країн з інтенсивним автомобільним рухом, але ослабленим обміном повітря і достатком сонячного світла.

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 високої вологості повітря, часто повторюваної суцільної хмарності, температурній інверсії і слабкому обміні повітря в приземному шарі.

Промисловість України – високорозвинена і багатогалузева. Особливо інтенсивно в країні ведеться видобуток і переробка кам'яного вугілля, залізної та 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 перевершувала 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 тощо), утворюють нові сполуки. Усі вони в газоподібному чи розчиненому у воді вигляді проникають у рослини, викликаючи порушення їхньої життєдіяльності. Іноді шкідлива дія токсичних газів і аерозолів виявляється на відстані до 50 км від підприємств.

В 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 рівнинний рельєф місцевості, а також постійні вітри. Якщо ж сполучається відсутність руху повітряних мас з туманом чи опадами, то біля земної поверхні утримується утворена промисловими і транспортними викидами імла з різким дратівним запахом, що спричинює сильну токсичну дію на рослини. Крім того, у Донецько-Придніпровському промисловими регіонами скупчена основна маса промислових підприємств важкої промисловості України. Це визначає широкий спектр забруднювачів та високі їх концентрації. Саме ці обставини дозволили Г. М. Ількун виділити особливий *український тип забруднення атмосфери*.

3.2 Компоненти забруднення атмосфери

Полютанти, які надходять в атмосферу, за своєю природою являють собою газоподібні речовини та аерозолі. Перші з них поєднують справжні гази і пари з властивою ним 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 із потоком води (Рис. 6).



Рис. 6 – Компоненти забруднення атмосфери

Аерозолі бувають тверді і рідкі. Аерозолі – це дрібні тверді і краплинорідкі частки, які містяться у повітрі, як дисперсійному середовищі, (диспергенти) 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 мікрон. 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 аерозолію різноманітні за хімічним складом. Найбільш часто в складі твердої фракції забруднювачів повітря зустрічаються сполуки кремнію, кальцію, вуглецю (частки незгорілого вугілля), смолисті речовини, рідше окисли 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 тощо. Доменний цех у добу викидає понад 190 т пилоподібних часток. Метали, що випаровуються в процесі плавки і надходять у вільну атмосферу, знаходяться в зваженому стані у вигляді найтоншого пилу з окислів 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 окислів 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. При 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 та 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 тощо). 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. Усі 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 переплавляння металу.

До складу речовин, які викидаються в атмосферу підприємствами і транспортом, входять біля сотні ідентифікованих і значна частина ще не ідентифікованих. Найбільш розповсюдженими газами, що забруднюють повітря, є: сірчистий і сірчаний ангідриди, сполуки фтору, хлору, окисли 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 тощо.

До складу рідких аерозолів крім парів кислот, фенолів та інших речовин, що надходять в атмосферу, входять сполуки, які утворюються в результаті взаємодії газів і твердих часток з водяною парою (Рис. 7).

Кислі та лужні гази

Сірчистий ангідрид (SO_2) утворюється під час переробки і горіння органічних речовин (кам'яне і буре вугілля, нафта і нафтопродукти, деревина), випалу і плавки сірковмісних руд, виготовлення та застосування у виробничому процесі сірчаної кислоти. Викидають сірчистий ангідрид у великій кількості теплові електростанції, підприємства чорної і кольорової металургії, коксохімічні, цементні, аміачні заводи; фабрики з виробництва синтетичних волокон целюлози, цукру тощо.

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

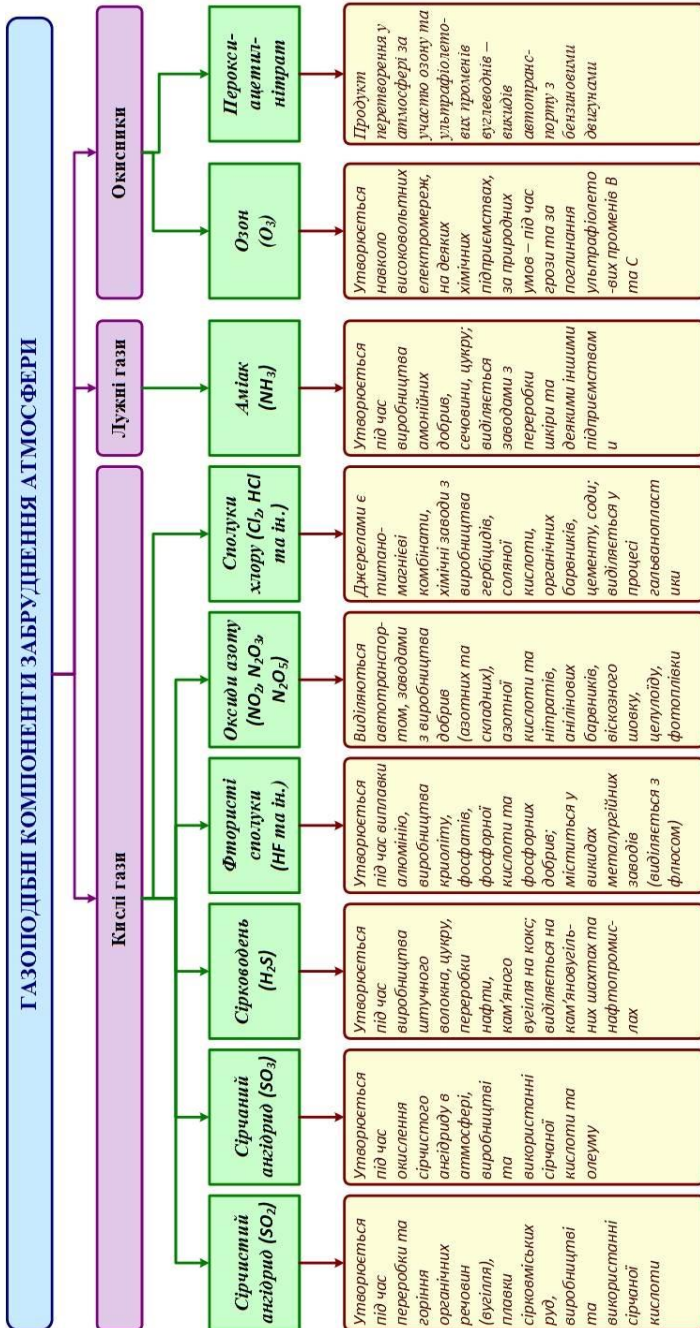


Рис. 7 – Компоненти забруднення атмосфери

Самозаймання сполук сірки, що містяться в породах, які викидаються з вугільних шахт, супроводжується виділенням сірчистого ангідриду. Кількість SO_2 , який надходить у повітря, залежить від складу шахтних териконів і може у напрямку поширення диму досягати $0,2\text{--}5,0 \text{ мг/м}^3$ 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 $0,8\text{--}4,0 \cdot 10^{-3} \text{ мг/м}^3$. У північних районах навіть менш потужні джерела забруднення атмосфери, ніж металургійні заводи, створюють більш високу концентрацію діоксиду сульфуру та нітрогену 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 вивчили Террагліо і Манганеллі. Згідно з їх даними, швидкість розчинення SO_2 у воді залежить від концентрації цього ангідриду в атмосферному повітрі. Так, за вмісту SO_2 у повітрі $0,81 \text{ мг/м}^3$ у розчині виявлялося його $4,53 \text{ мкг/мл}$, за $2,54 \text{ мг/м}^3$ – $8,88 \text{ мкг/мл}$, за $5,54 \text{ мг/м}^3$ – $12,83 \text{ мкг/мл}$ і за $8,73 \text{ мг/м}^3$ – $16,75 \text{ мкг/мл}$. Одночасно знижувалася кислотність розчину. Різка зниження кислотності обумовлене дисоціацією сірчистої кислоти, що утворюється, а також утворенням водневих (H^+) і бісульфатних (SO_3^{2-}) іонів. У розчині сульфатів 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 окиснювачів (озону та ін.), а також вологи частина сірчистого ангідриду легко перетворюється в сірчаній ангідрид і різко підвищується їхня спільна фітотоксичність. Співвідношення аерозолів сірчаної кислоти і сірчистого ангідриду за ясної погоди складало 3,2 %, а за мрячної – 15,7 %. Під час надходження в атмосферу діоксиду сульфуру до неї домішується близько 2 % сірчаного ангідриду, але через якийсь час частка останнього підвищується до 16 %.

Сірчаній 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 їхню токсичність для рослин.

Сірководень (H_2S) 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 та ін. Сірководень має сильні відновні властивості і є токсичним для рослин.

Сполуки нітрогену викидають підприємства, які виробляють мінеральні добрива, азотисту кислоту і нітрати, анілінові барвники, нітросполуки, віскозний шовк, целулоїд, фотоплівку, а також вихлопні гази автотранспорту.

У суміші окислів азоту (NO , NO_2 , N_2O_3 , N_2O_5), що викидаються у повітря у вигляді жовто-коричневого диму («лисячий 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 нітрогену (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 оксида азоту в інший ускладнює роздільний облік вмісту кожного з них у повітрі, і тому звичайно виражають їхню сумарну концентрацію. Високий відсоток окислів азоту в атмосфері створюється і у містах з інтенсивним рухом автотранспорту.

Аміак (NH_3) виділяється в атмосферу в невеликих кількостях під час виробництва амонійних добрив, сечовини, азотної кислоти, на цукрових, шкіряних та інших підприємствах. У повітрі аміак реагує з вугільним ангідридом з утворенням $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$, 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 в чистому вигляді, а в сполучі з іншими речовинами у вигляді газу або пилоподібних часток (HF , NH_4F , H_2SiF_6 , NaF тощо). Джерелами забруднення повітря фтористими речовинами є алюмінієві і кріолітові заводи, підприємства, що виробляють фосфати і фосфорні добрива, емалеві і керамічні вироби і т. д. Деяка кількість фтористих сполук виділяється з топок під час спалювання вугілля та з флюсів, які застосовуються у виплавці чавуна. 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. Часті випадки повної загибелі листя дерев поблизу заводів емальованого посуду, які викидають в атмосферу

фтористий водень і чотирифтористий кремній. Згубна дія фтору на рослини підсилюється при високій вологості повітря й опадах.

Сполуки хлору є високореакційними окиснювачами. У вільному стані в природі і викидах підприємств хлор майже не зустрічається. Забруднення атмосферного повітря хлористими сполуками походить від титаномангнієвих 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 середньому складає $2,6-9,5 \cdot 10^{-8} \%$. Хлористий водень та інші його сполуки необхідні рослинам в обмеженій кількості. У випадку потрапляння в організм у високих дозах хлор викликає глибокі структурні і функціональні порушення, що нерідко ведуть до загибелі рослин.

Окис 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 при порівняно високій концентрації понад 1 %.

Окиснювачі

Озон (O_3) є ймовірно найбільш важливою отруйною для повітря речовиною у всіх країнах світу. Шар озону дивно тонкий. Якби цей газ зосередити біля поверхні Землі, то він утворив би плівку лише у 2–4 мм завтовшки (мінімум – у районі екватора, максимум – біля полюсів). Саме ця плівка надійно захищає нас, майже повністю поглинаючи небезпечні ультрафіолетові промені. За відсутності озонової плівки життя збереглося б лише в глибинах вод (глибше 10 м) і в тих шарах ґрунту, куди не проникає сонячна радіація.

За дії високих концентрацій у рослинних організмів ушкоджується листя, а при подальшому підвищенні концентрації протягом короткого проміжку часу можливе значне ураження рослини, що проявляється, зокрема, у вигляді некрозу, змінюючи при цьому колір від металево-сірого до коричневого. За дії невисоких концентрацій на рослини протягом тривалого часу може проявлятися накопичувальний ефект. До ознак хронічного ушкодження належать бронзове зафарбування листя, хлороз (знебарвлення), їхнє передчасне старіння (Рис. 6, 7). Дія озону змінює проникність рослинних тканин для води, глюкози, іонів, призводить до інгібування процесів фотосинтезу: знижує не тільки активність електронно-транспортної системи, але і вмісту хлорофілу. За дії озону на процеси дихання рослин може відбуватися як стимулювання, так і інгібування. Пошкод-

жуюча концентрація для різних видів змінюється у широких межах: для чутливих видів рослин вона може складати $0,05\text{--}0,1 \text{ млн}^{-1}$ за 2–4 години, для толерантних – $0,4 \text{ млн}^{-1}$. Дуже чутливими до дії озону є хвойні породи (Рис. 8).

Пероксіяцетилнітрат (PAN) – найотрутіший для установки окисник поряд з озоном, є PAN. Пероксіяцетилнітрат – сполука, що утворюється з вуглеводнів HC_s і оксидів азоту NO_x під дією сонячного світла. Етанол, який може потрапляти у повітря, також є джерелом утворення атмосферного ацетальдегіду і пероксіяцетилнітрату, який сприяє накопиченню NO_x в атмосфері. Ця сполука визиває пошкодження тканин у рослин. Подібно до озону, PAN за дії сонячного світла реагує з різним відпрацьованими газами. Через постійне надходження у повітря промислових міст PAN здійснює негативний вплив на всі живі організми.

Органічні сполуки

Етилен (H₂C=CH₂) – газ, який добре розчиняється у воді і має характерний запах. Етилен міститься у викидах автотранспорту та утворюється у результаті неповного згорання вугілля та газу і є побічним продуктом поліетиленового виробництва. Він визиває пошкодження, які схожі з дією, що викликає PAN і озон у міському середовищі. Вперше вплив етилену на ріст рослин виявив у 1901 р. Д. М. Нелюбов. Він вивчав причини опадання листків при освітленні їх так званим світільним газом, серед інгредієнтів якого найбільш активним був етилен. Д. М. Нелюбов встановив, що у дуже малих концентраціях цей газ викликав у рослин потрійну реакцію: гальмував ріст стебла у довжину, сприяв його потовщенню і змінював горизонтальну орієнтацію. Дещо пізніше було показано, що етилен прискорює дозрівання плодів. Р. Гейн у 1934 році довів, що самі рослини здатні синтезувати етилен. У дуже малих концентраціях, порядку $0,001\text{--}0,1 \text{ мкл/л}$, він здатний гальмувати і змінювати характер росту рослин, прискорювати дозрівання плодів. Встановлено, що по рослині пересувається його попередник – 1-аміноциклопропан-1-карбонова кислота (ACC), яка і бере участь у передачі сигналу. Сам етилен, виділяючись в атмосферу, може забезпечувати сигналізацію між рослинами. Локальні центри синтезу етилену не виявлені, він з'являється у будь-якому рослинному органі.

Добра розчинність етилену у воді дозволяє йому транспортуватись по водному розчині у рослині. Етилен, як газ, відрізняється від інших фітогормонів своєю летючістю, з цієї причини етилен однієї рослини може впливати на перебіг процесів в іншій рослині, яка знаходиться поряд. Класичний ефект дії етилену спостерігається у плодовоовочевих сховищах, або при тривалих морських транспортуваннях – перезрілі плоди посилюють дозрівання сусідніх менш стиглих плодів.

Важливим ефектом фізіологічної дії етилену вважається також стимуляція опадання листків: він впливає на розростання прошарку відокремлення, який знаходиться біля основи черешка листки. Л. І. Мусатенко та Т. П. Маменко вважають, що рослинний гормон етилен, незважаючи на просту двовуглецеву структуру, є ефективним модулятором росту і розвитку рослин. Він контролює багато важливих фізіологічних процесів у рослинному організмі і є посередником експресії 7 % рослинного геному. Етилен включається у важливі аспекти рослинного життєвого циклу, зумовлюючи проростання насіння, розвиток кореневих волосків, модуляцію коренів, зацвітання квіток, опадання і дозрівання плодів. Утворення етилену рослинами регулюється внутрішніми сигналами в процесі їх росту і розвитку, а також у відповідь на зовнішні стимули біотичної й абіотичної природи, такі як поранення, гіпоксія, озон, замерзання, посуха тощо. Науковцями широко досліджуються мутантні рослини не чутливі до етилену, мутанти з етилен-чутливими фенотипами, які включають *etr 1*, *etr 2*, *etr 3*, *ein 5/ain 1*, *ein 4*, *ein 6*, *eir 1*. Також ідентифіковано мутанти, здатні до надпродукції етилену (*eto 1*, *eto 2*, *eto 3*), постійної активації етиленових сигнальних шляхів (*ctr 1*) чи неспроможні до домінування апікальної верхівки (*hls 1*). Наявність цих мутантів дає можливість використовувати їх для виділення генів, які відповідають за сприйняття і передачу етиленового сигналу в рослинах, і допомагають частково розшифрувати молекулярні шляхи, якими сигнал проходить, викликаючи включення чи пригнічення певних фізіологічних програм.

Етилен є не лише важливим регулятором багатьох фізіологічних процесів у вищих рослин, він також функціонує і як медіатор відповідних реакцій рослин на стрес-фактори біотичної й абіотичної природи. Він відіграє важливу роль у стійкості рослин до хвороб, однак, залежно від типу патогена і виду рослин, функції етилену можуть відрізнятися. Частіше етилен пригнічує розвиток симптомів при некротрофному інфікуванні патогенами, але підвищує смертність клітини, викликану іншими типами патогенних інфекцій, беручи участь у запрограмованій смерті клітин. При інфікуванні патогеном їх авірулентні сигнали розпізнаються завдяки наявності специфічного гена стійкості рослин (R). Ця авт/R взаємодія називається ген-ген стійкістю і часто запускає механізм захисту, що включає програму клітинної смерті в місцях інфікування (відома як гіперчутлива відповідь). Ідентифіковано транскрипційний фактор Pti 4 – це білок, який просторово подібний з амінокислотною послідовністю EREBP_s і може специфічно зв'язувати GCC-бокс *cis* елемент, присутній у промоторі багатьох етилен-регульованих патоген-відповідних генів (PR). Експресія Pti 4 в листках томату швидко індукується етиленом, що зумовлює експресію GCC-бокс-вмісних PR генів. Ці результати свідчать про те, що відповідь етилену є ланкою ген-ген стійкості у рослин.

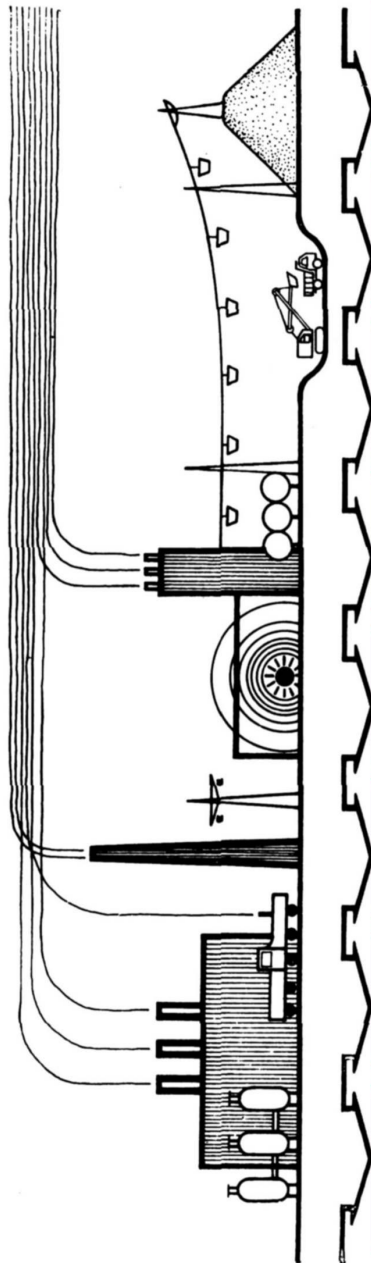
У випадку, коли відбувається активація гіперчутливої відповіді, запускається тривала відповідь, відома як системно набута стійкість (СНС), що забезпечує імунітет проти послідовного інфікування, спричинений широким спектром патогенів. У багатьох випадках СНС характеризується підвищенням ендogenous вмісту саліцилової кислоти (СК) і експресією PR генів, призводячи до підвищення стійкості до широкого спектра вірулентних патогенів. Однак, деякі патогени можуть індукувати захисну стійкість рослин через активацію етилену і жасмонової кислоти (ЖК) у сигнальних трансдукційних шляхах. Хоча СК-залежні й ЖК/етилен-залежні шляхи беруть участь у формуванні стрес-захисних реакцій рослин і їх стійкості до різних патогенів, спостерігається значна взаємодія між цими двома шляхами в СНС. Тут використовують термін «cross-talk» (перехресний зв'язок), який забезпечує взаємодію між двома окремими, лінійними сигнальними трансдукційними шляхами, що одночасно активуються в однакових клітинах. Таким чином, компоненти двох сигнальних шляхів експресуються в однакових клітинах і показують взаємодію в нормальних фізіологічних умовах. Етиленові сигнальні трансдукційні шляхи можуть взаємодіяти з ЖК шляхами для співрегулюючої експресії захисних PR генів, наприклад, PDF 1.2, включених у стійкість рослин до хвороб. Крім того, існує взаємодія між ЖК/ етиленом і СК-залежними шляхами. За некротрофного інфікування патогенами розвиток симптомів прискорюється та підвищує смертність клітини, викликану іншими типами патогенних інфекцій, беручи участь у запрограмованій смерті клітин.

Припускають, що абіотична стрес-індукована відповідь частково має подібність з патогензахисними шляхами, а взаємодія між СК, ЖК та етиленом модулює відповідь на дію активних форм кисню. Виявлено, що стимуляція біосинтезу етилену за дії стресових факторів, таких як озон, УФ радіація, поранення тощо, включається генерацією активних форм кисню, до яких відносять супероксидні аніони, гідроксильні радикали і пероксид водню, які викликають пошкодження клітинних органел внаслідок пероксидного окиснення ліпідів. Крім того, активні форми кисню, особливо, пероксид водню, функціонують як сигнальні молекули. Зокрема, надлишок у тканинах пероксиду водню та інших активних форм кисню може стимулювати АСО чи індукувати новоутворення її ізоформ. Тому вважають, що підвищення біосинтезу етилену в умовах стресу залежить від швидкого перетворення АСС на етилен, активності АСО, яка каталізує останній етап біосинтезу етилену. Однак, головним процесом регуляції біосинтезу етилену є експресія АСС-синтази (АСС).

3.3 Класифікація підприємств за ступенем впливу на довкілля

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. 10). За ступенем впливу на навколишнє середовище всі промислові підприємства згідно із санітарними нормами прийнято класифікувати на п'ять класів шкідливості. Залежно від здійснюваного впливу найнебезпечнішими є підприємства I класу, найменш шкідливими – V класу. Для підприємств кожного класу передбачаються санітарно-захисні зони, у яких не дозволяється будувати житло, облаштовувати зони відпочинку, використовувати територію для ведення сільського господарства. Максимальний розмір санітарно-захисної зони (не менш 1 000 м) повинен виділятися для підприємств I класу шкідливості (Рис 11).

ВПЛИВ ПРОМИСЛОВОГО ПІДПРИЄМСТВА НА ОТОЧУЮЧЕ СЕРЕДОВИЩЕ



- Вторгнення у природний ландшафт та порушення гармонії
- Зміна мікроклімату
- Забруднення атмосферного повітря, водойм, ґрунту
- Порушення рельєфу
- Виділення неприємного або сильного запаху
- Розповсюдження шуму та ультразвуку
- Накопичення виробничих відходів
- Ураження рослинного та тваринного світу

Рис. 8 – Вплив промислових підприємств на довкілля

КЛАСИ ПІДПРИЄМСТВ ЗА ШКІДЛИВИМ ВПЛИВОМ НА ДОВКІЛЛЯ

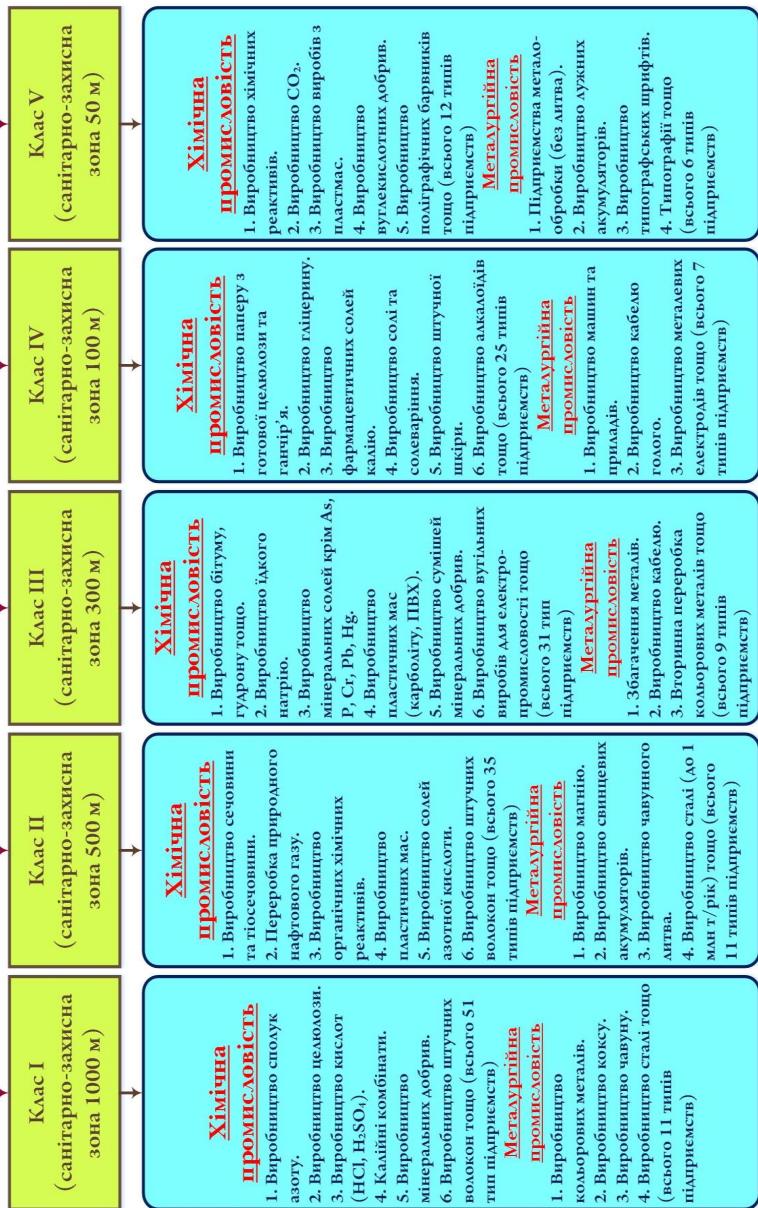


Рис. 9 – Класифікація промислових підприємств за їхнім впливом на довкілля

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.

3.4 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, виявляються в зниженні приросту, утраті декоративності і зниженні репродуктивної функції.

Одним із забруднювачів, який часто зустрічається у викидах промислових підприємств, є сірчистий газ SO_2 . За даними багатьох дослідників (Ількун, Ніколаєвський та ін.), механізм токсичної дії SO_2 полягає в порушенні діяльності багатьох ферментів у наслідок 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 в 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 зв'язане утворення АТФ, пригнічує транспорт електронів. Сульфід і сульфат відносяться до роз'єднувачів електронного транспорту. Під впливом SO_2 зареєстроване значне зменшення активності рибулозодифосфаткарбоксілази, хлорофілази, інтенсивності фотосинтезу і вмісту хлорофілу.

Одним 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 при 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 полютанту на ультраструктурному рівні. Зареєстровано набрякання тилакоїдів і грануляція строми. 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 SO₂. 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 SO₂, NO₂ і O₃ 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 SO₂+NO₂ не змінила досліджуваних параметрів у цієї рослини і *Melica uniflora*, але привела до їх зниження у *Oxalis acetosella* і *Viola reichenbachiana*. Обробка SO₂+NO₂+O₃ 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 приводить до збільшення частоти хромосомних аберацій, розривів хромосом, посиленню мутаційного процесу у злакових сільськогосподарських культур, змінюється гідроліз.

При цьому слід пам'ятати, що **гліколіз** (шлях Ембдена–Мейергофа) – центральний шлях катаболізму глюкози, сукупність ферментативних реакцій, в результаті яких шостивуглецева молекула глюкози C₆H₁₂O₆ розщеплюється до двох тривуглецевих молекул пірвіноградної або молочної кислоти. Гліколіз є

шляхом катаболізму глюкози, в якому кисень не бере безпосередньої участі, проте, за рахунок наявності в гліколізі окислювально-відновлювальних реакцій, у результаті гліколітичного розщеплення глюкози генерується дві молекули АТФ. 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. Луштинєць із співавторами, навпаки, виявив під впливом фториду активацію гліколізу і гальмування пересування глюкози у листках пшениці. Цими ж авторами встановлено, що під впливом фторидів відбувається посилення пентозфосфатного шляху окислення цукрів у рослин, вирощених у розчині гібереллової кислоти. Під впливом фтору у проростків 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.

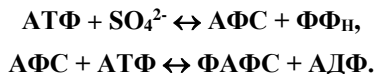
Забруднення навколишнього середовища значною мірою впливає на білковий обмін рослин. Залежно від діючих речовин можуть відбуватися різні порушення синтезу амінокислот і білків, посилення процесів їхнього розпаду. Ці порушення приводять до порушень діяльності численних ферментних систем, що веде до змін багатьох метаболічних процесів у рослинах. Причому, саме ферментні системи найбільше лабільні і піддані дії 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 в 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 метаболічних шляхи внутрішньоклітинного сульфїту, 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 міто-

хондріях. Вважається, що перетворення $\text{SO}_3^{2-} \leftrightarrow \text{SO}_4^{2-}$ у хлоропластах відбувається у ланцюзі транспорту електронів і супроводжується відновленням НАДФ⁺. Сульфїт, 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 окисел 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'-фосфосульфату (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 сульфїт 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 сульфїтів 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, які каталізують 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 призводить до необоротного розладу метаболізму сірки і сполучених з ним інших метаболічних циклів.

Характер впливу SO_2 на білки досить різноманітний: поліютант може забруднювати реакційноздатні сульфїдрильні групи ферментів; розщеплювати дисульфїдні зв'язки, впливаючи на четвертинну структуру молекул; конкурувати із субстратом за активний центр ферменту; знімати алостеричну регуляцію; сприяти появі нових ізоформ; утворювати комплекс із ізоферментом або суб-

стратом, що призводить 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 ^{14}C -фенілаланіл-т-РНК із комплексом поли-I і рибосомами. Ферментативне зв'язування т-РНК із цим комплексом залежить від гуанінтрифосфорної 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 $4 \cdot 10^{-6}$ NO_2 протягом 8 годин, з 1 200 білкових плям 2 плями з рІ 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.

Симптомами враження PAN та озоном є «прозорість» листків, поява бронзового або сріблястого забарвлення, яке зазвичай розвивається у сукупності або окремими плямами. Серед рослин найбільш чутливі петунія, боби, помідори, тютюн тощо. У травах уражена тканина спочатку має безкольорове забарвлення, а потім починає жовтіти. Голки на хвойних деревах також чутливі до дії PAN.

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 терміну дії забруднювачів можуть бути менш або більш глибо-

кими. У зв'язку з цим виділяють *невидимі*, *хронічні* та *видимі* або *гострі* пошкодження. 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. Гострі пошкодження можуть також виникнути як результат короткотермінової дії дуже високих концентрацій забруднюючих речовин (залпові або аварійні викиди). Симптоми гострих (видимих) уражень залежать від діючих поллютантів та проявляються у вигляді некротичних плям різного кольору (Рис. 10).



1



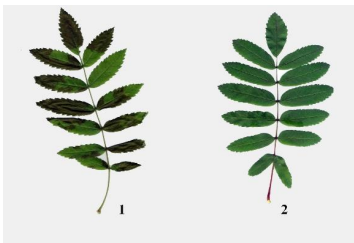
2



3



4



5



6

Рис. 10 – Гострі пошкодження рослин кислими газами

1, 2 – діоксид сульфуру; 3, 4 – флуорид гідрогену;

5, 6 – комплексне забруднення повітря ($\text{HF} + \text{SO}_2 + \text{H}_2\text{SO}_4 + \text{NH}_3$)

(1–4 – за <http://www.aces.edu>; 5–6 – за Приседським)

В арсеналі захисних засобів, що забезпечують стійкість рослин, відсутні спеціалізовані адаптації, які забезпечують їхній успішний ріст за цих умов. Рослини, опиняючись у різко зміненому людиною середовищі росту і не маючи спеціальних захисних пристосувань до руйнівних факторів цього середовища, неминуче стають 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.

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 даний 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 (*Crassulaceae*) 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 заздалегідь 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.

3.5 Джерела та характеристика забруднення ґрунту

Усі ґрунти характеризуються родючістю, здатністю забезпечувати рослини водою та елементами мінерального живлення. Природна родючість ґрунтів залежить від багатьох факторів, клімату, повітря, води, мікроорганізмів, рельєфу місцевості та в умовах України зазнає впливу комплексу техногенних чинників. У залежності від характеру і наявності первинної структури поверхні території М. Л. Рева і Г. І. Хархота рекомендують у степовій зоні розрізняти декілька форм техногенних ґрунтів.

До першої категорії техногенних земель вони віднесли території, на яких порушений тільки ґрунтовий шар і частково ґрунтоутворюючі породи або ілювіальний горизонт. Ці ґрунти являють собою суміш гумусованих горизонтів з верхніми шарами материнських порід і ілювіального горизонту. Перемішані ґрунти найбільш характерні для рекультивуємих територій після розробки нерудних копалин, різних водоймищ, міських і промислових будівель. До другої категорії відносяться промислові землі, які виникли за рахунок відкритих розробок різних корисних копалин.

Третя категорія включає землі, які постраждали внаслідок ерозії ґрунтів, обумовленої антропогенними факторами. Кількість таких земель збільшилася за рахунок безсистемної оранки земель, невірною некерованого випасу тварин, рекреаційної дигресії, вирубки лісів.

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 їх 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 кислотами 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 фітокліматом. За цих умов природна рослинність у фітоценозах замінюється рудеральною.

Рослинність складають типові представники степу: багаторічні мезотермні ксерофільні види, переважно дернинні злаки і різнотрав'я. В залежності від типу рослинності на території степу з півночі на південь розрізняють три підзони. Північну смугу, яка межує з Лісостепом, займає підзона різнотравно-типчаково-ковилових степів, далі на південь – підзони типчаково-ковилових і полиново-злакових степів, відповідно. Так, Дніпропетровська область відноситься до першої підзони, для якої характерною рисою є значна зімкненість рослинного покриву, основне ядро якого утворюють злаки (ковили, типчак). Значну частину рослин у травостані становлять бобові та різнотрав'я. Доля ефемерів у складі травостою досить незначна. Найбільш поширені на території підзони формації з представників родів *Stipa*, *Festuca*, *Poa*, *Bromopsis*.

Синекологічні дослідження травостану техногенних територій (Лихолат, 1999) дозволяють зробити підсумки інвентаризаційного етапу і провести структурний аналіз флори промислової зони міст регіону. Загалом на досліджених територіях виявлено 126 видів судинних рослин, що належать до 97 родів і 28 родин. Цей перелік охоплює і газонні трави, які натуралізувалися і становлять значну частину трав'яного покриву. В травостані найбільш поширена родина *Asteraceae* (27 % видів, із яких більшість є рудерантами, тобто формують трав'янисті ценози). Представники родини *Asteraceae* складають такий ряд зменшення рясності у цих ценозах: *Ambrosia artemisiifolia*, *Erigeron canadensis*, *Cichorium intybus*, *Taraxacum officinal*, *Picris hieracioides*, *Crepis tectorum*.

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

Цікавою нашою знахідкою на обстежених територіях є *Cynodon dactylon* (L.) Pers., північна межа розповсюдження якого проходить посередині між містами Дніпро та Запоріжжя.

Третє місце посідає родина *Fabaceae* (7,9 %), четверте – *Caryophyllaceae* (6,3 %), п'яте – *Brassicaceae* (5,5 %), шосте – *Chenopodiaceae* (4 %). Родина *Fabaceae* включає види родів *Coronilla*, *Desmodium*, *Lathyrus*, *Lotus*, *Medicago*, *Melilotus*, *Trifolium*, *Vicia*; *Caryophyllaceae* – *Arenaria*, *Gypsophilla*, *Saponaria*, *Silene*, *Stellaria*; серед *Chenopodiaceae* частіше інших зустрічаються *Atriplex*, *Chenopodium*, *дещо менше Kochia*. На сьомому місці – *Poligonaceae* (3,1 %), що об'єднує тільки роди *Poligonum* та *Rumex*. Восьме місце поділяють родини *Amaranthaceae*, *Apiaceae*, *Plantaginaceae*, *Rosaceae* (по 2,4 %). Далі за кількістю видів *Boraginaceae*, *Euphorbiaceae* та *Scrophulariaceae* (по 1,6 %). Решта родин (*Balsaminaceae*, *Convolvulaceae*, *Cucurbitaceae*, *Cuscutaceae*, *Cyperaceae*, *Dipsacaceae*, *Hypericaceae*, *Lamiaceae*, *Onagraceae*, *Resedaceae*, *Rubiaceae*, *Santalaceae*, *Solanaceae*, *Violaceae*) представлені одним видом. Тип промислового забруднення території на кількість родин не впливав.

Виявилось, що на територіях промислових підприємств переважають трав'янисті полікарпіки, серед яких значну роль в травостані відіграють рослини з коротким життєвим циклом. Так, третину видів становлять ярові однорічники. Із багаторічних рослин найпоширеніші стрижневокореневі. Присутність останніх видів пояснюється здатністю добувати вологу з глибоких горизонтів, навіть під час літньої посухи, що ставить їх поза конкуренцією з іншими рослинами.

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

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

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

Сучасні спостереження флористичного складу показали його зміну порівняно з корінною рослинністю в кінці минулого сторіччя. Цілком зникла ковила. Серед злаків в першій половині літа домінує *Poa angustifolia*. У другій половині літа формуються угруповання з домінуванням *Polygonum aviculare*, *P. convolvulus*, *Asteris absinthium*, *A. vulgaris*, які характеризуються інтенсивним ростом і розвитком. У травостані зустрічаються також залишки типчака (*Festuca valesiaca*). Саме він, поряд з ковилою, є домінантом природної рослинності степу. Найбільш вірогідно, що трансформація типчаків на промислових майданчиках буде продовжуватись в бік посилення і переваги бур'янистих видів. У майбутньому можливе також подальше скорочення чисельності й інших типових рослин степу, які ще лишилися. Із особливостей фітоценозів на техногенних територіях слід зазначити співдомінантну роль степових щільнодернинних і бур'янистих кореневищних злаків, частина яких разом із більшістю різнотрав'я є облігатними за цих умов. Так, проективне покриття та продуктивність травостанів в значній мірі визначає *Elytrigia repens*, який більш стійкий до антропогенного навантаження ніж інші види.

Спонтанній рослинності на територіях промислових підприємств притаманні всі форми антропогенної динаміки, які висвітлені в працях Лихолат, 1999; Григорюк та ін., 2014. Особливістю відновних сукцесій є поступова заміна рудеральної рослинності на природну. За цього спостерігається заміна одних видів та їх біологічних груп іншими, наприклад, на зміну однорічним видам приходять багаторічні. Беручи до уваги той факт, що функціонування підприємств не припиняється, угруповання рослин можуть довго залишатися на одній зі стадій розвитку. Цей процес супроводжується появою і експансією нових угруповань зі зменшенням чи навіть зникненням інших. Поява на території промислових майданчиків таких видів як *Ambrosia artemisiifolia* в поєднанні з видами місцевої флори сприяє утворенню агресивних асоціацій, прикладом яких є *Ambrosietum artemisiifolia* + *Elytrigiosum repens*, домінуючих серед рослинності навіть в засушливі роки для степового Придніпров'я (1992, 1998, 2016 роки). Особливо суттєві зміни відбувалися в роки з різним рівнем атмосферних опадів. Підтвердженням слугують виділені по домінантній класифікації рослинності

асоціації з урахуванням під'ярусів трав. Так, в засушливі роки на промислових майданчиках досліджуваних підприємств переважали асоціації *Ambrosietum artemisiifolia* + *Elytrigiosum repens* та *Setarietum viridis* + *Convolvulosum arvensis*, *Elytrigietum repens* – *Taraxacosum officinale*, *Artemisietum absinthium* – *Poaosum angustifolia*, в яких злакові є едифікаторами (*Setaria viridis*) або субедифікаторами (*Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*). Інші асоціації (*Erigeronetum canadensis* + *Lactucosum tatarica*; *Sonchusetum arvensis* – *Elytrigiosum repens*; *Chenopodietum album* – *Setarioso viridis* – *Polygonosum aviculare*) в засушливі роки зберігалися, але їхня життєвість була нижчою порівняно з попередніми. В роки з достатнім зволоженням (1990, 2015 рік) домінуючими були асоціації *Ambrosietum artemisiifolia* + *Elytrigiosum repens*, *Sonchusetum arvensis* – *Elytrigiosum repens*, *Elytrigietum repens* – *Taraxacosum officinale*, *Artemisietum absinthium* – *Poaosum angustifolia*, одним із складових яких були дерноутворюючі трави. За надмірного зволоження (1999 рік) панівне положення також зберігали асоціації, що включали дерноутворюючі трави.

Типовими забруднювачами довкілля є важкі метали, вміст яких значно змінюється в часі і просторі. Біологічний кругообіг важких металів у межах однієї і тієї ж ґрунтово-кліматичної зони (степу) у рослинах міняється навіть при однаковому типі умов. При дослідженні 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 місту пігментів пригнічення фотосинтезу, що веде до посилення утворення некрозів і зниження стійкості рослин. Основна причина зазначеного явища полягає в тому, що рослини слабо засвоюють багато важкі метали (наприклад, свинець) навіть при їхньому високому вмісті в ґрунті через те, що вони перебувають у вигляді малорозчинних сполук. Тому концентрація свинцю у рослинах зазвичай не перевищує 50 мг/кг, і навіть індійська гірчиця, генетично схильна до поглинання важких металів, накопичує свинець у концентрації всього 200 мг/кг, хоч і зростає на ґрунті, сильно забрудненому цим елементом. Причому надходження важких металів у рослини стимулює деякі речовини (наприклад, етилендіамінтетраоцтову кислоту), що утворюють з металами в ґрунтовому розчині стійкі, але розчинні комплексні сполуки. Так, варто було внести подібну речовину в ґрунт, що містить свинець у концентрації 1 200 мг/кг, як концентрація важкого металу в пагонах індійської гірчиці зростала до 1 600 мг/кг.

Причому, збільшення атомної маси призводить до збільшення токсичності, хоча є і деякі винятки, наприклад берилій, мідь. Мідь для багатьох клітин набагато токсичніша, ніж такі метали, як барій, стронцій та інші, не дивлячись на їхню меншу атомну масу. Різна сила дії заліза в дво- і тривалентному стані, не зважаючи на однакову в обох випадках атомну масу елемента. Такі відхилення свідчать проти переважного значення атомної маси для токсичності металів. Вважається, що зв'язок дії металів з їхньою атомною масою в тому, що в міру збільшення останньої в цій групі елементів зменшується їхній вміст у організмах і збільшується токсичність. Дійсно, токсичність металів з великою атомною масою, таких, як свинець, ртуть, золото, срібло та інших, велика, а нормальний вміст їх в організмах або заперечується, або дуже невисокий. Одночасно фізіологічна активність металу визначається легкістю, з якою він віддає свої електрони, ступенем спорідненості останніх до заряду елемента. Більш міцний зв'язок обумовлює меншу активність електронів.

Поряд з цим ступінь окислення основного елемента аніона може впливати на токсичність солей. Так, токсичність аніонів, що містять галоїди, збільшується із зростанням ступеня окислення галоїда, а отруйність аніонів, що включають елементи V–VI груп періодичної системи елементів (азот, сірку), навпаки, знижується при підвищенні валентності. Для галоїдних сполук металів велике значення має ступінь дисоціації і головним чином гідролізу з утворенням кислот. Такий гідроліз відомий для галогенідів багатьох металів: олова, титану, танталу, ніобію, германію та інших. Біологічний і токсичний ефект солей, таким чином, може змінюватися в силу специфічності дії аніонів, наприклад, галогенів, а також через гідроліз, що супроводжується утворенням вільних кислот або лугів. Провідна роль у цих процесах належить катіонам металу.

Відома токсичність важких металів (міді, свинцю, ртуті) в залежності від їхньої концентрації. 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 сирової та сухої біомаси органів цілої рослини. Концентрація свинцю в коренях більша, ніж його вміст у наземних органах. За надлишку свинцю в середовищі корені накопичували понад 99 % свинцю, охороняючи наземну частину від його дії.

Токсичність важких металів пов'язана, зокрема, з тим, що вони блокують активні центри ферментів і виключають їх з управління метаболізмом. Загальнотоксична дія металів може бути пов'язана з неспецифічним гальмуванням ряду ферментів в силу денатурації білків взагалі. Але ряду металів в той же час властиве специфічне пригнічення певних ферментів уже в дуже малих концент-

раціях. Тому особливості отруєння окремими металами виявляються переважно за тривалого контакту з ними.

Ряд металів, зокрема, мідь і цинк у більшій мірі, ніж барій, знижують фотосинтетичну і дихальну функцію рослин.

Дослідження вмісту стронцію, кобальту, хрому у різних органах рослин, вирощених на середовищах з різними концентраціями солей цих металів, показало, що збільшення концентрації важких металів 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 у рослинному організмі 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 зміст білка зростає у всіх досліджуваних рослин, а це – місце основної локалізації металу. Збільшення сумарного білка в умовах інтоксикації шестивалентного хрому носить захисний характер.

Для рослин, що зростають в зоні дії промислових викидів у довкілля, відмічається підвищений вміст металів у тканинах різних органів рослини, спостерігаються різні фізіологічні перетворення, що іноді носять і захисний характер.

Найбільш поширеними в засолених ґрунтах України є солі соляної, сірчаної і вугільної кислот – хлориди, сульфати і карбонати кальцію, магнію та натрію, які за відповідного вмісту викликають пригнічення росту і розвитку або навіть загибель рослин. Суттєву частку забруднення ґрунтів на промислових підприємствах хімічної промисловості 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, глютаміну, коензиму А, тіаміну та ін. Рослина поглинає сірку у вигляді сульфату коренями, у вигляді діоксиду 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, насам-

перед, з відновлювальною асиміляцією сульфату, що закінчується утворенням двох протейногенних амінокислот: метіоніну і цистеїну. За надлишку в середовищі сульфату в рослинній клітині збільшується концентрація багатьох низькомолекулярних S-з'єднань, 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 голк 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 тамарикс 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.

На відміну від сірки і хлору, відповідно до сучасних уявлень, фториди не є необхідними для розвитку рослин сполуками. 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. У деяких рослин, таких, як *Dichapetalum* spp. у Південній Африці і *Acacia georginae*, в Австралії, відбувається утворення фтороцтової кислоти (FCH₂COOH), що може призводити до загибелі пасовищних тварин. Відносно неутруйна 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 їхня детоксикація в рослинній клітині. Іншою причиною великої токсичності фторидів може бути їхнє велике нагромадження в хлоропластах. Підвищення токсичності фторидів залежить від вторинної транслокації в межах листка.

Відомо, що особливу небезпеку для рослин становлять саме рухомі водорозчинні (в/р) форми (фториди лужних металів), так як вони пасивно і легко

переносяться з ґрунту в рослинні тканини. Забруднення рослин фторидами призводить до:

- 1) порушення респіраторної діяльності;
- 2) зменшення поглинання кисню;
- 3) зменшення вмісту хлорофілу;
- 4) зниження асиміляції поживних речовин (у тому числі крохмалю);
- 5) пригнічення функцій деяких ферментів (пірофосфатази);
- 6) пригнічення функцій деяких каталізаторів;
- 7) пошкодження клітинних мембран;
- 8) зміни метаболізму органел клітини;
- 9) руйнування нуклеїнових кислот (ДНК та РНК);
- 10) синтезу токсичних фторорганічних сполук (у південно-африканських рослин, сої).

Результатом вищезгаданих процесів є загальне сповільненням росту рослин і зниження їхньої урожайності. Але найбільша небезпека забруднення рослин фтором у тому, що вони стають джерелом надходження фторидів до організму тварин і людей.

Дія фторидів на рослини пов'язана з прямим впливом газоподібних сполук фтору на надземні частини рослин. Непрямі ефекти, викликані накопиченням 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 цинкові та свинцеві, великі кількості фторидів у ґрунтах можуть чинити довгострокові впливи на рослинність, що перевершують ушкодження від атмосферного фториду. За допомогою лізиметрії показано, що фториди на противагу сірці та особливо хлоридам досить слабо вимиваються з ґрунтів.

Подібно сірці і фторидам, хлор у формі хлоридів може поглинатися коренями і листям рослин. Хлориди – солі соляної кислоти також нерідко накопичуються у ґрунтах південних широт. Вони разом з сульфатами належать до найбільш поширених солей, які входять до складу засолених ґрунтів і соляних озер. Характеризуються високою розчинністю (342–745 г/дм³) і токсичністю. Хлориди найчастіше зустрічаються на території узбережжя Сиваша, Чорного і Азовського морів. У ґрунті хлориди знаходяться майже винятково в розчиненому стані і тому легко вимиваються. Лізиметричні дослідження показали сталість вмісту хлоридів у ґрунтах Європи. Надходження і потреба в хлоридах збалансовані завдяки їх поглинанню 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 з за-

брудненого повітря малоімовірно. Зміни структури ґрунту та зсув рН, наприклад, за утворення легкорозчинних сполук кальцію можуть, імовірно, відбуватися тільки поблизу потужних джерел викиду.

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-} . Хлор бере участь в осмотичних процесах, нейтралізує заряди в мембранах, бере участь у реакції виділення кисню при фотосинтезі й у поділі клітин. Цей елемент дуже поширений в природі і легко доступний для рослин. Необхідність хлору для рослин була доведена не так давно, лише після того, як при вирощуванні рослин у водних культурах всі реактиви і повітря очистили від слідів хлору. Зазвичай мізерної кількості хлору, яка як домішка була присутня в реактивах і повітрі, вистачало для доброякісного росту рослин.

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.

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.

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 вільно зростаючих рослин за природних варіацій від 0,5 до 60 % залежно від місць мешкання. У галофітів ця величина за середнього вмісту хлоридів складає 65 %, а в екстремальних випадках досягає 95 %. Особливо велику кількість хлоридів нагромаджують рослини-галофіти, які ростуть на засолених ґрунтах.

Функції хлору в рослинах потребують ще вивчення і уточнення. Хлорид – дуже рухливий іон. Відомо, що він – одна з головних «дійових осіб» в осмотичних процесах у вакуолях. Хлор бере участь в реакції виділення кисню при фотосинтезі, а також в нейтралізації зарядів на мембранах. У цибулі хлорид-іон бере участь в регуляції відкриття і закриття продигових щілин листя. У цих реакціях хлорид виступає як противага калію. Іон хлору необхідний для поділу клітин листя і стебел.

Дефіцит хлору в природі практично не зустрічається, бо Cl⁻ присутній в атмосфері, дощах, зрошувальній воді у більше ніж достатній кількості. Рослини легко поглинають хлориди і можуть нагромаджувати їх надлишок. Із культурних рослин в присутності хлориду краще, ніж без нього, ростуть шпинат, цукровий буряк, гречка, кокосова пальма. Надлишок хлоридів швидко пригнічує картоплю, томати, огірки, квасолю, виноград, деякі бобові, тютюн, плодови дерева. При надлишку хлоридів у рослин уповільнюється ріст, спостерігається загальний хлороз, верхівки листя бронзовіють і згинаються.

3.6 Методи підвищення стійкості рослин до забруднення довкілля

Зелені насадження в умовах забруднення атмосфери виконують крім звичайних функцій роль природного фільтра, який очищає 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 по відношенню до промислових токсикантів повинно бути в співвідношенні з адаптивними можливостями видів до екологічно нових факторів. Можна виділити три основних етапи в роботі біофільтра. Перший з них пов'язаний з повною внутрішньоклітинною утилізацією токсикантів, їх включенням в метаболіти з послідовним виключенням в структуроутворюючі процеси. Слід відзначити 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, з допомогою сполук, що знешкоджують токсини в клітинах, з 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 у 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 не однакова. 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 дубу 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 казати 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 напрямком 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 забруднювачів реалізується в повній мірі в оптимальних для них ґрунто-кліматичних умовах. 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, їхню стійкість. Однак при цьому рослина більш інтенсивно здійснює газообмін і транспірацію, і одночасно в їїні 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 в 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 та елементами мінерального живлення, здатні переносити без пошкоджень в декілька разів більшу концентрацію атмосферних забруднювачів.

Важлива роль у формуванні газостійкості рослин належить атмосферним опадам. Кожен 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 листків накопичені фітотоксиканти можна використовувати, застосовуючи штучне дощування рослин. Це може бути єдиним методом збереження рослин у критичні періоди накопичення в них токсичних речовин протягом бездошових періодів або в аварійних ситуаціях, коли підприємства викидають велику кількість шкідливих газів чи 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 зволожено 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, чим 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 в 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 в ґрунті. Дефіцит поживних речовин для рослин супроводжується послабленням росту та стійкості. Внесення органічних і мінеральних добрив, з одного боку, знижує їх 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 їхні сполучення на різноманітних етапах росту і розвитку. Досліди показують, що умови мінерального живлення

рослин відіграють важливу роль у зниженні пошкоджень рослин токсичними газами (Рис. 11). 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 колюча, сосна звичайна, модрина європейська, граб звичайний, береза бородавчата, горобина звичайна та інші види, які пристосовані до кислих ґрунтів, успішно ростуть за умов, коли концентрація солей у ґрунтовому розчині не перевищує 0,1–0,2 %. У той же час кальцієфільні види – дуб звичайний, в'яз пир'ястогіллястий, ясен гостролистий, робінія звичайна – 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.

Разом з тим, внесення в поживне середовище мікроелементів здійснює неоднозначний вплив на ростові процеси робінії звичайної. Підживлення рослин бором, марганцем та сумішшю мікроелементів $B + Mn + Zn + Cu$ 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. 12).

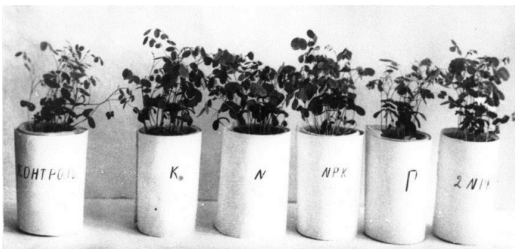


Рис. 11 – Вплив мінеральних добрив на газостійкість рослин

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 підсиленню ферментної активності. Стійкість рослин до забруднювачів середовища можна підвищити шляхом внесення позакореневим способом різноманітних речовин – гідрохінону, червоної кров'яної солі, яблучної, лимонної і аскорбінової кислот, гумінових препаратів з торфу та буроного вугілля.

Менш вивченими та уживаними є методи селекції рослин на газостійкість. Разом з цим метод може бути корисним, оскільки встановлені також індивідуальні особливості толерантності окремих рослин навіть нестійких видів до забруднення повітря.



Рис. 12 – 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 назвати?
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 відносяться до групи важких металів?
10. Які механізми дії важких металів на рослини?
11. Як можна дослідити вплив забруднення ґрунту на рослини?

4. ДІЯ ІОНІЗУЮЧИХ 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 електростанціях. Однією з таких катастроф була аварія на Чорнобильській АЕС у 1986 році. 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 клітинами і тканинами організму. Тому у радіобіологічних дослідженнях умови опромінення визначають результат експерименту. До умов опромінення відносяться тип іонізуючої радіації, доза 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, 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 судити про механізми формування променевої патології організму.

У радіобіологічних експериментах з рослинами існують можливості значно урізноманітнювати 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, прибігають до ослаблення інтенсивності цього випромінювання до дуже малих значень шляхом екранування рослин матеріалами, що не містять радіоактивних речовин.

4.1 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 іонізую-

чої радіації відносять випромінювання різних типів. Загальним для всіх типів випромінювання є його здатність під час проходження через речовину до актив 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 із 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, названий 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 їх 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 частот.

Відомі корпускулярні випромінювання, в 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 їх-

ньої 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 $200-300$ 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. Чим вищою є напруга на променевої трубі для прискорення електронів, тим коротша довжина 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. Випромінення γ -квантів супроводжує β -розпад, К-захоплення, 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 – моноенергічними 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 енергій від глибокого ультрафіолету до рентгенівських променів. Опромінення здійснюють у пучку синхротронного випромінювання, виведеного із синхротрона. Дослідження дії цього типу випромінювання

на рослини тільки початі, однак установлена висока ефективність взаємодії даного типу випромінювання з речовиною.

β-частки – прискорені електрони, які виникають під час розпаду атомів багатьох радіоактивних ізотопів, що перетерплюють β-розпад. Випромінювання характеризується безперервним спектром енергій. Проникаюча здатність β-частинок значно слабкіша, 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-частинок, 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.

4.2 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 кожну точку середовища в даний 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 потокових характеристик використовують щільність потоку та флюенс часток – інтеграл потоку часток за даний проміжок часу.

В якості інтегральної енергетичної характеристики поля випромінювань, у якій відбивається можливість у даній 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 знаку, рівний 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_{екс} – одиниця – Кл·кг⁻¹·с⁻¹)*.

У самих початкових роботах з дії рентгенівських променів експозиційну дозу характеризували тривалістю експозиції, напругою, яка подавалася на рентгенівську трубку, товщиною фільтра, через який пропускали рентгенівські промені. За цими даним лише приблизно вдається оцінювати дозу в рентгенах.

Один час у ході була так звана «еритемна доза», рівна тій кількості рентгенівських променів, яка викликає почервоніння шкіри, еритему. Перехід від еритемної дози до експозиційного 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). Швид-

кість 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

$$D_{\text{погл}} = \left(\frac{\mu_{kz}}{\mu_{ka}} \right) \times \eta \times D_{\text{експ}},$$

де μ_{kz} – коефіцієнт передачі енергії випромінювання речовині з даним ефективним атомним номером; μ_{ka} – 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, уведено поняття **еквівалентної дози опромінення**, яка визначається у такий спосіб: *доза даного типу випромінювання, що чинить таку ж біологічну дію на даний біологічний об'єкт, як доза в 1 Р, складає 1 біологічний еквівалент рентгену – 1 бер*. Цю одиницю еквівалентної дози використовували до введення нової одиниці СІ – зіверта (Зв). 1 Зв дорівнює дозі даного типу випромінювання, за якої ефект біологічної дії випромінювання такий же, як і за дії 1 Гр рентгєнівських або γ -променів.

Поле випромінювання може створюватися джерелами, розташованими поза об'єктом, які 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 їх органах 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 тканоеквівалентні детектори випромінювань.

4.3 Загальні закономірності радіобіологічних реакцій рослинного організму

У розмаїтості радіобіологічних реакцій рослини на опромінення є і загальні риси ефекту, які дозволяють убачати наявність багатокomпонентного радіаційного синдрому (Рис. 13) і виділяти такі його вираження:

1. Реакції рослини, які полягають в посиленні ростових і формотворних процесів, що спостерігаються, як правило, за дії малих доз радіації. Ця реакція, названа **радіостимуляцією**, виявляється або як минуша, 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 формування, 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 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. 13 – Рівні дії радіаційного випромінювання за Д. М. Гродзинським

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 чим говорять про близький і віддалений радіобіологічний ефекти (Рис. 14). Близькі ефекти виявляються безпосередньо в клітинах, підданих опроміненню. Віддалені можуть проявитися в ряді клітинних поколінь від опромінених клітин. Очевидно, віддалені ефекти спостерігаються в тому випадку, коли дози опромінення не перевищують того рівня, після якого всі меристемні клітини цілком втрачають здат-

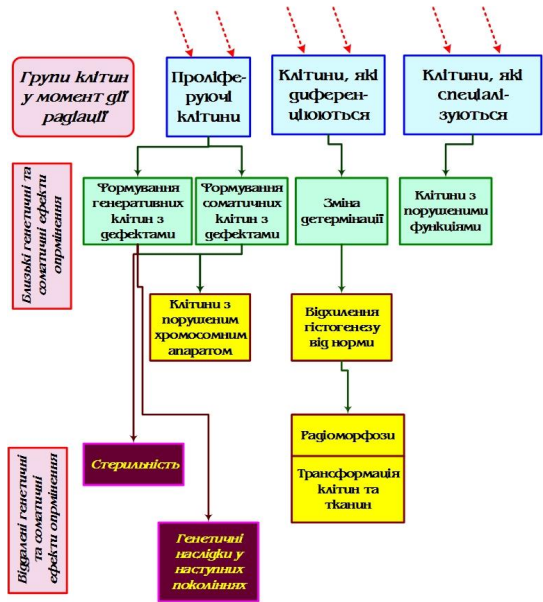


Рис. 14 – Радіаційні ефекти за Д. М. Гродзинським

ність 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 за опроміненням, 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 опромінених клітин, якщо мова йде про вищу рослину. Отже, такі клітини повинні якийсь час нести «сховане» 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 «схованого» ушкодження. Утім, у цьому понятті немає нічого загадкового: за належного вибору методу завжди можна виявити порушення молекулярних структур, які обумовлюють збереження «схованого» 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 завершаться настанням віддалених соматичних наслідків опромінення – виникненням радіоморфозів, припиненням росту, порушенням формоутворення. У випадку зміни позиційної інформації під час опромінення «сховане» 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 «сховане» ушкодження. Ще один приклад віддаленого наслідку – трансформація клітин, що може наставати після багатьох клітинних поділів зовні нормальної клітини, що несе «сховане» ушкодження, у якийсь момент спонукаючих клітину здійснювати трансформацію. Звичайно, розкриття природи «схованих» 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 відносяться до клітинних ліній, які ведуть до утворення гамет, а другі – утворювальні клітини, нащадки яких складають тканини тієї ж рослини.

Виникнення генних мутацій відносяться до досить віддалених ефектів опромінення. За опромінення насіння змінені форми виявляються у першому поколінні. Очевидно, радіаційна мутація виникає в ініціалі зародка насіння. «Сховане» ушкодження проходить складний багатоетапний шлях через меристему чекання до спорогенної тканини, далі – до гамет, 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 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, відносяться 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 «сховані» 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 даного 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 на-

сінні бобів, як правило, менш радіостійкі, чим активно проліферуючі клітини протонеми мохів. Однак *для даного організму незмінно дотримується правило: з підвищенням рівня клітинної активності радіочутливість клітин зростає*. Ця закономірність була встановлена ще на початку розвитку 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 більшою 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, вдається 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. Чим складніша структура геному клітини, тим вища її радіочутливість.

4.4 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 архітектоники. У коренів може підсилитися розгалуження, обумовлене гальмуванням росту осьової частини, збільшенням активності вторинних меристем, формуванням коренів, які утворюються з клітин перичиклу. Порушується утворення кореневих 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 галуження. 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-паростків». 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 доглянути 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 зростаючу розмаїтість, 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. 15).

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 в опромінених калюсах, можуть переноситися шляхом дифузії через живильне середовище до неопромінених експлантів, індукуючи в останніх органогенез. Отже, логічно припускати, що в індукції органогенезу беруть участь або

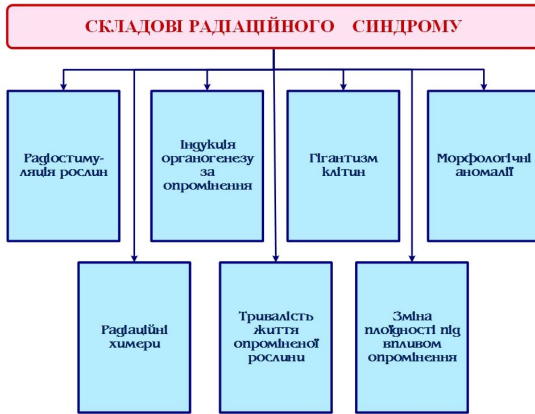


Рис. 15 – Складові радіаційного синдрому

ни, особливо міоїнозит, викликали органогенез у калюсу тютюну. Раніше показано, що опромінена сахароза також набуває здатність продуктами свого радіаційно-хімічного перетворення індукувати органогенез.

У радіаційній індукції органогенезу у 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 dorostали до величезних розмірів. Гігантські клітини характеризуються щільною цитоплазмою, збільшеним числом крохмальних зерен і активним циклозисом. Очевидно, утворення гігантських клітин відбуває 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, вивчено також на водорості едогонії (*Oedogonium cardiacum*). Гігантські клітини у цієї водорості виникають не тільки безпосередньо з опромінених клітин, але і з дочірніх, які

продукти радіаційно-хімічних реакцій речовин, які утримуються у тканині, або опромінені клітини калюсу продукують речовини типу цитокінінів. Були випробувані індолилоцтова кислота, кінетин, міоїнозит, опромінені γ -радіацією у дозах до 250 Гр, у відношенні їхнього впливу на органогенез і виявилося, що всі перераховані опромінені речовини

утворюються в результаті поділу опромінених клітин, у яких 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 опромінення насіння рослин у паростків часто спостерігається розвиток морфологічних аномалій – ушкодження окремих органів – листя, стебел. Ці аномалії найчастіше торкаються перших листочків, примордії яких вже розвинулися у зародку насіння і піддалися ураженню. 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 несуть ознак променевого ураження.

За опромінення вегетуючих рослин морфологічні аномалії можуть виникати у всіх органах, які у момент опромінення перебували у стадії примордиальних бугорків. Усі ці аномалії можна розглядати як меристемогенні. Значно рідше виникають зміни 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. Зміни даного типу за своєю природою відносяться 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, паростків або вегетуючих рослин ураження геному різних клітин виявляється неоднаковим. Інакше кажучи, опромінення сприяє тому, що клітини утворювальних тканин, у тому числі й 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 репродукційної функції тієї або іншої клітини. У результаті рослина, яка виросла з опроміненого насіння, або пагін, який розвився з опроміненої бруньки, складається з генетично різних тканин, являючи собою химеру. У зародку насіння клітини потенційно здатні формувати різні тканини рослини. Оскільки ушкодження, які виникають у ході опромінення, носять статистичний

характер, рослини з опромінених однієї 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. В 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 й ендогенному відліковому часу. У результаті накладення сигналів, які надходять ззовні, і внутрішнього контролю темпів розвитку здійснюється, як правило, 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 повинно супроводжуватися уповільненням розвитку рослини. У дослідях з опроміненням насіння це помітно по відставанню розвитку паростків з опроміненого насіння порівняно зі звичайними. 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 більше частоти 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 також і в інших рослин.

Під впливом радіації можуть розвиватися і гаплоїдні рослини. Це явище спостерігається в тому випадку, коли квітки запилюють убитим опроміненням

пилком, що індукує 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 й 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 сіянці.

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.

4.5 Модифікація радіобіологічних ефектів та захист рослин від променевого ураження

Проблема модифікації променевого ураження займає 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, які модифікують радіаційний ефект, природа яких, як і механізми дії, можуть бути досить різноманітними. Термін «модифікація проме-

невого ураження» охоплює всі явища, які стосуються розвитку променевої реакції рослини. У більш вузькому, але часто застосовуваному значенні говорять про модифікації радіостійкості клітини, організму, коли певним впливом змінюється їх стан, від якого залежить прояв 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 тощо.

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 судять за клітинною виживаністю. За знаком дії розрізняють модифікацію радіостійкості, що підсилює або послабляє 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 відносяться 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 їхнє поведіння за променевого 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 або побічно впливати на фізіологічний стан клітин або організму в цілому, визначаючи характер розвитку променевого ураження.

Нарешті, варто розрізняти 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 в реакційному середовищі істотно залежить розвиток радіаційно-хімічних реакцій під час опромінення багатьох сполук як у розчинах, так і в стані порошків, плівок і т. п. Цей ефект обумовлюється взаємодією кисню з вільними радикалами, які індуються 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 опроміненні 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. Найбільшу зацікавленість викликають речовини – модифікатори радіостійкості, оскільки простіше взагалі не допускати розвитку променевого ураження, чим усувати наслідки порушень біологічно важливих макромолекул і структур клітини. Так само за необхідності підсилити променеве ураження простіше впливати на виходи первинних молекулярних ушкоджень, чим згодом протидіяти масовим реакціям пострадіаційного відновлення.

Теоретичною основою модифікації радіаційних ефектів і радіостійкості клітин і багатоклітинних організмів є заглиблене 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 фактора.

Якщо в результаті «шоку» припиняється синтез ДНК та РНК, наприклад, через ушкодження ядерного енергетичного фосфорилування або 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 при опроміненні. Гіпотеза має експериментальне обґрунтування результатами досліджень, які показують тісний зв'язок радіостійкості організмів із 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 О. 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 відносяться гістамін, серотонін, дофамін, адреналін, норадреналін, які є агентами, що гальмують розвиток первинних радіаційно-біохімічних процесів. Продукти перекисного окислювання ліпідів, гідроперекиси і перекиси вищих ненасичених жирних кислот діють як фактори, які підсилюють розвиток радіаційного 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 (плазмалемі) і мембран внутрішньоклітинних структур (ядра, пластиди) супроводжуються збільшенням їхньої проникності, що призводить до порушень внутрішньоклітинної організації метаболізму, вивільненню ферментів із субклітинних структур. Ця гіпотеза була розроблена Б. М. 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 до-

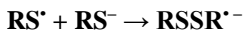
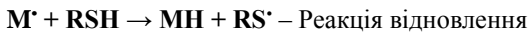
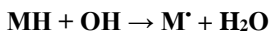
слідженні механізмів модифікації, а з іншого боку – про очевидну множинність цих механізмів.

Радіопротекторні ефекти. У дослідях з рослинами досліджена дія багатьох речовин, що виявляють радіопротекторні властивості щодо 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 років у 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 їх участю в радіаційно-хімічних реакціях, які відбуваються з киснем, чим обумовлюється відсутність радіопротекторних ефектів для цих сполук у тому випадку, коли опромінення проводиться в безкисневому середовищі. Тому є підстави зв'язувати радіопротекторний ефект сульфгідрильних сполук зі зменшенням коефіцієнта кисневого посилення.

У загальному виді 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 – незворотно 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 молекули.

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 галлової кислоти (галати), токофероли.

Серед радіопротекторів зустрічаються мітотичні 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 поєднується з їхньою мутагенністю або антимуутагенністю.

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, цистин, метіонін, серед пептидів – глутатіон, містяться деякі спирти, ліпоева 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.

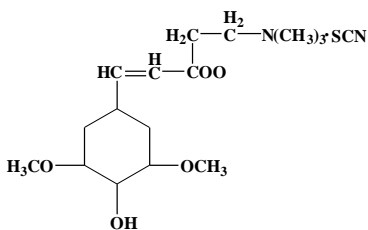


Рис. 16 – Природний радіопротектор синаптин

Радіопротекторні властивості виявлені в екстрактах 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 рослин із родини капустяних виявляли радіопротекторну дію на опромінені проростки кормових бобів. Одним з факторів, які визначають високу радіо-

стійкість капустяних рослин, вважають наявність в тканинах цих рослин синаптину (Рис. 16). Ця речовина широко поширена серед представників родини капустяних, 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 грати і сполуки, які обумовлюють гіпоксивний стан клітин. Такі властивості має, наприклад, леггемоглобін. Виявлена радіопротекторна дія фітогемагглютину. 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 формування 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 помітним була дія у випадку обробки насіння перед опроміненням; з розтяганням розриву між обробкою насіння та опроміненням ефект послаблявся.

Радіомодифікуюча дія фітогормонів. Фітогормони та 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 репопуляції 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 відносяться до некорпускулярних, а які – до корпускулярних?

2. Які кількісні характеристики іонізуючих випромінювань Ви знаєте? Дайте 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. Дайте характеристику природних модифікаторів дії випромінювань.

5. ФУНКЦІ ЗЕЛЕНИХ НАСАДЖЕНЬ У АНТРОПОГЕННО ТРАНСФОРМОВАНОМУ СЕРЕДОВИЩІ

5.1 Значення рослин в антропогенно трансформованих регіонах

Роль зелених насаджень в умовах промислового міста неоцінима. Насамперед, вони впливають на склад, чистоту й іонізацію повітря, сприяють оздоровленню навколишнього середовища; поліпшують мікроклімат територій; у значній мірі пом'якшують несприятливий вплив сильних вітрів; є ефективним засобом боротьби із промисловим шумом; беруть участь в інженерному благоустрої й меліорації територій; служать ефективним засобом боротьби з вітровою та водною ерозією ґрунту; сприяють архітектурно-планувальній і просторовій організації промислових територій, а також підвищенню художніх якостей промислової забудови. Надають населеним місцям своєрідність і виразність. Вивчення архітекторами властивостей і особливостей зелених насаджень дає можливість найбільше повно використовувати рослинний матеріал у формуванні оптимальної для трудової діяльності людини середовища (Рис. 17).

Космічний вплив зелених насаджень на склад повітря здійснюється насамперед за посередництвом хлорофілу – зеленого пігменту листків, який поглинає світлову енергію Сонця, а з її допомогою здійснює процес фотосинтезу. Цей процес створює харчові ресурси для тварин і людини. Саме він привів до появи кисню в атмосфері, кількість якого піднялася від 0 до 21 %.

Поряд з цим, завдяки автотрофному живленню, разом з вуглекислим газом рослини здатні поглинати велику кількість забруднювачів, утворюючи своєрідний потужний фільтр, що вловлює 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, які є джерелом порохиння. Установлено, що зелені насадження затримують від 21 до 86 % пилу, який перебуває в повітрі; у безлистому стані деревні та чагарникові насадження також знижують запиленість повітря під кронами до 40 %.

Добре відомі індивідуальні поглинаючі властивості рослин, які залежать, насамперед, від фактури поверхні листків: деревні породи із шорсткуватими, зморшкуватими й опушеними листками краще затримують зважені частки, що перебувають у повітрі. Ефективні в пилозатриманні береза пухната, в'яз листяний, в'яз шорсткий, дуб пухнастий, липа повстяна, калина гордовина, катальпа бігніонієвіда, маслинка вузьколиста, маклюра оранжева, шовковиця біла та ін.

Найбільш позитивно впливають на функціональний стан організму легкі негативні іони, які сприяють діяльності дихальної та серцево-судинної систем людини. Позитивно заряджені важкі іони несприятливо впливають на людину. 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, дуб червоний, дуб звичайний, ялина звичайна, верба біла, верба вавилонська, клен срібlistий, клен червоний, модрина сибірська, ялиця біла, горобина звичайна, сосна звичайна, бузок, тополя чорна, туя західна та інші. Найбільш сприятливий вплив на іонізацію повітря виявляють змішані мішані насадження з хвойних та листяних порід.

За недостатньої кількості зелених насаджень у повітрі промислових майданчиків міститься у десятки разів більше хвороботворних бактерій, ніж у повітрі полів і лісів. Установлено, що бактеріальна забрудненість повітря на території зелених масивів – лісопарків, парків і садів значно менша, ніж повітря на неозелених вулицях і площах. Це пояснюється тим, що багато рослин виділяють особливі летучі органічні сполуки – фітонциди, які вбивають хвороботворні мікроорганізми й сприяють оздоровленню середовища життя людини. Бактерицидні властивості мають багато дерев і чагарників, у тому числі: робінія звичайна, акація ленкоранська, багато видів барбарисів, оксамит амурський, берези бородавчаста та паперова, груша (різні види), гледичія колюча, граб звичайний, дуби червоний і звичайний, ялина колоча й звичайна, садовий жасмин звичайний, жимолость блискуча, верба біла плакуча, калина звичайна, гіркокаштан кінський, клени срібlistий, червоний, гостролистий та ясенелистий, модрина сибірська, липа крупнолиста та дрібнолиста, ялівець козацький, горіхи волоський, сірий і чорний, ялиця білий, платан східний, бузок звичайний, сосни кримська й звичайна, тополі канадська, срібlistа і туркестанська, черемшина звичайна, шовковиця біла, яблуня (різні види). Мають також фітонцидну активність і трав'янисті рослини – газонні трави, квіти та ліани.

Фітонциди, які виділяють рослини, не тільки вбивають бактерії, але й впливають на багато біологічних процесів, що відбуваються в організмі тварин і людини. Ці властивості зелених насаджень, як і їхня здатність підвищувати в повітрі кількість легких іонів, слід максимально використовувати при озелененні промислових територій.

За наявності 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, 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 зелених

листіків коливається від 8 до 46 % залежно від їхньої щільності, розміру та форми. Альbedo лугів 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 досягають 90 %.

Ступінь відбиття, проходження й поглинання світлової енергії для різних порід дерев і чагарників різна й змінюється залежно від форми, величини, особливостей будови та розцвічення листя, а також від форми і щільності крони. Так, клен гостролистий, дуб літній, каштан кінський, яблуня сибірська й осика, листя яких відбиває 50 % і більше світлової енергії, є найбільш ефективними в регулюванні теплового режиму. Деревя, чагарники, газони й інші трав'янисті рослини пом'якшують температурний режим ґрунту, запобігаючи його перегріву в літній період. Установлено, наприклад, що влітку відмінність між крайніми середніми добовими температурами ґрунту в зелених насадженнях становить 3,7, а на ґрунті без рослинного покриву – 13,7 °С.

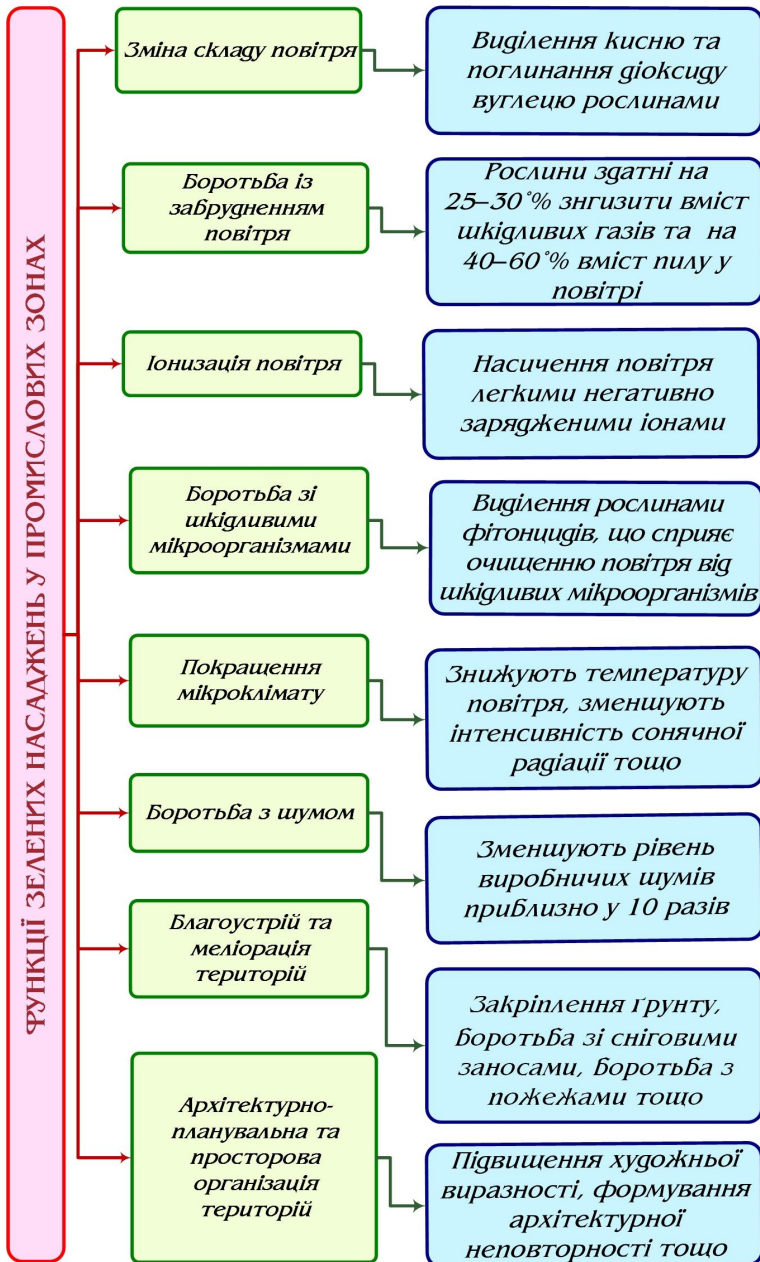


Рис. 17 – Функції рослин у антропогенно трансформованому середовищі

Добре відомий вплив зелених насаджень на вологість та рухливість повітря. Позитивний вплив зелених насаджень на вологість повітря проявляється у наступному: за недостатності вологи в повітряному середовищі рослини підсилюють випаровування, за високої вологості водяні пари конденсуються з повітря на більш прохолодних поверхнях листків. Саме цим пояснюється те, що влітку відносна вологість повітря в лісі на 29–30 % більша, ніж серед міських забудов, а на озелененому бульварі й у сквері – на 16 % вища, ніж у дворі, позбавленому рослинності. Радіус впливу рослин на вологість повітря обмежений: насадження відчутно збільшують вологість повітря в межах відстані, рівного 10–12 їх висотам. Цю обставину слід брати до уваги під час розв'язання містобудівних завдань і, насамперед, при озелененні житлових територій, місць відпочинку, ділянок дитячих установ, шкіл, розташованих у районах з недостатньою вологістю повітря.

Впливаючи на рухомість повітря, зелені насадження 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 для жителів комфортніші умови. 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 призводить до виникнення над ними висхідних гравітаційних потоків повітря, а також до переміщення прохолодного і більш чистого повітря із зелених масивів на неозеленені ділянки. У зв'язку з тим, що зелені насадження охолоджуються повільніше, ніж оголена земля, дорожні покриття та стіни будинків, уночі виникає зворотний процес, що сприяє провітрюванню масивів зелених насаджень.

Отже, раціонально побудовані системи озеленення промислової зони створюють умови для природнього провітрювання територій, оздоровлення повітряного середовища й поліпшення мікроклімату. Зелені масиви сприяють очищенню повітря від пилу, охолодженню, зволоженню, а також насиченню легень людини необхідними негативно зарядженими іонами.

Одна з найважливіших гігієнічних проблем на промислових майданчиках підприємств – боротьба із шумом. Шум знижує продуктивність праці, сприяє розвитку важких захворювань центральної нервової системи, серцево-судинної, травної, ендокринної та інших систем і органів людини. Тривалий систематичний вплив шуму викликає не тільки функціональні зміни нервових клітин, що сприймають звук, але й загальну зміну функціонального стану центральної нервової системи з усіма небажаними наслідками. Шум – один з найбільш неспри-

ятливих факторів зовнішнього середовища. 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 ефективних засобів боротьби із шумом: листяні крони дерев поглинають до 26 % звукової енергії, а приблизно 74 % цієї енергії відбивають і розсіюють. Встановлено, що інтенсивність шуму на озелених тротуарах в 10 разів менша, ніж на неозелених.

5.2 Благоустрій промислових територій

Для благоустрою промислових територій визначають санітарно-гігієнічні, функціональні та 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 та психолого-емоційну. Усі вони взаємозалежні, тому під час створення об'єктів благоустрою промислових територій насамперед повинні бути визначені головні та 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 та характеру розміщених на них промислових підприємств, їхнього впливу на довкілля, розміщення в структурі міста, географічного району тощо.

За комплексного благоустрою промислових територій основними факторами, що впливають на прийняття рішень, 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 та пішохідні зв'язки з містом, іншими підприємствами, місцями видобутку сировини тощо. *Архітектурно-планувальні* – об'ємно-планувальне вирішення промрайону та окремих підприємств, архітектуру будинків і споруджень, дизайн відкритого технологічного й інженерного встаткування, місцеві традиції архітектури та ландшафтної архітектури. *Промислово-виробничі фактори* пов'язані з характером і масштабом підприємства. Вони значно впливають на планування озеленення, добір елементів благоуст-

рою, організацію короткочасного відпочинку тощо. Тому, під час проектування слід враховувати потужність підприємства та технологію виробництва, промисловий транспорт, кількість і склад робітників, умови праці, насиченість території інженерними й 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 їхнього поширення, аераційні особливості територій і її інсоляцію. *Природно-кліматичні фактори* враховують особливості клімату та мікроклімату місцевості, рельєфу, ґрунту (ґрунтоутворні породи, склад, родючість і вологість, рівень ґрунтових вод), наявність водойм, зелених насаджень (види насаджень, асортименти та властивості рослин). Облік *економічних факторів* під час проектування благоустрою промислових територій сприяє зниженню вартості будівництва. Економічність досягається шляхом правильного формування рельєфу, виправданого добору конструкції й 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, шляхом 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.

5.3 Архітектурно-планувальні основи комплексного благоустрою територій підприємств

Верстатобудівна й інструментальна промисловість. Згідно з вимогами, які існують, підприємства верстатобудівної та інструментальної промисловості розміщують у промислових районах або на окраїні селищеских територій міста. За санітарною класифікацією вони належать до IV і V класів шкідливості, а ті, що мають у своєму складі більші ливарні цехи – до вищого 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, в якому блокується ряд цехів, що раніше розташовувалися окремо, але зустрічаються й невеликі будинки допоміжного значення, які через протипожежні і санітарні норми не можуть бути поєднані (енергоблок, градирня, резервуари, склади горючих матеріалів тощо). Основні виробничі цехи верстатобудівних заводів у більшості випадків одноповерхові, а інструментальних – одноповерхові та багатоповерхові.

Приладобудівна та радіоелектронна промисловість. Підприємства цієї галузі промисловості за характером виробництва можна розподілити на дві групи. До першої належать підприємства, що не мають за умовами технологічного процесу герметизованих виробничих приміщень. Вони спеціалізуються на випуску електровимірювальних та інших приладів, годинників, телевізорів, магнітофонів, радіоприймачів тощо. До другої групи належать підприємства, у складі яких є цехи зі строгим технологічним режимом, що вимагають високої чистоти повітря на робочих місцях. Ці підприємства виробляють напівпровідникові прилади, електронно-променеві трубки, приймально-підсилювальні лампи, електровакуумні прилади, фотоелементи.

Для приладобудівних та радіоелектронних заводів, що належать у своїй більшості за санітарною класифікацією виробництв до V класу шкідливості, необхідна санітарно-захисна зона в 50 м. Це визначає можливість їхнього розміщення безпосередньо в селитебній частині міста. Великі міста зі своєю забрудненою атмосферою негативно діють на особливо точні виробництва. На підприємствах точного приладобудування та радіоелектронної промисловості рекомендується створювати таку систему озеленення, яка перешкоджає утворенню пилу на території заводу, ізолює виробничу зону з герметизованими цехами від підсобної та складської зони, від вулиці тощо. Для цього необхідно на території підприємства звести до мінімуму площі покриття, які рекомендуються створювати тільки із твердих матеріалів. На всій іншій території слід улаштувати стійкий газон. За периметром підприємств, де це можливо, необхідні зелені насадження у вигляді великих груп дерев. Біля цехів, де найбільш високі вимоги до чистоти повітря та повітрязаборів, слід створювати зелені простори величиною не менше 30 м. Озеленення основного проїзду на території заводу слід вирішувати за прикладом міської вулиці. Поблизу цехів з точним виробництвом не можна влаштовувати квітники (у вигляді однолітників, розаріїв), саджати фруктові дерева, догляд за якими вимагає періодичного розпушування ґрунту та оголення його поверхні. Для озеленення територій підприємств, що вимагають особливої чистоти повітря, забороняється використовувати деревні, чагарникові та квіткові рослини, що мають опушене насіння, виділяють під час цвітіння волокнисті речовини та велику кількість пилку. На територіях таких підприємств рекомендується створювати великі водойми та різне водне обладнання, що запобігає перенесенню пилу та створює сприятливий мікроклімат.

Хімічна промисловість. Різноманітність асортименту продукції хімічної промисловості забезпечують заводи мінеральних добрив, сірчаноокислотні, азотні, хлорні, содові, нафтоперегонні, пластичних мас, фабрики штучного волокна тощо. Вони займають площі від декількох гектарів до сотень гектарів, забудова територій становить 30–40 %. Підприємства в більшості випадків відносяться

до I і II класів шкідливості. Доставка сировини, транспортування готової продукції та обслуговування допоміжних об'єктів (ТЕЦ, ремонтні бази) вимагають обладнання залізничних під'їзних колій, планувальна структура генплану чітка, територія зонується та розбивається на окремі квартали. На території підприємства можна виділити адміністративно-суспільну, виробничу, підсобну й складську зони. Технологія підприємств постійно удосконалюється, що спричиняє часті перебудови й розширення цехів. Підприємства хімічної промисловості відрізняються високою шкідливістю виробництв, пожежо- та вибухонебезпечністю, розвинутою мережею підземних і надземних комунікацій, будівлями, різними за об'ємом, розміщенням значної частини технологічного устаткування на відкритих майданчиках тощо. Більшість хімічних підприємств викидають в атмосферу значну кількість різноманітних газів та аерозолів. Гази та аерозолі, що утримуються в повітрі, проникають у приміщення невиробничих будинків (заводоуправління, лабораторії, їдальні), внаслідок чого погіршуються умови праці та відпочинку працюючих. Тому важливе значення набувають питання, пов'язані з оздоровленням атмосферного повітря на промислових територіях. На територіях хімічних підприємств, що виділяють в атмосферу шкідливі гази та рідкі аерозолі, повинна бути створена система зелених насаджень, яка сприяє аерації території, розсіюванню шкідливих речовин, перешкоджає їхньому проникненню в житлову зону та поліпшує умови праці і короткочасного відпочинку робітників. Основу озеленення територій таких підприємств повинен становити газостійкий газон з невеликим включенням дерев і чагарників. Дерев слід розмішувати на території поодинокі або невеликими групами (3–5 дерев), чагарники – нещільними групами. Найбільш придатні для цієї мети газостійкі дерева з ажурними кронами та високо оголеними стовбурами, а також низькорослі чагарники. Для декорування стін слід широко використовувати вертикальне озеленення. На територіях такого типу не рекомендується висаджувати садові дерева та ягідні чагарники.

Текстильна промисловість. Текстильна промисловість – одна з найстаріших галузей легкої промисловості, що переробляє рослинну (бавовна, льон, коноплі, джут, кенаф, рамі) і тваринну (вовна, природний шовк) сировину та хімічні і синтетичні волокна на тканини, неткані матеріали, мішкові та мотузяні вироби тощо. Підприємства текстильної промисловості представлені окремими фабриками (бавовняний комбінат, прядильна, ткацька, оздоблювальна фабрики тощо), або фабриками, об'єднаними у великі текстильні комбінати чи навіть у текстильні промрайони. Вони займають площу відповідно від декількох до ста і більше гектарів, щільність забудови території – 60 % і більше. За санітарною класифікацією ці виробництва належать до IV і V класів шкідливості. До вищого класу шкідливості належать оздоблювальні фабрики. На текстильних під-

приємствах зайнята велика кількість працюючих (від 2 до 20 і більше тис.), причому близько 70 % жінок. Вантажообіг на підприємствах середній, здійснюється залізницею та автомобільним транспортом.

Проведення благоустрою та озеленення текстильних підприємств здійснюється із врахуванням великої кількості працюючих, надаючи значну увагу організації підходів і під'їздів до підприємства, розміщенню засобів індивідуального транспорту, правильному облаштуванню місць короткочасного відпочинку на заводській території. На підприємствах з великою щільністю забудови місця відпочинку рекомендується облаштовувати на плоских дахах цехів.

Будівельна промисловість. Вона включає комплекс галузей у складі важкої промисловості, які забезпечують найважливішими будівельними матеріалами всі види будівельних робіт. До її складу в основному входять підприємства, що випускають готові до монтажу конструктивні елементи будинків і споруд: заводи залізобетонних виробів, домобудівні та деревообробні комбінати, заводи будівельних металоконструкцій тощо. За санітарною класифікацією виробництва вони належать до IV класу шкідливості. Розміщуються підприємства будівельних деталей відокремлено, поодиночі, в основному в промислових районах або на межі із селітебною територією. Вони займають територію від 10 до 90 га. Відсоток забудови території залежно від потужності підприємства становить 40–50 %. Вантажообіг на підприємствах цього типу дуже великий, у більшості випадків сировину доставляють залізницею, а готову продукцію вивозять автотранспортом. Велику площу займають складські майданчики.

Система зелених насаджень на цих територіях повинна сприяти зниженню запиленості та шуму, перешкоджати їхньому проникненню на селітебну територію міста. З цією метою у виробничій, підсобній і складській зонах, а також навколо них потрібно висаджувати зелені насадження у вигляді великих груп, масивів і смуг, які знижують швидкість вітру та сприяють осіданню пилу. Пилозахисні насадження слід розміщати з урахуванням напрямку переважних вітрів так, щоб виробництво та курні майданчики перебували в зоні аеродинамічної тіні зелених насаджень. Найбільш ефективний вплив на повітряний потік у літній і зимовий час чинять щільні смуги шириною 24 м. За щільними зеленими насадженнями, які не продуваються, на відстані до 2–3 висот дерев створюється максимальна аеродинамічна тінь. Ефективний вплив зелених насаджень поширюється на відстань до 5–8 висот дерев.

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

Однією з найважливіших екологічних задач є розробка наукових основ відтворення ландшафтів, що, в свою чергу, нерозривно пов'язано з інтродукцією рослин та моделюванням стійких фітоценозів в умовах дії органічних та неорганічних поллютантів. Вирішення цієї проблеми, з нашої точки зору, можливо лише шляхом збереження залишків природної рослинності на цих територіях і наступного їх озеленення. Це питання особливо актуальне в умовах степового Придніпров'я, де мають місце глибокі порушення природних екосистем на фоні засушливого клімату (Лихолат, 1999). Пріоритетними забруднювачами промислово-розвинутих регіонів в останні роки стали важкі метали. Для таких територій характерні ґрунтові «плями», де вміст свинцю, цинку, кадмію та деяких інших елементів у 2–7 разів перевищує природний фон. Високий рівень елементів виявлений не лише на території промислових підприємств, але й на значних відстанях від них.

Вирішальне значення в очистці довкілля відіграють технічні засоби: від очисних споруд до переходу на безвідходні технологічні процеси виробництва із замкнутим циклом. Недосконалість системи нейтралізації промислових забруднювачів робить необхідним використання для доочистки довкілля зелених рослин як універсальних природних фільтрів, серед яких значну роль відіграють трави і, особливо, дерноутворюючі злаки.

Особливого значення у формуванні рослинності первинних техногенних екотопів набуває флористичне оточення, зокрема, наявність контактів з локальними флорами, здатними проникати на техногенні території та витримувати екотопний відбір за умов промислового середовища за рахунок синантропних, космополітних та адвентивних елементів фітоценозів. Згідно з останніми дослідженнями, урбанofлора Південно-Східної України нараховує 350–400 видів, що складає 1/6 частину флори цього регіону. Адвентивні рослини представлені 41 видом.

Зміни довкілля на техногенних територіях набувають такої глибини, що спонтанне заростання й виживання рослин є дуже проблематичним. Рослини, які все ж таки витримують такі умови, мають жалюгідний вигляд. У свою чергу, спад біологічної продуктивності цих видів призводить до втрати ними такого чинника, як декоративність.

Таким чином, у формуванні рослинного покриву намітились дві основні тенденції, зумовлені антропогенними змінами: з одного боку, скорочення обсягу корінної рослинності та формування антропогенних рослинних угруповань, а з іншого – бажання заповнити витіснений природний покрив культуурофітоценозами, створеними при озелененні техногенних територій, у тому числі й трав'янистими рослинами, що дають стійкий дерен.

Згідно з цим, у формуванні дернового покриву техногенних територій треба розрізняти та реалізовувати три таких технології:

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

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

3. Поверхнєве поліпшення ґрунтового покриву у випадку, коли не вимагається заміни його верхнього шару.

4. Улаштування дернового покриву на базі існуючих природних фітоценозів із цілеспрямованим корегуванням природних сукцесій з метою підвищення ролі наявних високоякісних дерноутворюючих популяцій.

Використання для оптимізації промислового середовища саме дерноутворюючих рослин, які характеризуються високою газостійкістю та декоративністю, і до того ж добре виконують санітарно-гігієнічні, естетичні, ґрунтозахисні функції, цілком правомірне. Стан як природних, так і штучних екосистем, як було нами показано, можна оцінити за допомогою анатомо-морфологічних і фізіолого-біохімічних показників.

Теоретичною основою відновлення рослинності на порушених землях є біогеоценотичний підхід, що передбачає єдність всіх компонентів екосистеми. Попередньо проведені дослідження стосуються всебічного вивчення залишків зональної степової рослинності, переважно дернових рослин, або варіанта антропогенного селектогенеза: штучно-створених на техногенних територіях фітоценозів.

Основне місце під час озеленення зони максимального забруднення відводиться газонам, які навіть за умов підвищених концентрацій токсичних речовин покращують навколишнє середовище. Зважаючи на специфіку поширення токсичних речовин від головних джерел забруднення за створення фітофільтру необхідно враховувати мікрорельєф ґрунту як чинник, який впливає на розподіл вологи, освітленості тощо. Дерновий покрив повинен складатися із газостійкого асортименту трав. Внаслідок глибоких деструктивних змін угруповань степових формацій дернових рослин особливо в безпосередній близькості від джерел емісії, вважаємо за доцільне на початкових стадіях формування рослинного покриву використовувати невластиві степу компоненти, в тому числі, малодекоративні, наприклад, *Elytrigia repens* та *Cynodon dactylon*. Другий етап – поступова зміна кореневищних рослин дернинно-злаковими, наприклад, *Poa angustifolia* та *Festuca rubra*.

Тривалість функціональної здатності дернового покриву тим більша, чим ближчий екологічний режим рослинного дерноутворюючого виду і конкретного об'єкту задерніння. За повного співпадіння цих режимів можливе необмежене довголіття дерну. Реалізація останньої ситуації стала можливою в результаті експериментального вивчення асортименту рослин та нашої розробки екологічної типології об'єктів задерніння, в основі яких лежать відповідні напрацювання О. Л. Бельгарда. Оскільки в степовій зоні лімітуючим фактором життєдіяльності рослин є волога, необхідно в першу чергу орієнтуватися на водний режим конкретної ділянки. У зв'язку з цим на вершинах та на верхніх частинах південної експозиції відвалів можна використовувати, наприклад, *Agropyron pectinatum*, *Festuca rupicola*. В середній частині схилу до зазначених видів треба приєднати *Poa angustifolia*, в нижній частині – *Festuca valesiaca*. На схилах північної експозиції, особливо в нижній половині, у зв'язку з поліпшенням зволоження можна застосувати види з відносно вищими водними вимогами: *Festuca rubra*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis* та ін.

З метою надання газону декоративності та запобігання пожежо-небезпечних ситуацій при старінні газону проводиться його періодичне скошування. Разом з видаленням зеленої маси насиченої інгредієнтами викидів відбувається відновлення поглинаючої поверхні, що дозволяє підвищити акумулюючу здатність газону. Цей захід важливий і для боротьби з бур'янистою рослинністю. Виходячи з того, що «дерен» – перш за все разом з приземним шаром травостою верхній горизонт ґрунту, пронизаний та скріплений численними рослинними окремотями (передовсім коренями), який здатний зберігати цілісність вирізаного пласта, дослідження штучних фітоценозів показало, що саме за найповнішого освоєння цієї частини простору в підземній і надземній сферах, коли формується «задерніння», а особливо «щільний дерен» і явище «суцільної контактності... між пагонами», «ценопопуляції здатні створювати стримуючий або витісняючий конкурентів режим замкненості». Ця закономірність була доведена і для травостоїв газонного типу в польовому експерименті при відсутній дії промислового забруднення Л. П. Мициком та нами за її дії в умовах коксохімічного виробництва на прикладі мишію сизого – представника тропічних районів Азії. У варіантах сіяного травостою костриці червоної (*Festuca rubra*) із вихідною площею живлення в розрахунку на одну її особину 1 см² і менше на другий рік існування газону сходи мишію (*Setaria glauca*) не з'являлись зовсім. У варіантах із вихідною площею живлення 3 і 6 см² сходи мишію були, але пригнічені і в значно меншій кількості проти незасіяних ділянок – відповідно в 5 та 3 рази (різниця 5, вірогідна за $\alpha \geq 0,001$).

Нами створена система озеленення в зоні середнього забруднення із врахуванням її функціональних особливостей. На цих підприємствах – це території

цехів, складських споруд з великою кількістю ділянок спеціального призначення, залізничних і автомобільних проїздів, розгалуженої сітки комунікацій. Зменшення концентрації промислових викидів в зоні слабого забруднення дозволило використати більш різноманітні засоби її ландшафтного оформлення із застосуванням рослин, які відрізняються газостійкістю. Перевага надається видам, які не тільки успішно функціонують як продуценти кисню, але мають високу газопоглинальну здатність і декоративність. Основний елемент при оформленні територій (мікрогрупові насадження дерев і чагарників як одновидових (*Betula pendula*, *Salix alba*, *Forsythia suspensa*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Populus Bolleana* та ін.), так і змішаних. Найбільш перспективні в групах *Picea pungens*, *Juniperus sabina*, *Elaeagnus angustifolia*, *Lonicera tatarica*, *Forsythia suspensa* та ін.).

Одним з найбільш токсичних в степовому Придніпров'ї є коксохімічне виробництво. Забруднення повітря на території цих підприємств в десятки разів перевищує допустимі норми. Проведені нами дослідження на промислових майданчиках показали, що в зоні найбільшого впливу токсичних речовин (до 0,2 км від коксових батарей) виживає тільки вкрай обмежена кількість видів рослин: *Elytrigia repens*, *Echinochloa crusgalli*, *Setaria glauca* та деякі інші. На цих і подібних ділянках з сильним забрудненням повітря К. М. Яковлевас-Матецкіс рекомендує створювати покриття з асфальту, бетону темного кольору та інших матеріалів, що нагріваються значно сильніше газонів і створюють течії теплого повітря, які одночасно піднімають газоподібні речовини догори і відносять їх в більш високі шари атмосфери.

З багаторічних злаків, які ми застосували з метою озеленення цих площ, найбільш стійкими при наявності зрошення виявились лише *Festuca rubra*, *Poa angustifolia* та *Elytrigia repens* (другорядний газонний злак). Висаджені нами у відкритий ґрунт квітково-декоративні рослини гинули через деякий час після висадки. Цей вплив нагадує дію великих доз гербіцидів типу амінної солі 2,4-Д.

Найбільш ефективними фітофільтрами виявились газони із декількох видів трав:

- | | |
|--|---|
| 1) костриця червона – 70 %, пажитниця багаторічна – 30 %; | 3) костриця червона – 30 %, пажитниця багаторічна – 30 %, тонконіг вузьколистий – 40 %; |
| 2) костриця червона – 40 %, пажитниця багаторічна – 30 %, пирій повзучий – 30 %; | 4) костриця червона – 50 %, тонконіг вузьколистий – 50 %. |

Позитивні результати отримані нами при одновидових посівах – *Festuca rubra*. Квітники перед цехами рекомендуємо створювати тільки з однорічних рослин. Із дослідженого асортименту найбільш придатний для цієї мети *Tagetes*

erecta. Висока стійкість до забруднювачів і тривале цвітіння (з червня до заморозків) роблять цю рослину незамінною. При пошкодженні токсикантами можна провести заміну рослин (пересаджують у будь-якому віці).

У зоні середнього забруднення (0,2–0,8 км від джерел емісії) знаходиться центральна заводська лабораторія (ЦЗЛ). Основою озеленення цієї зони є газон і посадки дерев (*Acer platanoides*) вздовж вулиць. У глибині території розташовані групи чагарників (*Spiraea Vanhouttei*). Перед фасадом лабораторії нами були влаштовані квітники із *Cineraria maritima*, *Tagetes erecta*, *Gazania splendens*.

Цілком правомірним вважається інтенсивне впровадження на індустріальних територіях – не лише в безпосередній близькості від джерел емісії на докорінно порушених екотопах, але й на значній відстані від них, де ступінь деструктивних змін рослинного покриву значно менший – насаджень з дернових видів рослин. При озелененні адміністративно-громадської зони, яка розташована в зоні слабкого забруднення (0,8–1,2 км) найкраще на фоні газону з дерноутворюючих злаків виглядають багаторічні культури. Найбільш ефектні – групи троянд. Особливу парадність території раною весною надають представники роду *Tulipa*, літом яскраво квітуючі квіткові рослини (наприклад, *Salvia splendens*). Із загальновідомого асортименту квітково-декоративних рослин до них приєднуються *Callistephus chinensis*, *Sedum album*, *Salvia splendens*, *Leucanthemum maximum*, *Iris hibrida*. Ще далі представники родів *Hyacinthus*, *Hosta* (під кроною дерев), *Chlorophytum*. При оформленні квітників біля прохідної весною перевага надається цибулинним рослинам – гіацинтам, нарцисам, тюльпанам. На протязі літа декоративності газону надають хости, тагетеси, сальвії. Для відтінення квітуючих рослин використовують седуми та цінерарії. До пізньої осені на ділянці цвітуть *Chrysanthemum coreanum*, *Leucanthemum maximum*.

Отже, незважаючи на вкрай негативний екологічний стан довкілля біля джерел емісії, існує реальна можливість оздоровити його засобами озеленення. Основою добору рослин може бути запропоноване вище зонування прилеглої території. Лише зважаючи на неї вдається скласти асортимент рослин, що виявляє стійкість і задовільну декоративність. З цієї метою, не припиняючи подальші пошуки, можна використати поданий вище перелік культурних трав'янистих рослин. Принципи створення та утримання культурфітоценозів на територіях промислових майданчиків детально розроблені нами раніше і наведені в посібнику «Агрохімія з основами землеробства».

Вважаємо за доцільне сформулювати основні принципи штучного відновлення стійких фітоценозів на промислових територіях:

- аналіз особливостей забруднення промислового майданчика;
- визначення ступеня забруднення довкілля;
- оцінка ступеня порушення рослинного покриву;

- логічне співвідношення трав'янистих і дерев'янистих рослин в залежності від рівня забруднення промислових майданчиків; висадження тільки конкретного видового складу рослин, стійкого в зазначених умовах;

- врахування декоративних якостей видів; проведення озеленення промислових майданчиків з наданням переваги аборигенним видам ;

- використання біологічних особливостей рослин з метою створення найбільш оптимального варіанту культурфітоценозів (наприклад, визначення співвідношення різних груп рослин на користь одно- та дворічників, що дозволяє легко їх замінити у разі пошкодження).

У разі необхідності на ділянках з низькою вологістю ґрунту, його зміненим агрохімічним складом доцільно використовувати дикоростучі стійкі та невибагливі рослини, наприклад, *Elytrigia repens* та *Poa angustifolia*.

Базуючись на отриманих результатах, заходи з оптимізації природної рослинності можна звести до наступних підходів:

1. *Збереження існуючої рослинності на території промислових майданчиків.* Це має сенс в тому випадку, коли в її складі знаходяться цінні стійкі, декоративні види, які можуть служити джерелом посадкового матеріалу за створення штучних фітоценозів. До цієї групи слід віднести в першу чергу угруповання дернино-злакових рослин. Маючи всі необхідні риси, які висуваються до видів, що зростають на території промислових майданчиків, представники цього угруповання не тільки формують дерновий покрив, але є джерелом для сукцесійного відновлення рослинного покриву в цілому.

2. *Управління сукцесіями.* Найбільш шкідливими рослинами, що зростають у складі спонтанної рослинності, є види, які служать джерелом алергонів (наприклад, *Ambrosia artemisiifolia*). Дослідження показали, що найбільш доцільним методом, який дозволяє значно знизити рясність, або навіть позбутися небажаних видів, є двократне скошування травостою.

3. *Заміна існуючих рудеральних угруповань на культурні.* В тому випадку, коли рудеральна рослинність займає значну площу, більш доцільним є створення штучної рослинності за рахунок озеленення.

4. *Комплексний підхід під час створення середовищеперетворюючих культурфітоценозів.* Оптимальне співвідношення деревних і трав'янистих рослин в штучних фітоценозах забезпечує високу середовищечисну спроможність рослин, здатність створювати стійкі високодекоративні штучні фітоценози за умов підвищеної контамінації довкілля, основу якого складає стійкий дерновий покрив.

Отже, незважаючи на вкрай негативний екологічний стан довкілля біля джерел емісії, існує реальна можливість оздоровити його засобами озеленення.

Питання для самостійної підготовки та самоконтролю

1. Які основні функції виконують рослини в антропогенно трансформованому середовищі? Дайте їхню коротку характеристику.
2. Які вимоги до рослин ставляться 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?

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Григорюк І. П. Створення та догляд за газонами: Методичні рекомендації / І. П. Григорюк, Ю. В. Лихолат. – К.: НУБІП, 2014. – 64 с.
2. Григорюк І. П. Технології вирощування і біорегуляція стійкості газонних рослин у міському урбанізованому середовищі: Монографія / І. П. Григорюк, П. П. Яворовський, Ю. В. Лихолат. – К.: НУБІП України, 2014. – 223 с.
3. Гродзинский Д. М. Радиобиология растений: Монография / Д. М. Гродзинский; Отв. ред. И. Н. Гудков; АН УССР. Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного. – К.: Наук. думка, 1989. – 384 с.
4. Древесные насаждения в оптимизации техногенной и реакционной среды приазовья / отв. ред. Е. Н. Кондратюк. – К.: Наукова думка, 1992. – 94 с.
5. Загрязнение воздуха и жизнь растений / под ред. М. Трешоу. – Л.: Гидрометеоиздат, 1988. – 424 с.
6. Илькун Г. М. Газоустойчивость растений / Г. М. Илькун. – К.: Наук. думка, 1971. – 147 с.
7. Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения / Г. М. Илькун. – К.: Наук. думка, 1978. – 248 с.
8. Ландшафтний фітодизайн: навчальний посібник / А. М. Кабар, Ю. В. Лихолат, О. Є. Пахомов, О. О. Дідур. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2012. – 201 с.
9. Промышленная ботаника / Е. Н. Кондратюк, В. П. Тарабардин, В. И. Бакланов и др. – К.: Наук. думка, 1980. – 260 с.
10. Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой. Устойчивость. Фитоиндикация. Оптимизация / И. И. Коршиков, В. С. Котов, И. П. Михеенко и др. – К.: Наук. думка, 1995. – 182 с.
11. Кудряшов Ю. Б. Радиационная биофизика (ионизирующие излучения) / Ю. Б. Кудряшов. – М.: ФИЗМАТЛИТ, 2004. – 448 с.
12. Кулагин А. Ю. Экофизиология растений / А. Ю. Кулагин. – М.: Наука, 1990.
13. Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда / Ю. З. Кулагин. – М.: Наука, 1974. – 125 с.
14. Кулагин Ю. З. Эколого-экономическая эффективность зеленых насаждений / Ю. З. Кулагин. – М.: Наука, 1985. – С. 116.
15. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / под ред. В. А. Алексеева. – Ленинград: Наука, 1990. – 43 с.
16. Лихолат Ю. В. Еколого-фізіологічні особливості багаторічних дерноутворюючих злаків техногенних територій: Монографія / Ю. В. Лихолат. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту, 1999. – 210 с.

17. Лихолат Ю. В. Конспект лекцій із курсу «Фізіологія адаптації рослин» / Ю. В. Лихолат. – Дніпропетровськ: РВВ ДНУ, 2013. – 31 с.
18. Лихолат Ю. В. Стійкість трав'янистих рослин до промислових емісій / Ю. В. Лихолат, Л. П. Мицик, В. В. Тарасов // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту, 2001. – Вип. 5. – С. 51–55.
19. Мицик Л. П. Дерновий покрив техногенних територій: Монографія / Л. П. Мицик, Ю. В. Лихолат. – Дніпропетровськ: ДДУ, 1997. – 92 с.
20. Изменение ростовых процессов в проростках древесных растений при сульфитном и фторидном загрязнении почвы / Г. М. Негруцкая, Ю. Г. Приседский, Л. В. Зюзюкина, С. В. Прыдыбайло // Интродукция и акклиматизация растений, 1995, № 24 – С. 78–81.
21. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений / В. С. Николаевский. – Новосибирск: Наука, 1979. – 280 с.
22. 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.
23. 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, Серія А: Природничі науки. – Донецьк: ДонНУ, 2003. – № 1 – С. 356–360.
24. Приседський Ю. Г. Методи підвищення стійкості рослин до забруднення повітря промисловими викидами / Ю. Г. Приседський // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть: у 2 т. Т. 2. – К.: Укр. фітосоціологічний центр, 2001. – С. 94–97.
25. 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.
26. 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, І. В. Сетт // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2001. – Т. 6, вип. 1. – С. 54–60.
27. Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей / В. П. Тарабрин, Е. Н. Кондратюк, В. П. Башкатов, И. И. Еоршиков. – К.: Наук. думка, 1968. – С. 216.

28. Томас М. Д. Влияние загрязнения атмосферного воздуха на растения / М. Д. Томас // Загрязнение атмосферного воздуха. – Женева. ВОЗ, 1962. – С. 251–306.

29. Храменкова О. М. Основы радиобиологии: учебное пособие для студентов биологических специальностей высших учебных заведений / О. М. Храменкова. – Гомель: УО ГГУ им. Ф. Скорины, 2003. – 238 с.

30. Юсипіва Т. І. Вплив аерогенного забруднення SO_2 та NO_2 на анатомічні показники стебла *Caragana arborescens* Lam / Т. І. Юсипіва, З. В. Грицай // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія: біологія, 2014, № 23. – С. 123–128.

31. Яковлевас-Матецкис К. М. Комплексное благоустройство промышленных территорий / К. М. Яковлевас-Матецкис. – К.: Будивельник, 1978. – 216 с.

32. Air Pollution Damage to Plants. Alabama a&m and auburn universities. (www.aces.edu)

33. 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>)

34. Effects of Air Pollution on Agricultural Crops / FACTSHEET. 2003, 85 (002) – P. 01–015.

35. Gupta Gia. Nitrogen dioxide effects on photosynthesis / Gupta Gian, Mulchi Charles. J. environment Quol. 1988, 17, 1, 143–146.

36. 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.

37. Richa Rai. Gaseous air pollutants: a review on current and future / Richa Rai, Madhu Rajput, Madhoolika Agrawal and S.B. Agrawal.

38. Schmidt Wolfgang. SO_2 injuru, and intact leaves, as Detected by chlorophyll fluorescence / Schmidt Wolfgang, Schrciber Wrich, Urbach Wolfgang. Z. Naturforsch, 1988, p. 44, № 3–4. – P. 269–271.

Електронні ресурси

39. <https://uk.wikipedia.org>

40. http://childflora.org.ua/?page_id=138

41. <http://osvita.ua/vnz/reports/ecology/21295/>

42. <http://www.aces.edu>

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	3
ВСТУП.....	4
1. Загальна характеристика адаптаційних пристосувань. Основні концепції розвитку адаптацій	5
2. Узагальнена схема реагування рослин на зовнішні впливи	9
3. Забруднення довкілля промисловими хімічними відходами	13
3.1 Загальна характеристика забруднення атмосфери	13
3.1.1 Типи атмосферних забруднень	14
3.2 Компоненти забруднення атмосфери.....	17
3.3 Класифікація підприємств за ступенем впливу на довкілля	27
3.4 Фізіолого-біохімічні реакції рослин на забруднення повітря	30
3.5 Джерела та характеристика забруднення ґрунту	37
3.6 Методи підвищення стійкості рослин до забруднення довкілля	47
4. Дія іонізуючих випромінювань на рослинні організми	53
4.1 Типи іонізуючих випромінювань	53
4.2 Дози іонізуючих випромінювань	56
4.3 Загальні закономірності радіобіологічних реакцій рослинного організму	59
4.4 Складові радіаційного синдрому у рослин.....	63
4.5 Модифікація радіобіологічних ефектів та захист рослин від променевого ураження.....	68
5. Функції зелених насаджень у антропогенно трансформованому середовищі.....	76
5.1 Значення рослин в антропогенно трансформованих регіонах	76
5.2 Благоустрій промислових територій	81
5.3 Архітектурно-планувальні основи комплексного благоустрою територій підприємств	82
ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ	93

Навчальне видання

Приседський Юрій Георгійович
Лихолат Юрій Васильович

АДАПТАЦІЯ РОСЛИН ДО АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ

Редактор І. М. Колесникова
Технічний редактор О. К. Гомон

Підписано до друку 28.04.2017.
Формат 60x84/16. Папір офсетний.
Друк цифровий.
Умов. друк. арк. 6. Обл.-видавн. арк. 5,6.
Наклад 100 прим. Зам. № 2829.

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>