

В.Г. Скляр

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

П і д р у ч н и к

За загальною редакцією
доктора біологічних наук, професора,
заслуженого діяча науки і техніки України
Ю. А. Злобіна



Суми
Університетська книга
2015

УДК 58
ББК 28.57
С 43

Рекомендовано до друку вченою радою Сумського національного аграрного університету. Протокол № 3 від 27 жовтня 2015 р.

Рецензенти:

Д.В. Дубина, доктор біологічних наук, професор, провідний науковий співробітник відділу геоботаніки та екології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

В.І. Троценко, доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач кафедри рослинництва Сумського національного аграрного університету;

А.П. Вакал, кандидат біологічних наук, доцент, завідувач кафедри загальної біології та екології Сумського державного педагогічного університету ім. А.С. Макаренка

За загальною редакцією доктора біологічних наук, професора, заслуженого діяча науки і техніки України Ю.А. Злобіна

Скляр В. Г.

С 43 Екологічна фізіологія рослин : підручник / В. Г. Скляр ; за заг. ред. Ю. А. Злобіна. — Суми : Університетська книга, 2015. — 271 с.

ISBN 978-966-680-759-8

У підручнику висвітлено сучасні наукові дані про фізіологічні процеси, що становлять основу життєдіяльності рослин.

Розглянуто реагування зелених рослин на довкілля й способи їхньої адаптації до несприятливих умов, викликаних як абіотичними, так і біотичними чинниками, а також ключові аспекти інтеграції фізіологічних процесів у рослинному організмі.

Для студентів напряму підготовки «Екологія, охорона навколишнього середовища та збалансоване природокористування», а також для студентів аграрних і педагогічних вищих навчальних закладів, які вивчають дисципліни «Фізіологія рослин» та «Екологічна фізіологія рослин».

УДК 58
ББК 28.57

ISBN 978-966-680-759-8

© Скляр В. Г., Злобін Ю. А.
© ТОВ «ВТД “Університетська книга”», 2015

Зміст

Вступ	6
Розділ 1 Зелені рослини – особлива форма життя	8
1.1. Особливості життєдіяльності зелених рослин	8
1.2. Середовище існування рослин	12
<i>Питання для самоперевірки</i>	21
Розділ 2 Клітина – базовий осередок процесів життєдіяльності	22
2.1. Будова типової клітини рослин	22
2.2. Склад, структура та функції компонентів клітини	24
2.3. Ферменти. Залежність ферментативної активності від екологічних чинників	37
<i>Питання для самоперевірки</i>	43
Розділ 3 Основні фізіологічні і біохімічні процеси в рослинах	45
3.1. Фотосинтез	45
3.2. Дихання	60
3.3. Мінеральне живлення	65
3.4. Водний режим	72
3.5. Ріст і розвиток	82
<i>Питання для самоперевірки</i>	96
Розділ 4 Адаптації у рослин	98
4.1. Адаптація – здатність рослин пристосовуватися до умов місцезростань	98
4.2. Концепція стресу в рослин	101
4.3. Стійкість до дії стресових чинників	103
4.4. Концепція адаптивних стратегій у рослин	111
<i>Питання для самоперевірки</i>	117
Розділ 5 Режим освітленості як екологічний чинник	119
5.1. Фізіологічна роль інтенсивності освітлення і спектрального складу світла	119
5.2. Адаптація пігментної системи до умов освітлення	124
5.3. Вплив освітленості на якісний склад продуктів фотосинтезу	125
5.4. Взаємодія екологічних чинників і фотосинтез	126
5.5. Фотоперіодизм	128

5.5. Формотвірна дія світла	131
<i>Питання для самоперевірки</i>	131
Розділ 6 Повітря як екологічний чинник	133
6.1. Вуглекислий газ як ресурс для процесу фотосинтезу	133
6.2. Вплив кисню на фізіологічні процеси рослин	137
6.3. Вітер і його вплив на життєдіяльність рослин	138
<i>Питання для самоперевірки</i>	139
Розділ 7 Екологія водообміну в рослин	141
7.1. Значення води для життєдіяльності рослинного організму	141
7.2. Поглинання води як екологічно обумовлений процес	146
7.3. Транспірація і її залежність від екологічних чинників	148
7.4. Фізіологічні основи посухостійкості рослин	151
7.5. Дія надлишкової вологості на фізіологічні процеси у рослин	167
<i>Питання для самоперевірки</i>	169
Розділ 8 Температура як екологічний чинник	170
8.1. Вплив температури на фізіологічні процеси	170
8.2. Стійкість рослин до підвищених температур	175
8.3. Холодостійкість рослин	177
8.4. Морозостійкість рослин	180
8.5. Зимостійкість рослин	184
<i>Питання для самоперевірки</i>	187
Розділ 9 Ґрунт і його роль у життєдіяльності рослин	189
9.1. Едафічні чинники та їхня класифікація	189
9.2. Механічний склад ґрунту	191
9.3. Хімічний склад ґрунту	192
9.4. Кислотність ґрунту	199
9.5. Екологія застосування мінеральних добрив	201
9.6. Вологоекмкість і водопроникність	204
9.7. Аерація ґрунту	205
9.8. Температура ґрунту	207
9.10. Засолення ґрунту	210
<i>Питання для самоперевірки</i>	213
Розділ 10 Реагування рослин на комплекс екологічних чинників	214
10.1. Взаємодія екологічних чинників	214
10.2. Екологічний оптимум	217
<i>Питання для самоперевірки</i>	220

Розділ 11 Біотичні чинники середовища і їхній вплив на фізіологічні процеси у рослин	222
11.1. Класифікація біотичних чинників	222
11.2. Фітогенні чинники	223
11.3. Зоогенні чинники	230
11.4. Вплив патогенних грибів і мікроорганізмів на рослини	235
<i>Питання для самоперевірки</i>	240
Розділ 12 Антропогенні чинники середовища	241
12.1. Форми дії антропогенних чинників на рослини	241
12.2. Радіоактивне забруднення	243
12.3. Забруднення атмосфери, водоймищ і ґрунтів при промисловому і сільськогосподарському виробництві	246
<i>Питання для самоперевірки</i>	256
Тестові питання для самоперевірки	258
Список літератури	270

Вступ

Екологічна фізіологія рослин — це наука про реагування зелених рослин на довкілля й способи їхньої адаптації до несприятливих умов. Вона є порівняно новим розділом загальної фізіології рослин, орієнтованим на формування цілісного уявлення про існування рослин у конкретних умовах. Як фундаментальна наукова дисципліна екологічна фізіологія рослин інтегрує знання в галузі фізіолого-біохімічних процесів, що відбуваються в рослин, та інформацію про основні екологічні фактори, які впливають на стійкість і життєздатність рослин.

Екологічна фізіологія, як і загальна фізіологія рослин, аналізує дію екологічних чинників і середовища існування на рослини в цілому і на основні структурні рівні їхньої організації, зокрема, клітини та тканини. Ця наука дає уявлення про життєдіяльність рослин у різних місцезростаннях, включаючи оцінку дії абіотичних і біотичних факторів. Вона тісно пов'язана з екологією, генетикою, морфологією рослин, цитологією, а отже, інтегрує сучасні знання про можливості та способи адаптації рослин. Важливим розділом екологічної фізіології рослин є вчення про імунітет рослин, який зазвичай розуміється в широкому сенсі не тільки як стійкість до різних захворювань, а і як стійкість до дії на рослини біотичних агентів, і навіть рослин, що зростають поруч.

У стійкості рослинних організмів значне місце належить здатності до саморегуляції, яка виявляється у двох формах. По-перше, як властивість зберігати рівень основних процесів життєдіяльності при зміні умов існування. По-друге, в здатності переходити у новий стан, адекватний змінам місцезростань без зниження життєвості. Рослиною ці властивості набуваються завдяки наявності спеціальних регуляторних систем, що працюють на рівні окремих органел, клітин, тканин або організму в цілому. Регуляторні системи надають рослинам пластичності, особливо важливої у зв'язку з їхньою нерухомістю і нездатністю змінювати місцезнаходження в екосистемах. Вивчення у рос-

линних організмів цих систем саморегуляції дозволяє керувати ними, забезпечуючи стійкість рослинного покриву в цілому.

Знання у галузі екологічної фізіології надають змогу розрізняти два аспекти в екологічній обумовленості життєдіяльності рослин. Перший аспект — це дія окремих екологічних факторів на конкретні фізіологічні та біохімічні процеси. Наприклад, вплив нітрогену на амінування органічних кислот і синтез білка, вплив температури на активність того чи іншого ферменту і т.п. Другий аспект — це дія екологічних факторів та їх комбінацій на функціонування рослинного організму в цілому, на його стійкість, продуктивність й інші інтегральні характеристики.

Розпочинаючи з 50-60-х років минулого століття актуальними для фізіології рослин стають проблеми локальної, регіональної та глобальної екології. На основі синтезу фізіологічної, біохімічної та екологічної інформації належить з'ясувати послідовність всіх етапів адаптації рослин стосовно безлічі природних і техногенних стресорів. Нагальним є пошук методів і технологій вирішення різних проблем сільськогосподарської та промислової екологічної фізіології рослин, зокрема для зон екологічних катастроф.

Фізіологія рослин має зробити свій внесок у дослідження біологічного різноманіття, збереження та вивчення природних екосистем, таких, як степ, тайга, полярна тундра, джунглі Південно-Східної Азії та унікальна екосистема Амазонії. Стан рослин і їхня стійкість у нестабільному антропогенно перетвореному середовищі становлять центральні проблеми екологічної фізіології XXI століття.

Екологічна фізіологія рослин посідає важливе місце в професійній підготовці як екологів, так і агрономів, фахівців лісового і садово-паркового господарства. За підсумками вивчення курсу екологічної фізіології рослин студенти:

- 1) одержують уявлення про особливості функціонування рослин в умовах дії зовнішніх чинників різної природи;
- 2) дізнаються про можливості та межі адаптації рослинних організмів до середовища існування;
- 3) набувають навички практичного використання основних методів та результатів аналізу стану рослин, що знаходяться в стресових умовах;
- 4) отримують інформацію про сучасні способи підвищення стійкості рослин до несприятливих факторів, як природних, так і зумовлених антропогенними впливами на біосферу планети.

Зелені рослини – особлива форма життя

1.1. Особливості життєдіяльності зелених рослин

Живі організми на земній кулі представлені кількома основними групами. Це рослини, тварини, гриби і мікроорганізми. Головна відмінність рослин від тварин і більшості мікроорганізмів, безперечно, пов'язана з характером живлення. Для зелених рослин характерний автотрофний тип живлення, заснований на процесі фотосинтезу, за якого нова органічна речовина створюється із простих неорганічних сполук, тоді як тварини живляться гетеротрофно, тобто використовують в їжу готову органічну речовину.

Фотосинтез, властивий зеленим рослинам, — це унікальний фізіолого-біохімічний процес, за якого із вуглекислого газу повітря і води за рахунок сонячної енергії, що поглинається зеленим пігментом хлорофілом, утворюються органічні речовини.

Не лише спосіб живлення сам по собі відрізняє рослини від тварин. З автотрофністю рослин пов'язана ціла низка інших їхніх особливостей, які впливають з автотрофності і визначають своєрідність життєдіяльності рослин.

Для будь-яких живих організмів важливу роль відіграє розподіл харчових ресурсів у просторі. Їжа тварин сконцентрована в певних місцях. У фітофагів — там, де ростуть їстівні рослини, у м'ясоїдних хижаків — там, де знаходиться їхня жертва. Виникає необхідність знайти цю їжу і переміститися в місце її знаходження. Тому тваринні — істоти рухливі.

“Їжа” рослин, а головні її компоненти — це вуглекислий газ і сонячне випромінювання, навпаки, порівняно рівномірно розподілена в просторі. Це стосується як водних, так і наземних рослин. У групі зелених водоростей рухливими є тільки найпримітивніші одноклітинні форми або види з міксотрофним типом живлення,

тобто здатні як здійснювати фотосинтез, так і поглинати готові органічні речовини.

Переважна більшість фотосинтезуючих водоростей як продукт фотосинтезу утворює кисень, його бульбашки залишаються в клітинах і сприяють спливанню таких водоростей у верхні шари води, де вище освітленість. У якихось спеціальних органах руху в цьому разі немає необхідності, тому в міру еволюції всі одноклітинні зелені водні рослини втрачали органи руху – джгутики.

У наземних фотосинтезуючих рослин витрата значної кількості матеріальних ресурсів і енергії на формування органів руху виявилася невигідною. Переміщення туди, де в повітрі тимчасово може бути дещо більшою концентрація вуглекислого газу або яскравіше світить сонце, не закрите хмаринкою, а ґрунт дещо вологіший, особливих вигод не дає. Витрати матеріально-енергетичних ресурсів у рослин на побудову органів руху і переміщення в просторі для отримання таких мізерних і ненадійних переваг у живленні явно себе не виправдовують. Тому рослини – це організми нерухомі.

Отже, нерухомість рослин цілковито зумовлена особливостями їхнього живлення.

У процесі тривалої еволюції у зелених сухопутних рослин відповідно до їх автотрофності і нерухомості сформувалася досить типова морфологічна структура. У них розвиваються генеративні (спorangії, спори, квітка, плід, насіння) та вегетативні структури (рис. 1.1). Вегетативних органів тільки три. Основний з них – це листок, у клітинах якого здійснюється фотосинтез. Формування листової поверхні у кожного з видів зелених рослин визначаєть-

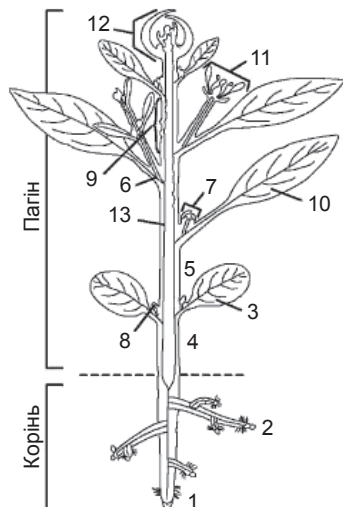


Рис. 1.1. Схема будови тіла вищої рослини на прикладі дводольної рослини:

- 1 – головний корінь; 2 – бічні корені;
- 3 – сім'ядолі; 4 – гіпокотиль; 5 – епікотиль;
- 6 – вузол; 7 – пазуха листка; 8 – пазушна брунька;
- 9 – міжвузля; 10 – листок; 11 – квітка;
- 12 – верхівкова брунька; 13 – стебло

ся генетичними та екологічними чинниками. Це створює величезну різноманітність форм і структур листового апарату, який навіть у одного виду рослини в різних екологічних умовах істотно змінюється. Однак функції зелених листків загалом завжди залишаються однаковими: поглинання вуглекислого газу і сонячної енергії.

Кореневі системи зелених рослин структурно менш різноманітні. Їхні основні функції полягають в закріпленні, фіксації рослини на певному місці і в поглинанні з ґрунту води та мінеральних речовин, необхідних для процесу фотосинтезу.

Стебло виконує роль сполучення листя і коріння. Ксилемою стебла вгору по рослині піднімаються вода й іони мінеральних речовин, які потрібні для фотосинтезу та метаболізму в цілому, а флоемою вниз по рослині переміщуються готові органічні речовини, що служать для формування й росту кореня.

Нерухомість дозволила зеленим рослинам економно витрачати матеріально-енергетичні ресурси і тим самим стала певною перевагою, але вона ж істотно обмежила можливість рослин пристосовуватися до мозаїчного і винятково мінливого екологічного середовища шляхом зміни місця “проживання”. Як компенсація нерухомості в зелених рослин у процесі еволюції сформувався цілий комплекс структур і властивостей, які забезпечують їх виживання саме як нерухомих організмів. Цей комплекс називають *механізмом тонкого налаштування (fine-tuning)* рослини на місце її існування. Його складовими виступають біохімічні, фізіологічні й морфологічні адаптації. Для рослин такий механізм особливо важливий, оскільки однаковою мірою при поширенні насіння вітром, тваринами або іншими агентами насіння проростає там, куди воно випадково потрапило, і новій молодій рослині необхідно пристосуватися до екологічних умовами саме цього місця. Переміститися вона не може.

Нерухомість рослин у першу чергу компенсується *філотаксисом* – здатністю змінювати положення листків у просторі з формуванням листової мозаїки і цілою системою тропізмів, які визначають напрямки росту пагонів і кореня. Вони допомагають рослинам повніше використовувати ресурси вуглекислого газу, світла, мінеральних речовин і води в тих місцях, де вони знаходяться.

Завдяки позитивному геотропізму корінь завжди росте у вниз за градієнтом сили тяжіння, а через негативний геотропізм пагони завжди ростуть вгору. Гідротропізм забезпечує ріст коренів рослин у ґрунті у напрямку підвищення його вологості, а хемотропізм визна-

чає їхній ріст у бік тих ділянок ґрунту, де вище концентрація необхідних мінеральних речовин. У цілому, система орієнтованих ростових процесів певною мірою компенсує загальну нерухомість рослини: вона дозволяє рослині в тому місці, де проросло її насіння, зайняти позицію, яка є найбільш екологічно сприятливою. Отже, формотвірний процес це важлива особливість рослин, що забезпечує максимальну пристосованість до умов зростання.

Адаптованість рослин до екологічного середовища забезпечується це й властивістю їхніх клітин, яка називається тотипотентністю. **Тотипотентність** — це здатність молодих клітин диференціюватися в будь-яку з клітин дорослої рослини. У нормі у тварин тотипотентність властива тільки заплідненій яйцеклітині (зиготі), проте в рослин тотипотентність може бути реалізована кожною неспеціалізованою соматичною клітиною. Тотипотентність клітин виявляється в поширеній здатності рослинного організму до відновлення втрачених частин — регенерації. Добре відомим прикладом регенерації є утворення при живцюванні рослин додаткових коренів на зрізаних пагонах.

Необхідність захищати себе від фітофагів зумовила появу у рослин цілої низки морфологічних захисних пристосувань. Це різні шипи й колючки. Сформувалася також лінія біохімічного захисту, яка охоплює утворення в рослинах широкого асортименту різних токсинів, глікозидів і алкалоїдів, біосинтез яких практично повністю відсутній у тварин.

Відрізняються рослини від тварин і за тривалістю росту. Ріст рослин у період вегетації є практично постійним процесом (особливо ріст і галушення кореневих систем), тоді як у тварин він пов'язаний тільки з першими етапами онтогенезу.

Рослини ростуть, тварини переміщуються. Рослини реагують на довкілля формоутворенням, а тварини — зміною поведінки.

Зіставляючи особливості рослин і тварин, слід наголосити, що їжа рослин отримується ними із довкілля поверхнею листків і коренів. Чим більшою є ця поверхня, тим ефективніше відбувається поглинання вуглекислого газу, світла, іонів мінеральних речовин і води. Через це відношення поверхні (s) до об'єму (v) у рослин має тенденцію до максимізації, тобто $s/v \rightarrow \infty$. На відміну від цього принцип побудови тіла тварин на основі особливостей їхньої фізіології інший — він спрямований на мінімізацію зовнішньої поверхні: $s/v \rightarrow 0$.

У цілому рослини за багатьма параметрами форми і властивостями істотно відрізняються від тварин, але при цьому мають дуже тон-

ко й точно функціонуючі механізми виживання та розмноження. Просто механізми у них не такі, як у тварин.

Відмінності у способі живлення у рослин і тварин виявляється не лише в окремих особин, вони охоплюють і їхні популяції, тобто сукупності особин, у формі яких існують усі види живих організмів.

Положення окремої особини тварин у межах території, яку займає їхня популяція, не фіксоване, тоді як рослини завжди знаходяться в певних локусах популяційного поля й прикріплені до нього кореневою системою. У цьому разі популяційне поле — це територія, на якій більш-менш компактно проживають особини одного таксономічного виду.

В основі всіх особливостей рослин лежать фізіологічні процеси, кожен з них має певну спрямованість і реалізується залежно від екологічних особливостей місця існування. Більшість рослин — багатоклітинні організми, і усі їхні фізіологічні процеси прив'язані до певних клітин та внутрішньоклітинних структур, а також груп клітин, що утворюють рослинну тканину, спеціалізовану на реалізації певної фізіологічної функції. Наприклад, хлоренхіма — процесу фотосинтеза, ксилема — проведенні води і мінеральних речовин.

1.2. Середовище існування рослин

Екологічні чинники. Рослини у місцях їх зростання зазнають дії найрізноманітніших компонентів зовнішнього середовища. Будь-які компоненти або властивості довкілля, що справляють вплив на організми, називають екологічними чинниками.

Класифікація екологічних чинників. Чинники середовища існування, або екологічні чинники, надзвичайно різноманітні, мають різну природу й специфіку дії. Розрізняють такі групи екологічних чинників:

1. *Абіотичні чинники* — це сукупність прямих або опосередкованих впливів неорганічної або неживої природи. Їх, у свою чергу, поділяють на:

- а) кліматичні — умови освітленості, водозабезпечення, температурний режим і т. п.;
- б) едафічні — включають тип ґрунту і сукупність його фізичних, хімічних і механічних властивостей;
- в) орографічні — рельєф, експозиція схилів.

2. *Біотичні чинники* — охоплюють усі форми впливу живих організмів один на одного. Це відносини рослин між собою, із тваринами та ін.

3. *Антропогенні чинники* — це усі форми діяльності людини. Вони зумовлюють зміни структури земної поверхні, колообігу речовин у біосфері, теплового балансу території, викликають зниження біорізноманітності тощо. Рослини можуть зазнавати дії як прямих антропогенних впливів, так і обумовлених ними наслідків загальної зміни середовища існування.

Більш докладна схема класифікації екологічних чинників наведена на рис. 1.2.

Екологічні чинники класифікують також за періодичністю, спрямованістю дії та залежно від ступеня адаптації до них організмів. З цих позицій розрізняють такі чинники:

1. Такі, що діють періодично (зміни часу доби, сезонів року, приливо-відпливні явища і т. п.).

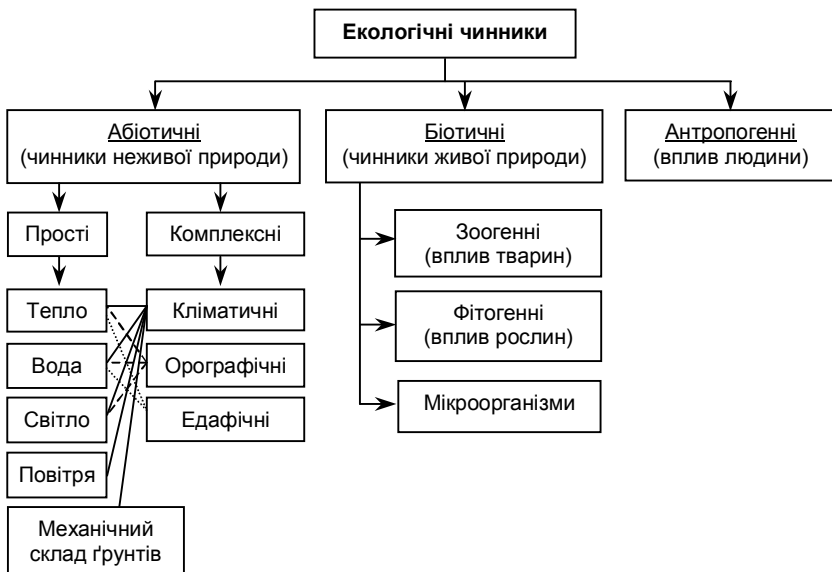


Рис. 1.2. Схема класифікації екологічних чинників і параметри середовища існування, які їх визначають