






УДК 581.1:581.5:504.7

doi: 10.25128/2078-2357.25.4.13

¹І. В. ЩУР , ¹Л. Р. ГРИЦАК , ¹Х. М. КОЛІСНИК , ²Д. А. БОЙКО ,
¹Н. М. ДРОБИК 

¹Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

²Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького
вул. Володимира Великого, м. Дубляни, Львівська область, 80831
E-mail: hrytsak1972@gmail.com

СТРАТЕГІЇ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН: ОРГАНІЗМОВИЙ, ПОПУЛЯЦІЙНИЙ ТА ЕКОСИСТЕМНИЙ РІВНІ

У статті узагальнено сучасні підходи до вивчення стратегій адаптації рослин до кліматичних змін на організмовому, популяційному та екосистемному рівнях. Показано, що підвищення температури, зміна режимів опадів та зростання концентрації CO₂ є ключовими чинниками, які визначають трансформацію екофізіологічних процесів у рослин і впливають на структуру та функціонування екосистем. Проаналізовано роль фізіологічних механізмів адаптації, зокрема фотосинтезу, транспірації, продигової та мезофільної провідності, а також функціонування ферменту Rubisco у формуванні стійкості рослин до температурних і водних стресів. Встановлено, що рослини C3- та C4-типів демонструють різні адаптивні стратегії, зумовлені особливостями їхнього фотосинтетичного апарату. Значну увагу приділено фенотиповій пластичності як одному з провідних механізмів короткострокової адаптації, а також ролі генетичної варіативності, епігенетичних змін і потоку генів у забезпеченні довготривалої стійкості популяцій. Показано, що традиційні підходи, засновані на аналізі морфологічних ознак, мають обмеження у прогнозуванні реакцій рослин на кліматичні зміни. Обґрунтовано необхідність інтеграції морфологічних та еколого-фізіологічних показників для повнішого розуміння механізмів адаптації. Наведено результати досліджень альпійських рослин, які демонструють, що водний режим є визначальним фактором змін у структурі рослинних угруповань. Окрему увагу приділено ролі біотичних взаємодій у формуванні адаптивних відповідей рослин. Зміна клімату впливає на взаємодію рослин із фітофагами, запилювачами та симбіотичними організмами, що може призводити до порушення коеволуційних зв'язків, зміни напрямів природного добору та зниження репродуктивного успіху видів. Зроблено висновок, що адаптація рослин до кліматичних змін є складним багатофакторним процесом, який визначається взаємодією фізіологічних, генетичних і екологічних механізмів. Комплексне врахування цих процесів є необхідною умовою для прогнозування динаміки екосистем та розроблення ефективних стратегій збереження біорізноманіття в умовах глобальних змін довкілля.

Ключові слова: кліматичні зміни, адаптація рослин, екофізіологія, фенотипова пластичність, фотосинтез, водний режим, біотичні взаємодії, екосистемна динаміка, генетична варіативність.

Зміна клімату є однією з найактуальніших екологічних загроз нашого часу, зумовленою головним чином антропогенною діяльністю. Підвищення температури, порушення режимів опадів та екстремальні погодні явища змінюють екосистеми з безпрецедентною швидкістю, створюючи значні виклики для видів рослин у всьому світі. Метою цієї статті є аналіз динамічних реакцій рослин на зміну клімату на основі знань з галузей екофізіології та адаптації [6]. Розуміючи основні механізми, що зумовлюють ці реакції, можна краще прогнозувати динаміку екосистем та розробляти стратегії збереження та управління ними [10, 25].



©2025 І. В. Щур та співавтор. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

Рослини демонструють широкий спектр екофізіологічних реакцій на зміну клімату, що відображає їхню складну взаємодію з навколишнім середовищем. Зміни температури та опадів впливають на фенологію рослин, ефективність використання води та динаміку поживних речовин.

Це має каскадний вплив на структуру та функції екосистеми. Розуміння таких реакцій вимагає глибоких знань фізіологічних процесів рослин, включаючи фотосинтез, механізми функціонування продигового апарату та стратегії розподілу вуглецю в органах і тканинах. Інтегруючи польові спостереження, експериментальні дослідження та підходи моделювання, можна з'ясувати складні зв'язки між кліматичними факторами та екофізіологією рослин. Це дозволяє отримати цінну інформацію про стійкість та вразливість екосистеми до зміни клімату [5]. У відповідь на зміну умов навколишнього середовища рослини використовують різноманітні адаптивні механізми для покращення своєї пристосованості та виживання. На генетичному рівні природний відбір впливає на спадкову мінливість у популяціях рослин, сприяючи ознакам, які надають вищу стійкість до стресових факторів навколишнього середовища [25]. Адаптивні реакції можуть включати зміни в експресії генів, частоті алелів та репродуктивних стратегіях, що дозволяє рослинам справлятися з новими кліматичними викликами. Крім того, епігенетичні механізми та симбіотичні взаємодії з мікроорганізмами відіграють ключову роль в опосередкуванні реакцій рослин на зміну клімату, що підкреслює важливість цілісних підходів до розуміння динаміки адаптації [25].

Реакція рослинних угруповань на зміну клімату має віддалені наслідки для динаміки екосистем, збереження біорізноманіття та продовольчої безпеки. Зміни у розподілі видів, фенологічні невідповідності та змінені біотичні взаємовідносини можуть порушити функціонування та стійкість екосистем, створюючи проблеми для фахівців з охорони природи та землекористувачів.

Розуміння реакції рослин на зміну клімату є важливим для вирішення багатогранних проблем, що виникають внаслідок глобальних змін навколишнього середовища. Використовуючи знання з екофізіології та адаптації, можна з'ясувати основні механізми, що впливають на реакцію рослин, та розробити науково обґрунтовані стратегії пом'якшення впливу зміни клімату на екосистеми. Завдяки міждисциплінарній співпраці та залученню зацікавлених фахівців ми можемо активніше інтегрувати Цілі сталого розвитку для стабілізації природних екосистем та збереження біорізноманіття.

Мета цієї роботи полягає в узагальненні досліджень щодо кореляції динаміки морфологічних ознак і фізіологічних процесів видів рослин із метеочинниками довкілля для оцінки їх адаптивних стратегій до зміни клімату.

Змінюючи температурний режим та режим опадів, а також вміст вуглекислоти, зміна клімату порушує давні закономірності природного добору щодо фізіології, морфології та життєвого циклу рослин. Фенотипова пластичність може тимчасово пом'якшити наслідки спрямованого тиску добору, який, як очікується, виникне зі зміною клімату [1], але може не забезпечити довгострокове збереження популяції, оскільки умови виходять за межі історичної мінливості. Зрештою, види повинні будуть еволюціонувати або мігрувати відповідно до зміни клімату, щоби уникнути вимирання.

У контексті зміни клімату адаптивна пластичність призводить до еквівалентної або вищої пристосованості індукованих фенотипів, як порівняти вихідним фенотипом, у новому середовищі. Реакція на відбір залежить від сили добору за пластичністю, ступеня спадкової варіативності пластичності, а також сили та напрямку добору за іншими ознаками, які генетично корелюють з пластичною реакцією.

Під час вивчення взаємозв'язків між ознаками та середовищем виникає питання, які функціональні ознаки доцільно обрати як релевантні [11]. Більшість досліджень, що моделюють реакцію рослинних угруповань на зміну клімату, базуються на зміні морфологічних ознак (наприклад, маси листків на площу, висоти рослин), за якими опосередковано оцінюють «економічний спектр листка», тобто перебіг фізіологічних процесів та отримання рослиною ресурсів [24, 26]. Тривалий час вважалося, що такий підхід не завжди дозволяє оцінити «виграшні» або «програшні» ознаки за умов зміни навколишнього середовища. Це зумовлено тим, що зосередження уваги на легко вимірюваних морфологічних ознаках має три потенційні проблеми. По-перше, вузький вибір ознак, ймовірно, не враховує важливі функціональні

параметри (наприклад, розвиток кореневої системи [16, 30]). По-друге, ознаки часто вимірюються за фіксованих умов навколишнього середовища [30]. Проте, пластичність ознак може бути важливим показником змін вікової структури популяції або показником здатності виду акліматизуватися до нових умов навколишнього середовища [23, 31], або здатністю виду швидко реагувати на зміни в навколишньому середовищі [27]. По-третє, непрямий характер вимірюваних морфологічних ознак приховує механізм, що лежить в основі зв'язку між параметрами ознаки та реакцією, що нас цікавить [4]. Наприклад, одна з найчастіше вимірюваних ознак, маса листків на одиницю площі, може бути використана для опису фотосинтетичної здатності, толерантності до травоядних тварин, стійкості до водного дефіциту, холодостійкості та конкурентоспроможності. Тому це ускладнює прогнозування реакцій рослин на екологічні збурення в масштабах екосистеми [9].

В останні роки було ґрунтовно досліджено зміну чисельності 16 видів альпійських рослин (Швейцарські Альпи, 1600–2050 м н.р.м.) у відповідь на потепління клімату [2]. Ці дослідження базувалися на вивченні кореляції між низкою морфологічних (площа листків, маса листків на площу, товщини листка, індекс форми крони (поперечний розмах крони відносно висоти рослини), глибина кореневої системи, максимальна горизонтальна відстань кореня від точки вкорінення, вміст сухої речовини в листку) і фізіологічних (швидкість фотосинтезу при 1000 мкмоль м⁻² с⁻¹ ФАР, інтенсивність нічного та денного дихання, денна та нічна прохідність продохів, інтенсивність транспірації, миттєва ефективність використання води та ефективність використання води) показників [2]. Застосування методу головних компонент (РСА) показало, що якщо окремі морфологічні ознаки й не корелюють з фізіологічними процесами, то весь простір морфологічних ознак корелює з фізіологічним простором ознак. Морфологічні ознаки пояснювали 8 % та 12 % варіацій проєкційного покриття видів та змін частоти зустрічей видів в угруповання відповідно, тоді як еколого-фізіологічні ознаки пояснювали 15 % та 12 % варіацій проєкційного покриття та змінах частоти зустрічей. Було показано, що реакцію чисельності видів на потепління клімату можна передбачити за ознаками, пов'язаними з їхнім розміром та стратегією використання води листками: дрібні види з значним використанням води на рівні листків найбільше вразливі до підвищення температури та зменшення вмісту вологи у повітрі та ґрунті. Це супроводжується швидшим раннім старінням та в'яненням багатьох видів рослин за збільшенням частоти хвиль спеки (і спричинених ними посух). Було також здійснено пересаджування видів з вищих гіпсометричних рівнів на нижчі. Аналіз отриманих результатів показав, що зміна клімату створює швидше проблему у нестачі води, ніж у підвищенні температури. Не було зафіксовано зсуву в бік видів з вищим тепловим оптимумом (тобто вищою оптимальною температурою для фотосинтезу та нижчими показниками частоти дихання при підвищенні температури на 10°C) при пересаджуванні дернини на нижчу висоту [2]. Хоча попередні дослідження зафіксували «термофілізацію» альпійських та арктичних рослинних угруповань через потепління клімату, тобто зсув у бік «адаптованих до тепла» видів, що було зумовлено зміною їхнього поширення [8, 15]. Нові отримані дані дозволяють припустити, що межа поширення виду значно менше залежить від адаптації до температури як такої, а більше корелює з такими факторами, як вологість ґрунту або конкуренція. У цьому аспекті вже було висловлене припущення, що конкурентна здатність видів, ймовірно, компенсується холодостійкістю [18]. Це й дозволяє видам без специфічної адаптації до холоду виживати в умовах вищого рівня міжвидової конкуренції. Результати дослідження альпійських видів показують, як легко вимірювані морфологічні ознаки можуть бути показниками основних фізіологічних процесів і використовуватися для екологічних прогнозів. Якщо у просторі РСА перша вісь, що відображає економічний спектр листків, корелює із вищими продоховою провідністю і транспірацією, то друга вісь (включаючи проєкцію надземної частини рослини, продохову провідність, висоту рослини) – з діапазоном даних щодо розміру рослин. Водночас автори досліджень наголошують, що використання лише морфологічних ознак, що описують розмір рослин, не дозволяє оцінити стратегію використання води листками і, відповідно, зазначати, що зменшення вологості ґрунту є рушійною силою змін видів в угрупованні. Аналіз використання води на рівні листків не завжди достовірно відображає її використання всією рослиною. Це спостерігається, коли відбуваються значні втрати вуглецю та води через інші частини рослини або упродовж ночі [17]. Так, якщо види суттєво відрізняються за пропорціями

кількості листків і деревних частин, то ефективність використання ними води на рівні листків може відрізнятись від тих видів, що оцінюються за ефективністю використання води всією рослиною. Отже, за легко вимірюваними морфологічними ознаками можна генерувати успішні прогнози щодо вимирання чи виживання видів в умовах зміни клімату. Водночас еколого-фізіологічні дослідження допомагають нам зрозуміти механізм взаємозв'язків між ознакою та середовищем.

Довгострокові зміни в навколишньому середовищі, що охоплюють мільйони років еволюції рослин, сформували основні фізіологічні шляхи, присутні у сучасних рослин [22]; і ці шляхи визначатимуть діапазон фізіологічної толерантності для реакції на зміни в майбутніх умовах. Крім того, відносно недавні умови створили селективний тиск на фізіологію рослин і можуть впливати на здатність рослин реагувати на майбутні умови.

Фотосинтез є основним шляхом асиміляції вуглецю в рослинах, тому те, як фотосинтез реагує на зміни температури, має значний вплив на ріст і розвиток. Основний вплив підвищення температури на фотосинтез пов'язаний з рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилазою-оксигеназою (Rubisco), основним ферментом, що фіксує атмосферний CO_2 у циклі Кальвіна рослин С3-типу. Поряд із карбоксилюванням рибулозо-1,5-бісфосфату (RuBP), що забезпечує асиміляцію CO_2 у процесі фотосинтезу, у рослин С3-типу відбувається також його оксигенація за участю ферменту Rubisco, що призводить до ініціації енергетично витратного фотодихального процесу. Фотодихання має потенційні наслідки для зниження росту та продуктивності рослин. Ефективність карбоксилювання Rubisco, яка визначається як фіксація вуглецю на фотон фотосинтетично активного випромінювання, поглиненого рослинами, залежить від багатьох факторів: специфічність Rubisco для карбоксилювання проти оксигенації (S_{CO}), стан активації Rubisco, концентрація кисню та вуглекислого газу навколо Rubisco, інтенсивність світлового потоку галузі фотосинтетично активної радіації та швидкість регенерації RuBP [2].

Підвищення температури повітря призводить до зниження дискримінації Rubisco щодо кисню, що визначається як зниження S_{CO} , та супроводжується зниженням швидкості карбоксилювання (V_c) відносно оксигенації (V_o) [19]. Наприклад, S_{CO} у *Glycine max* (L.) Merr. (соя) знижується з ~ 100 при 25°C до ~ 90 при 30°C [7]. Як результат, більшість рослин С3-типу мають тепловий оптимум між 20°C та 30°C , причому втрати фотосинтетичного потенціалу вище цього оптимуму зумовлені нижчими показниками співвідношення V_c / V_o . Підвищення температури повітря призводить також до зниження концентрації CO_2 щодо O_2 у хлоропластах. Зі збільшенням температури розчинність O_2 і CO_2 знижується, і CO_2 розчиняється менше, ніж O_2 . Крім того, показано, що провідність мезофілу у деяких видів зростає з температурою, в інших видів – залишається відносно постійною. Підвищення температури повітря також знижує ефективність фотосинтетичного карбоксилювання, оскільки інактивується Rubisco [19].

Фотосинтетичний шлях у рослинах С4-типу ефективно мінімізує фотодихання, активно концентруючи CO_2 у місцях карбоксилювання Rubisco [19]. Винятково висока концентрація CO_2 у рослинах С4-типу пригнічує оксигенацію за фізіологічно оптимальних температур. Це дозволяє здійснювати фотосинтез за вищих температур, порівнюючи з рослинами С3-типу. Деякі дослідники зазначають, що Rubisco має вищу термостабільність у рослин С4, ніж у більшості видів С3-типу [19]. Незважаючи на виявлені відмінності у перебігу фотосинтетичних реакцій видів С3 та С4, у процесі фотосинтетичної акліматизації до різних умов росту у обох цих типів може збільшитися діапазон пластичності. Це зумовлено тим, що за відносно високої консервативності гена великої субодиниці Rubisco *rbc L*, ключові каталітичні параметри цього ферменту значно варіюють у різних таксонах рослин. Завдяки цьому швидкість карбоксилювання у різних видів рослин може змінюватись майже в 3 рази при 25°C . Тому навіть невелике збільшення каталітичної ефективності Rubisco може призвести до суттєвого покращення асиміляції вуглецю рослинами упродовж вегетаційного періоду та значно підвищити ефективність фотосинтезу [7].

Експерименти, проведені на сільськогосподарських культурах, показали, що швидкість фотосинтезу змінюється залежно від сорту, фонових метеорологічних умов, а також від конкретного часу фіксації показників: лише опівдні [13] чи інтегровано добово [21]. Окрім того, показано, що збільшення продигової та мезофільної провідності спричинює збільшення

чистого карбоксилування, проте збільшення прорихової, але не мезофільної провідності також призведе до значно більшої втрати води. Це свідчить про те, що збільшення прорихової провідності може бути потенційною мішенню для адаптації сільськогосподарських культур до вищих температур, оскільки це збільшить вміст CO₂ у хлоропласті без збільшення втрати води. Показано, що температурна реакція провідності мезофілу збільшується або не змінюється з підвищенням температури залежно від виду [28]. У трав'янистих видів *Nicotiana tabacum* L., *Gossypium hirsutum* L. та *G. max* провідність мезофілу збільшується вдвічі-втричі за температур від 15°C до 40°C, що дозволяє їм адаптуватися до вищих температур. Вважається, що збільшення провідності мезофілу завдяки природним змінам геному або змінам за допомогою клітинної інженерії дозволять сільськогосподарським культурам адаптуватися до потепління [19].

Отже, здатність фізіологічного функціонування до еволюційних змін у відповідь на кліматичні трансформації може бути розглянута як ключовий показник стійкості рослин (або її відсутності) у майбутніх умовах середовища. Аналіз змін функціональних ознак на фізіологічному рівні дозволяє ефективніше оцінити розподіл обмежених ресурсів у межах рослинного організму та їхню концентрацію для реалізації певної цілі. Наприклад, особини з меншими репродуктивними зусиллями можуть мати довшу тривалість життя або навпаки [20]. Зосередження уваги на фізіологічних особливостях є критично важливим, оскільки ці процеси масштабуються від індивідуального до екосистемного рівня [1].

Ідентифікація фізіологічних компонентів, пов'язаних із пристосованістю, особливо за нових умов середовища, дає змогу виокремити ключові процеси, що можуть зазнавати інтенсивного добору в майбутніх умовах, а також прогнозувати склад і функціонування майбутніх популяцій та рослинних угруповань [12].

У контексті зміни клімату адаптивна пластичність приводить до еквівалентної або вищої пристосованості індукованих фенотипів, порівнюючи з вихідним фенотипом у новому середовищі. Реакція на добір залежить від його сили за пластичністю, ступеня генетичної пластичності, а також сили та напрямку добору за іншими ознаками, які генетично корелюють з адаптивною пластичною реакцією. Кумулятивний вплив пластичності упродовж життєвого циклу рослини може бути значним. Наприклад, до рослини, яка знаходиться в тіні крони, надходить менше хвиль червоного та далекого червоного світла. Це ініціює запуск фізіологічних і молекулярних каскадних процесів, які покращують поглинання світла. Такий «синдром уникнення тіні» може викликати модифікаційні реакції, які проявляються пізніше в життєвому циклі (наприклад, прискорення початку цвітіння) та опосередковано впливати на силу або форму добору за цими ознаками. Крім того, ці типи модифікаційних реакцій можуть мати віддалені наслідки, оскільки перебування батьківських форм у певному середовищі може у подальшому впливати на фенотип та адаптивність нащадків.

Модифікація може сприяти еволюції видів. Вона полегшує безпосередній тиск добору, що виникає внаслідок зміни клімату, та збільшує час для формування адаптацій. Сила та форма добору, разом зі швидкістю потоку генів та мутацій, зрештою визначають, чи генетична варіативність у популяції поповнюється чи виснажується з часом. Невеликі фрагментовані популяції рослин особливо схильні до зменшення генетичного поліморфізму і, як наслідок, через кліматичні зміни можуть перебувати у зоні підвищеного ризику вимирання. Проте потік генів може розширити генетичний поліморфізм, зменшити інбридинг та полегшити природний добір у таких фрагментованих або локальних популяціях.

Проте, види рослин еволюціонують у складних середовищах із мережами взаємодіючих видів. Зміна клімату опосередковано впливатиме на фізіологію та еволюцію рослин, змінюючи взаємодію з мутуалістами, антагоністами та конкурентами [14]. Ефекти взаємовідносин видів є потужними чинниками природного добору, які можуть спричинювати еволюційні зміни фізіології рослин. Це досягається через прямий вплив на фізіологічні процеси (наприклад, вплив мікоризних грибів на динаміку вуглецю та поживних речовин у рослинах) або через зміни у фізіологічних процесах. Екоеволюційні наслідки зміни взаємовідносин видів можуть у деяких випадках бути такими ж або навіть важливішими, ніж прямий вплив зміни клімату на фізіологічні процеси у рослин [1]. Рослини виробили складні захисні механізми захисту від поїдання травоядними тваринами. Зміна клімату впливає на перебіг фізіологічних реакцій. Це

може порушити механізми синтезу вторинних метаболітів, які забезпечують захист проти травоядних, змінити вектор направленості фізіологічних процесів, що може позначитися на прирості біомаси рослин та знижені харчової цінності їхніх тканин. Досліджено, що підвищення рівня концентрації CO₂ призводить, з одного боку, до збільшення співвідношення вуглецю та азоту в листках, а з іншого – знижує якість поживних речовин рослин для багатьох видів травоядних. Це збільшує споживання тваринами рослинних тканин для забезпечення своїх харчових потреб, що потенційно може змінити напрям природного добору рослин за захисними ознаками та за ознаками толерантності [1].

Кліматичні зміни безпосередньо впливають й на динаміку популяцій організмів та ініціюють низку процесів у них. Так, підвищення температури прискорює темпи збільшення чисельності популяції комах, що, у свою чергу, збільшує частоту та складність пошкоджень рослин. Через тепліші зими знижується зимова смертність серед травоядних тварин та збільшується споживання ними рослинної біомаси через подовження вегетаційних періодів [3]. Зміна клімату збільшує чисельність популяцій травоядних тварин та порушує співвідношення між їхніми видами та хижачками. Критично високі температури обмежують активність багатьох хижих тварин, у тому числі й скорочуючи час для полювання. Це збільшує можливість вільного випасу для травоядних, що призводить до інтенсивнішого механічного пошкодження рослин. Окрім цього, комахи-травояди здатні швидко адаптуватися до змін клімату та розширювати межі свого ареалу. Швидка поява нових видів фітофагів – це не лише збільшення відсотку пошкоджень, але й новий чинник природного добору для місцевих популяцій видів рослин. Отже, інтенсифікація темпів вилучення рослинної біомаси травоядними може змінити фізіологію видів рослин, знизити їх пристосованість, зменшити чисельність і щільність особин у популяціях, виснажити генетичне різноманіття та зменшити адаптивний потенціал.

Необхідно враховувати, що комахи-запилювачі впливають на еволюцію видів рослин та диверсифікацію форм їх квіток. Зміна клімату впливає на взаємодію рослин та їхніх комах-запилювачів. Так, багато запилювачів надають перевагу більшим квітам. Збільшення періодів або інтенсивності посухи для зменшення втрат води сприяє добору особин із меншими квітками. Підвищений рівень CO₂ змінює поживну якість нектару, оскільки визначає інтенсивність фотосинтезу та синтез вуглеводів [29]. Показано, що збільшення вмісту CO₂ у довкіллі упродовж останніх 170 років призвело до зниження пилку у *Solidago canadensis* L. [32]. Такі зміни у кінцевому результаті позначаються на доборі комах-запилювачів.

Якщо рослини та їхні запилювачі характеризуються високою чутливістю до змін навколишнього середовища, то зміна клімату може спричинити асинхронність між фенологією рослин та етапами життєвого циклу комах, що, у свою чергу, впливатиме на потік генів, змінюватиме коеволюційну динаміку взаємодій між рослинами та запилювачами, зменшуватиме насіннєву продуктивність і обмежуватиме доступність ресурсів для запилювачів [1].

Узагальнення сучасних досліджень свідчить, що адаптація рослин до кліматичних змін є багаторівневим процесом, який охоплює організмовий, популяційний та екосистемний рівні організації. На *організмовому* рівні ключову роль відіграють екофізіологічні механізми, зокрема регуляція фотосинтезу, транспірації, функціонування продигового апарату та перерозподілу вуглецю, що забезпечують короткострокову акліматизацію до змін температури, вологості та концентрації CO₂. Встановлено, що ефективність цих процесів значною мірою визначається біохімічними властивостями ферментативних систем, насамперед активністю Rubisco, а також співвідношенням карбоксилювання та оксигенації.

На *популяційному* рівні адаптація реалізується через фенотипову пластичність, генетичну варіативність, епігенетичні механізми та потік генів. Фенотипова пластичність забезпечує швидко відповідь на зміни середовища, однак її потенціал є обмеженим у довгостроковій перспективі. Збереження адаптивного потенціалу популяцій залежить від рівня генетичного різноманіття, що особливо актуально для фрагментованих популяцій.

На *екосистемному* рівні зміна клімату призводить до трансформації видового складу, порушення біотичних взаємодій (рослина–фітофаг, рослина–запилювач, рослина–симбіонт), а також зміни функціонування екосистем. Встановлено, що водний режим є одним із ключових

факторів, який визначає реакцію рослинних угруповань, часто більшою мірою, ніж температурний фактор.

Показано, що використання лише морфологічних ознак є недостатнім для прогнозування реакцій рослин, оскільки вони не відображають механістичних основ адаптації. Інтеграція морфологічних і фізіологічних показників, а також застосування багатовимірних підходів (зокрема аналізу головних компонент) дозволяє підвищити точність екологічних прогнозів.

Висновки

Отже, ефективне прогнозування реакцій рослин на кліматичні зміни потребує комплексного підходу, який поєднує екофізіологічні, генетичні та екосистемні аспекти. Отримані результати можуть бути використані для розроблення стратегій збереження біорізноманіття та підвищення стійкості природних і агроекосистем в умовах глобальних змін.

1. Becklin K. M., Anderson J. T., Gerhart L. M., Wadgyamar S. M., Wessinger C. A., Ward J. K. Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. *Plant Physiology*. 2016. Vol. 172, № 2. P. 635–649. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00793>.
2. Bernacchi C. J., Ruiz-Vera U. M., Siebers M. H., DeLucia N. J., Long S. P. Short- and long-term warming events on photosynthetic physiology, growth, and yields of field grown crops. *Biochemical Journal*. 2023. Vol. 480, № 13. P. 999–1014. <https://doi.org/10.1042/BCJ20220433>.
3. Brodie J., Post E., Watson F., Berger J. Climate change intensification of herbivore impacts on tree recruitment. *Proceedings of the Royal Society B*. 2012. Vol. 279, № 1732. P. 1366–1370. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1501>.
4. Brodrribb T. J. Progressing from 'functional' to mechanistic traits. *New Phytologist*. 2017. Vol. 215, № 1. P. 9–11. <https://doi.org/10.1111/nph.14620>.
5. Cavieres L. A., Sáez P., Sanhueza C., Sierra-Almeida A., Rabert C., Corcuera L. J., Alberdi M., Bravo L. A. Ecophysiological traits of Antarctic vascular plants: their importance in the responses to climate change. *Plant Ecology*. 2016. Vol. 217. P. 343–358. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0585-x>.
6. Chmura D. J., Anderson P. D., Howe G. T., Harrington C. A., Halofsky J. E., Peterson D. L., Shaw D. C., St Clair J. B. Forest responses to climate change in the northwestern United States: ecophysiological foundations for adaptive management. *Forest Ecology and Management*. 2011. Vol. 261, № 7. P. 1121–1142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.040>.
7. Douglas J. O., Alcântara A., Kapralov M. V., Andralojc P. J., Carmo-Silva E., Parry M. A. J. Surveying Rubisco diversity and temperature response to improve crop photosynthetic efficiency. *Plant Physiology*. 2016. Vol. 172, № 2. P. 707–717. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00750>.
8. Govaert S., Vangansbeke P., Blondeel H., Steppe K., Verheyen K., De Frenne P. Rapid thermophilization of understorey plant communities in a 9 year-long temperate forest experiment. *Journal of Ecology*. 2021. Vol. 109. P. 2434–2447. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13653>.
9. Griffin-Nolan R. J., Bushey J. A., Carroll C. J. W., Challis A., Chieppa J., Garbowski M. та ін. Trait selection and community weighting are key to understanding ecosystem responses to changing precipitation regimes. *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32, № 7. P. 1746–1756. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13135>.
10. Hasanuzzaman M. (Ed.). Plant ecophysiology and adaptation under climate change: mechanisms and perspectives I: general consequences and plant responses. *Cham: Springer Nature*, 2020. <https://doi.org/10.1007/978-981-15-2156-0>.
11. Heilmeyer H. Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes. *Flora*. 2019. Vol. 254. P. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.04.004>.
12. Kimball S., Gremer J. R., Angert A. L., Huxman T. E., Venable D. L. Fitness and physiology in a variable environment. *Oecologia*. 2012. Vol. 169. P. 319–329. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2199-2>.
13. Köhler I. H., Ruiz-Vera U. M., VanLoocke A., Thomey M. L., Clemente T., Long S. P., Ort D. R., Bernacchi C. J. Expression of cyanobacterial FBP/SBPase in soybean prevents yield depression under future climate conditions. *Journal of Experimental Botany*. 2017. Vol. 68, № 3. P. 715–726. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw435>.
14. Lau J. A., Lennon J. T. Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109, № 35. P. 14058–14062. <https://doi.org/10.1073/pnas.120231910>.
15. Lynn J. S., Klanderud K., Telford R. J., Goldberg D. E., Vandvik V. Macroecological context predicts species' responses to climate warming. *Global Change Biology*. 2021. Vol. 27. P. 2088–2101. <https://doi.org/10.1111/gcb.15532>.

16. Medeiros C. D., Scoffoni C., John G. P., Bartlett M. K., Inman-Narahari F., Ostertag R. та ін. An extensive suite of functional traits distinguishes Hawaiian wet and dry forests and enables prediction of species vital rates. *Functional Ecology*. 2019. Vol. 33, № 4. P. 712–734. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13229>.
17. Medrano H., Tomás M., Martorell S., Flexas J., Hernández E., Rosselló J., Pou A., Escalona J.-M., Bota J. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: limitations of leaf WUE as a selection target. *The Crop Journal*. 2015. Vol. 3, № 3. P. 220–228. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2015.04.002>.
18. Pellissier L., Descombes P., Hagen O., Chalmandrier L., Glauser G., Kergunteuil A. та ін. Growth-competition-herbivore resistance trade-offs and the responses of alpine plant communities to climate change. *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32, № 7. P. 1693–1703. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13075>.
19. Rashid M. A., Andersen M. N., Wollenweber B., Kørup K., Zhang X., Olesen J. E. Impact of heat-wave at high and low VPD on photosynthetic components of wheat and their recovery. *Environmental and Experimental Botany*. 2018. Vol. 147. P. 138–146. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.009>.
20. Reich P. B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*. 2014. Vol. 102. P. 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>.
21. Ruiz-Vera U. M., Siebers M., Gray S. B., Drag D. W., Rosenthal D. M., Kimball B. A., Ort D. R., Bernacchi C. J. Global warming can negate the expected CO₂ stimulation in photosynthesis and productivity for soybean grown in the Midwestern United States. *Plant Physiology*. 2013. Vol. 162, № 1. P. 410–423. <https://doi.org/10.1104/pp.112.211938>.
22. Sage R. F., Sage T. L., Kocacinar F. Photorespiration and the evolution of C₄ photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*. 2012. Vol. 63. P. 19–47. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105511>.
23. Siefert A., Violle C., Chalmandrier L., Albert C. H., Taudiere A. та ін. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*. 2015. Vol. 18, № 12. P. 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>.
24. Shipley B., De Bello F., Cornelissen J. H. C., Laliberté E., Laughlin D. C., Reich P. B. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*. 2016. Vol. 180, № 4. P. 923–931. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>.
25. Vidhya C. S., Srivastava S., Upadhyay L., Mubeen, Saini P. K. Understanding plant responses to climate change: insights from ecophysiology and adaptation. *Journal of Plant Biota*. 2022. Vol. 1, № 1. <https://doi.org/10.51470/JPB.2022.1.1.8>.
26. Visakorpi K., Block S., Pellissier L., Levine J. M., Alexander J. M. Eco-physiological and morphological traits explain alpine plant species' response to warming. *Functional Ecology*. 2023. Vol. 37, № 2. P. 287–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14228>.
27. Volaire F., Gleason S. M., Delzon S. What do you mean ‘functional’ in ecology? Patterns versus processes. *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10, № 21. P. 11875–11885. <https://doi.org/10.1002/ece3.6781>.
28. von Caemmerer S., Evans J. R. Temperature responses of mesophyll conductance. *Plant, Cell & Environment*. 2015. Vol. 38. P. 629–637. <https://doi.org/10.1111/pce.12449>.
29. Watanabe C. K., Sato S., Yanagisawa S., Uesono Y., Terashima I., Noguchi K. Effects of elevated CO₂ on levels of primary metabolites. *Plant and Cell Physiology*. 2014. Vol. 55, № 2. P. 341–357. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct185>.
30. Yang J., Cao M., Swenson N. G. Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution*. 2018. Vol. 33, № 5. P. 326–336. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.03.003>.
31. Zhang B., Hautier Y., Tan X., You C., Cadotte M. W. Species responses to changing precipitation depend on trait plasticity rather than trait means. *Functional Ecology*. 2020. Vol. 34. P. 2622–2633. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13675>.
32. Ziska L. H., Pettis J. S., Edwards J. та ін. Rising atmospheric CO₂ is reducing the protein concentration of a floral pollen source essential for North American bees. *Proceedings of the Royal Society B*. 2016. Vol. 283. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0414>.

¹I. V. Shchur, ¹L. R. Hrytsak, ¹Kh. M. Kolisnyk, ²D. A. Boiko, ¹N. M. Drobyk

¹Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

²Lviv Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies, Ukraine

PLANT ADAPTATION STRATEGIES TO CLIMATE CHANGE: ORGANISMAL, POPULATION, AND ECOSYSTEM LEVELS

The article summarizes current approaches to studying plant adaptation strategies to climate change at the organismal, population, and ecosystem levels. It is shown that rising temperatures, altered precipitation patterns, and increasing atmospheric CO₂ concentrations are key drivers shaping ecophysiological processes in plants and influencing ecosystem structure and functioning. The role of physiological mechanisms of adaptation is analyzed, including photosynthesis, transpiration, stomatal

and mesophyll conductance, and the functioning of the enzyme Rubisco in determining plant tolerance to thermal and water stress. It is demonstrated that C3 and C4 plants exhibit different adaptive strategies due to the specific features of their photosynthetic systems. Special attention is paid to phenotypic plasticity as a major mechanism of short-term adaptation, as well as to the role of genetic variability, epigenetic regulation, and gene flow in ensuring long-term population resilience. It is emphasized that traditional approaches based solely on morphological traits have limitations in predicting plant responses to climate change, as they do not fully capture the underlying physiological mechanisms. Therefore, the integration of morphological and eco-physiological traits is justified as a more robust framework for understanding plant adaptive responses. Evidence from studies on alpine plant species indicates that water availability is often a more critical factor than temperature in determining changes in plant community structure. Particular attention is given to the role of biotic interactions in shaping plant responses to climate change. Alterations in interactions between plants and herbivores, pollinators, and symbiotic organisms may disrupt co-evolutionary relationships, shift selective pressures, and reduce reproductive success. It is concluded that plant adaptation to climate change is a complex, multifactorial process driven by the interaction of physiological, genetic, and ecological mechanisms. A comprehensive understanding of these processes is essential for improving predictions of ecosystem dynamics and for developing effective strategies for biodiversity conservation under global environmental change.

Keywords: climate change; plant adaptation, ecophysiology, phenotypic plasticity, photosynthesis, water use, biotic interactions, ecosystem dynamics, genetic variability.

Надійшла до редакції: 02.12.2025

Прийнята до друку: 19.12.2025

Опублікована: 30.12.2025