

РІВНІ СТРЕСОВИХ СИТУАЦІЙ В ПОПУЛЯЦІЯХ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ТА ВІДПОВІДНІ АДАПТИВНІ РЕАКЦІЇ (НА ПРИКЛАДІ QUERCUS ROBUR L.)

На прикладі *Quercus robur* L. розглядається градація рівнів стресових ситуацій в популяціях деревних рослин. Здійснено спробу систематизувати взаємозв'язки форм адаптації та внутрішньовидової мінливості під впливом стресових ситуацій різного рівня. Залежно від інтенсивності і тривалості дії стрес-фактора на популяцію виділено п'ять рівнів стресових ситуацій: сполох, тривога, аварія, криза, катастрофа. Розглядаються причини і наслідки кожного.

Ключові слова: *Quercus robur*, онтогенетична і популяційна адаптація, стрес, модифікаційна та генотипова мінливість.

Doc. S.V. Rogovsky – Bila Therkov state agrarian university

Levels of stress situations in population of arboreous plans and its according reaction (for example *Quercus robur* L.)

The example of *Quercus robur* L. is used to show a gradation of stress situations levels in woody plants populations. It was made an attempt to systematize the interconnections of adaptation forms and intraspecific variations caused by stress situations of different levels. Depending on intensification and duration of stress factor impact in the population, five levels of stress situations are distinguisher: flash, alarm, accident, crisis, catastrophe. The prerequisites and consequences of each level are highlighted.

Keywords: ontogenetic, population adaptation, stress, modification and genotypic variations.

Взаємозв'язок стресових навантажень і відповідної адаптивної реакції рослин є однією з головних проблем фізіології, популяційної генетики і екології. Якщо в першому випадку об'єктом дослідження є рослинний організм і його онтогенетична адаптаційна реакція, то в другому об'єктом дослідження є популяції і популяційна адаптація і мінливість. У літературі терміни стрес і адаптація не мають однозначного трактування. Стрес – це необхідний і обов'язковий компонент життєдіяльності обумовлений великою кількістю причинних чинників (інформаційних сигналів різної природи). Він формує потребу організму в перебудові [2]. Г. Сельє [12] вважає, що стрес (або загальний адаптаційний синдром) – це неспецифічна реакція організму на будь яку вимогу до нього і виділяє три стадії стресової реакції: тривоги, адаптації і виснаження. В.А. Шевченко [13] стрес визначає, як стадію згортання інформації. Чим сильніше стрес, тим сильніше відбувається процес згортання. І пояснює це тим, що будь-які живі організми на різних рівнях своєї організації в екстремальних ситуаціях втрачають головні індивідуальні і видові риси, зберігаючи найбільш важливі, які забезпечують їх виживання. Є.П. Булах [2] вважає, що стрес – це реакція, в результаті якої система зберігає свою цілісність в умовах впливу чужорідної інформації. При цьому можливі будь-які жертви, в тому числі і зміни внутрішнього середовища, тобто система не намагається зберегти свій гомеостаз. При вивченні стресових ситуацій в популяціях важливим елементом є встановлення взаємозв'язків між інтенсивністю, тривалістю, раптовістю дії стрес-фактора і адаптивною відповіддю рослин і

популяції в цілому. Існує об'єктивна необхідність у ранжуванні рівнів стресових ситуацій та відповідних адаптивних реакцій і форм мінливості, які виникають у результаті стресу. Така систематизація дасть змогу формалізувати деякі аспекти адаптивних взаємодій в популяціях і глибше зрозуміти суть процесів, які відбуваються та встановити певні закономірності.

На основі аналізу літературних даних та власних спостережень ми пропонуємо таке ранжування рівнів стресових ситуацій та відповідних адаптивних реакцій і форм мінливості (табл. 1).

Табл. 1. Рівні стресових ситуацій в популяціях вищих рослин та відповідні адаптивні реакції та форми мінливості

Рівень стресової ситуації	Характеристика стресу	Характеристика адаптивної реакції	Форма мінливості організмів і популяцій
I сполох	Тимчасове, нетривале, незначне порушення рівноваги між організмом і зовнішнім середовищем у межах норм реакції	Швидка онтогенетична адаптація організмів, кореляція функцій без втрати гомеостазу	Індивідуальна модифікаційна мінливість, з фенотипічною реакцією, або без неї
II тривога	Постійно діюче порушення рівноваги між організмом та зовнішнім середовищем у межах норм реакції, зростання витрат енергії та пластичних речовин з наступною нормалізацією	Онтогенетична та поступова популяційна адаптація шляхом відбору та розмноження особин стійких до даного стрес-фактора незначна втрата гомеостазу з компенсацією в процесі природного відбору	Індивідуальна модифікаційна та групова генотипічна мінливість, як результат еволюції популяції і тривалого природного. (Феноформи, екотипи)
III аварія	Короткотривале, раптове інтенсивне порушення рівноваги між організмом і зовнішнім середовищем на межі норми реакції з тимчасовою втратою або значним ослабленням	Аварійна адаптація за рахунок тимчасової втрати органів і функцій, поступова їх репарація до повного відновлення гомеостазу. Відбір особин стійких до даного стрес-фактора за рахунок популяційної адаптації.	Групова генотипова мінливість виникає тільки при систематичній дії даного стрес-фактора, можливе закріплення мутацій пристосованих до дії даного фактора. Модифікаційна мінливість проявляється при відновленні функцій.
IV виснаження (криза)	Довготривале, інтенсивне порушення рівноваги між організмами і зовнішнім середовищем без їх відновлення на попередньому рівні.	Онтогенетична адаптація не забезпечує відновлення гомеостазу системи. Популяційна адаптація не встигає за інтенсивністю деструктивних процесів. Порушення гомеостазу прогресує	Модифікаційна мінливість не відповідає інтенсивності дії стрес-фактора. Генотипова мінливість не можлива в зв'язку з втратою популяцією здатності до самовідтворення.
V Катастрофа	Раптовий інтенсивний і незворотній розлад рівноваги між організмами і середовищем, популяція гине	Адаптація не можлива	Мінливість відсутня

Онтогенез рослин визначається трьома компонентами: генетичними особливостями організму, взаємодіями в середині організму, особливостями факторів зовнішнього середовища. Єдиним засобом індивідуального пристосування рослин до умов середовища, яке міняється є здатність відповідати видоспецифічними фенотиповими модифікаціями в межах генетично обумовленої "норми" [9], тобто онтогенетично адаптуватися. Поняття "адаптація" в сучасній літературі трактується досить широко, найбільш поширеною є думка згідно з якою будь які зміни, що відбуваються в організмі, який перебуває в неоптимальних умовах середовища, називаються адаптивними. Існує безліч визначень цього поняття [6-8] залежно від критеріїв, виходячи з яких, проводиться визначення.

Адаптація може розглядатись на різних рівнях організації біосистеми.

Якщо для окремих особин виду визначальною є онтогенетична адаптація, то для популяції – популяційна адаптація, яка передбачає не тільки пристосування організмів до неоптимальних умов середовища, а і таку генотипову трансформацію, даної популяції, яка забезпечує стабільне існування, збереження і відтворення в наступних поколіннях особин стійких до неоптимальних умов зовнішнього середовища [7]. З позицій інформаційно-енергетичної теорії адаптація має фізичну основу і розглядається як процес резонансної взаємодії організму (популяції) і інформаційних сигналів [2]. При цьому утворюється спеціалізована, стійка, стабільна, (адаптована) структура, ознакою якої є висока економічність існування.

Аналіз рівнів стресових ситуацій в популяціях *Quercus robur* на основі викладеної в табл. 1 градації дає змогу краще зрозуміти взаємозв'язок адаптивної реакції популяції і форм внутрішньовидової мінливості залежно від тривалості та інтенсивності дії певного стрес-фактора. Так, при першому рівні стресової ситуації, яку ми умовно назвали "сполох", стрес викликає тимчасове і незначне відхилення факторів зовнішнього середовища від оптимального значення. Стабілізація рівноваги між рослинами і середовищем відбувається за рахунок онтогенетичної адаптації. В зв'язку з гетерогенністю популяції рівень морфологічних, функціональних, ростових змін буде індивідуальним для кожного дерева і залежатиме від його генотипу та едафічних умов зростання. Індивідуальна модифікаційна мінливість носить тимчасовий і зворотній характер. Популяція в цілому залишається стабільною, її структура повночленною, біоценотичні взаємодії в межах екотопу постійними. Ріст, розвиток, насіннева продуктивність та самовідновлення при цьому рівні стресу в природних популяціях дуба звичайного відбуваються в межах норми. Причиною стресової ситуації даного рівня в популяціях дуба звичайного можуть бути екстремальні коливання кліматичних факторів, тимчасове порушення біоценотичної рівноваги внаслідок рубок освітлення, спалах розмноження шкідників.

При другому рівні стресової ситуації, який ми умовно назвали "тривога", стрес-фактор, діючи постійно, викликає стабільне порушення відповідності між середовищем і рослинами популяції. Стабілізація відбувається як за рахунок індивідуальної онтогенетичної адаптації рослин дуба, так і за ра-

хунок філогенетичної, або популяційної адаптації – тривалого природного відбору і розмноження геномів стійких до даного стес-фактора. В зв'язку з біологічними особливостями дуба звичайного (важке насіння та пилок) самовідновлення дуба в природних умовах відбувається в межах крони материнських дерев. Тому результатом генотипової популяційної адаптації є виникнення в процесі еволюції феноформ, кліматипів та едафічних форм дуба звичайного. Так, едафічна приуроченість пізнорозпускаючої феноформи до понижених місць зростання пояснюється заморозками в морозобійних ямах, які постійно знищують репродуктивні органи ранньої феноформи і тим самим дають переваги пізній феноформі, стійкій до даного стрес-фактора. За рахунок генетично обумовленої стійкості частини екземплярів популяції до певного стрес-фактора відбувається поступове витіснення рослин не стійких до його дії на потомство рослин, які мають генетично обумовлену стійкість. Стабільність популяції забезпечується за рахунок комплексної дії онтогенетичної та популяційної адаптації в процесі еволюції, стійкість до стрес-фактора залежить від генотипової структури популяції та здатності рослин протистояти неоптимальним умовам за рахунок модифікаційної мінливості, реалізуючи еволюційно закріплену генетичну програму. Багаточисельні дослідження географічних культур, кліматипів та едафічних форм мінливості [2, 3] переконливо показують, що переваги в рості і розвитку, стійкості неоптимальних коливань кліматичних і біотичних факторів мають рослини дуба вирощені з насіння тих материнських рослин, які зростали в аналогічних кліматичних і едафічних умовах. Під дією стресової ситуації другого рівня зберігається вікова структура популяції дуба, забезпечується її самовідновлення. Причиною стресової ситуації "тривога" можуть бути незначні зміни едафічних умов зростання популяції: підняття рівня ґрунтових вод, засолення ґрунтів, зміна фітоценотичних умов, внаслідок антропогенного впливу [10,11], старіння дубових насаджень та ін.

Третій рівень стресової ситуації, яку ми умовно назвали "аварія", характеризується короткотривалим, раптовим, інтенсивним розладом взаємодії рослини – середовище. При цьому здійснюється аварійна онтогенетична адаптація за рахунок тимчасової втрати функцій і органів. Причиною стресової ситуації типу "аварія" можуть бути екстремальні кліматичні умови: сильні зимові морози, що викликали ушкодження однорічних пагонів та репродуктивних бруньок; пізньовесняні заморозки, які призвели до знищення листя і репродуктивних органів; екстремально високі температури, які змінили перебіг фізіологічних процесів та ін. А також біотичні і антропогенні чинники, а саме: масове розмноження шкідників, епіфітотій мучнистої роси, раптова зміна гідрологічного режиму внаслідок меліоративних робіт, некваліфіковані лісогосподарські рубки. Таким чином, причиною стресової ситуації типу "аварія" можуть бути будь які порушення екологічної рівноваги між популяцією і середовищем. Раптове зниження життєздатності вимагає мобілізації всіх резервів популяції і кожної рослини зокрема. При аварійній адаптації рослини втрачають внутрішньовидові, а іноді міжвидові відмінності [13], жертвують певними органами, для відновлення втрачених функцій викорис-

товують запасні речовини. Оскільки ступінь пошкодження рослин у межах популяції є величиною неоднаковою і залежить від генетично обумовленої стійкості певного індивідуума, едафічних умов його місця зростання, віку та стану онтогенетичного розвитку, то і аварійна адаптація окремих рослин, поступова репарація втрачених органів і функцій, відбуватиметься з різною швидкістю. При цьому визначальною є індивідуальна модифікаційна мінливість, а генотипова мінливість при аварійній адаптації має важливе, але другорядне значення. По-перше, в результаті "аварії" гине частина особин, які є найменш стійкими в даній популяції; по-друге, найбільш стійкі особини, завдяки прискореній репарації отримують певні переваги в рості, розмноженні, мінеральному живленні, використанні сонячного світла; по-третє, періодична повторюваність "аварій" певного типу стабілізує відбір стійких до даного чинника генотипів; по-четверте, різка і короткотривала стресова ситуація сама собою може виявитись причиною мутацій [8], які при певних умовах можуть еволюційно закріпитись у популяції. В цілому стресові ситуації типу "аварія" мають для популяцій дуба звичайного як позитивне, так і негативне значення. Вони сприяють звільненню популяції від ослаблених хворих особин, прискорюють еволюційний відбір найбільш стійких і життєздатних дерев. Негативним наслідком "аварій" є загальне ослаблення популяції, зниження її стабільності і стійкості до неоптимальних умов. Структура популяцій дуба звичайного при даному рівні стресу, як правило, залишається стабільною і повночленною. Адаптація забезпечує відновлення втрачених функцій і органів.

Часто бувають випадки, коли одна "аварійна" ситуація змінює попередню, репарація і відновлення функцій не досягають попередніх значень, запаси поживних речовин не відновлюються – виникає стресова ситуація четвертого рівня, яку ми умовно назвали "криза", або "виснаження" за визначенням Г. Сельє [12]. Характерною ознакою "кризи" є невідповідність між витраченою і накопиченою енергією та запасом поживних речовин. Стабільність популяції порушується, стійкість до несприятливих умов знижується, структура спрощується, функції повністю не відновлюються. Має місце розбалансованість по віку, істотне зниження репродуктивної здатності [5, 10]. Прикладом "кризи" може бути стан популяції дуба звичайного в парку "Олександрія", який ми спостерігали в 2003 р. Затяжна весна та раптові високі температури і послідувача засуха порушили рівновагу в біоценозі, що сприяло масовому розмноженню шкідників-листогризів, які знищили листя на деревах. Повторне відростання листя за рахунок запасних речовин, ослабило дерева, знизило їх імунітет та призвело до епіфітотії мучнистої роси. Засуха в липні – серпні поглибила кризу: вдвічі зросла кількість суховершинних дерев у старовіковій діброві, середній рівень життєздатності дерев знизився в півтора рази. Тільки інтенсивні дощі на початку осені перервали кризову ситуацію і дали можливість дубам поповнити запаси поживних речовин і підготуватись до зими.

Стресова ситуація типу "криза" в природних популяціях, де існує біоценотична рівновага, трапляється досить рідко і, як правило, є зворотною. В штучних дубових насадженнях зі спрощеною фітоценотичною структурою кризові явища трапляються значно частіше. Це пояснюється меншою збалан-

сованістю штучних екосистем порівняно з природними популяціями, нижчим рівнем гетерогенності штучних насаджень та недостатньою пристосованістю рослин дуба до конкретних кліматичних і едафічних умов. У результаті стабільність і стійкість насаджень дуба істотно поступається природним популяціям [10]. Штучні насадження дуба звичайного, як правило, складаються з особин одного віку, мають понижено репродуктивну здатність і не відновлюються самосівом. При рівні стресової ситуації "криза" модифікаційна мінливість не забезпечує відновлення рівноваги між рослинами та середовищем, а генотипова мінливість не стабілізує деструктивних процесів через істотне зниження репродуктивних функцій та відсутність самовідновлення. Іноді, у випадку ослаблення або нейтралізації стресової ситуації, можлива поступова адаптація і відновлення втрачених функцій і структур.

Якщо кризові ситуації накладаються одна на одну кілька вегетаційних сезонів, стрес-фактори змінюючись поглиблюють розрив енергетичних і фітоценотичних зв'язків, то виникає стресова ситуація п'ятого рівня, яку ми назвали "катастрофа" при якій популяція дуба звичайного гине, відбувається заміна дуба іншими породами. Найчастіше першопричиною виникнення стресової ситуації рівня "катастрофа" є діяльність людини, яка випасаючи худобу, проводячи рубки дерев, здійснюючи інші види антропогенного впливу порушує фітоценотичну рівновагу і запускає механізм стресового напруження, яке поступово ослаблює стабільність і стійкість популяції. Спалах розмноження шкідників-листогризів, поширення грибкових захворювань листя, зимове підмерзання однорічних пагонів, враження дерев опеньком, заселення комахами-ксилофагами та враження трахеомікозом – ось схема наростання стресової ситуації, що призводить до деградації і знищення популяції дуба звичайного [5]. "Катастрофа" можлива і як результат стихійного лиха: лісова пожежа, техногенне забруднення та ін. Цей рівень стресового впливу за інтенсивністю, тривалістю і напруженням, яке він створює та наслідками для популяції дуба переважає норму адаптивної реакції і веде до незворотних наслідків.

Література

1. Білоус В.І. Селекція та насінництво дуба. – Черкаси: НДІТЕХ ІМ, 1994. – 267 с.
2. Булах П.Е. Значение информационно-энергетической теории// Интродукція рослин, 2003, № 2-3. – С. 55-64.
3. Гайда Ю.И. Географические и эдафические культуры дуба черешчатого на Украине: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. – Харків, 1989. – 24 с.
4. Гродзінський Д.М., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Черевченко Т.М., та ін. Проблеми збереження та відновлення біорізноманіття в Україні. – К.: Академперіодика. – 2001. – 105 с.
5. Дубравы лесостепи в биоценологическом освещении/ Под ред. А.А. Молчанова. – М.: Наука. 1975. – 374 с.
6. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. (Адаптация, рекомбинация, агробиоценоз). – Кишинев: Штиинца, 1980. – 587 с.
7. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (экологические основы), – 1988. – 767 с. – Кишинев: Штиинца. – 1988. – 767 с.
8. Креславский К.В. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральной мутации// Журн. общей биологии. – 1993. т.54. № 6. – С. 645-658.
9. Коршиков И.И., Терлыга Н.С., Бычков С.А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции. – Донецк: Лебедь, 2002. – 326 с.

10. Лохматов Н.А. Оздоровление дуба в очагах его повреждений и усыхания в дубравах и искусственных лесонасаждениях Украины// Дубравы и повышение их продуктивности. – М.: Колос, 1981. – С. 192-208.

11. Моисеев Н.А. Особенности дубрав и хозяйства в них// Дубравы и повышение их продуктивности. – М.: Колос, 1981. – С. 37-42.

12. Селье Г. Концепция стресса – как мы ее представляем себе в 1976 году// Новое о гормонах и механизме их действия. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 25-51.

13. Шевченко В.А. Универсальный природный цикл. – К.: Вища шк. 1992. – 171 с.

УДК 57.01:504:634.36

*Проф. В.П. Шлапак, д-р с.-г. наук;
мол. наук. співроб. В.А. Вітенко, канд. біол. наук – Національний
дендрологічний парк "Софіївка" – НДІ НАН України*

ОСОБЛИВОСТІ ВЕГЕТАТИВНОГО РОЗМНОЖЕННЯ *MACLURA POMIFERA (RAFIN.) SCHNEID*

Досліджено способи вегетативного розмноження маклюри плодоносної або апельсиноподібної (*Maclura pomifera (Rafin.) Schneid.*). Встановлено, що найкраще вона розмножується зеленими живцями із застосуванням стимуляторів росту.

*Prof. V.P. Shlapak; junior research worker V.A. Vitenko –
National Dendrological Park "Sofiyivka"*

Vegetative propagation of *Maclura pomifera (Rafin.) Schneid*

The result of investigation as for the vegetative propagation of *Maclura pomifera* are given. It was determined that the best way is the propagation by green cuttings.

Вегетативне розмноження, за визначенням А.М. Гродзинського [2], це утворення нового організму із частини материнського без участі статевого процесу. Інколи його вважають однією із форм безстатевого розмноження. У рослин вегетативне розмноження веде до збільшення числа особин виду.

У природній флорі вегетативне розмноження найбільш виражене у рослин, що зростають у несприятливих (сильне затінення або зволоження, відсутні запилювачі та інше) умовах. Такі умови, як правило, створюються під наметом деревних порід та на болотах, а у вуличних посадках житлових масивів у затінених міськими будівлями місцях. Шляхи природного відновлення: пагонами із пазушних бруньок на кореневищі; кореневими відводками із придаткових бруньок на кореневищі, а також відводками; стовбурними та пеньковими пагонами від основи стовбура чи пенька із сплячих бруньок – так назване вегетативне відновлення (збільшення числа особин і розселення при цьому не проходить). Для окремих видів тільки такий спосіб розмноження є можливим для виживання і збереження виду в особливо несприятливих умовах і дає можливість розселитись на території. При цьому такі види рослин живуть групами, куртинами.

В основі вегетативного розмноження, за даними Р.Х. Турецької [6], лежить здатність рослини відтворювати відсутні органи у процесі регенерації організму як із бруньок, так і з вегетативних органів, шляхом відділення їх від материнської рослини. При культурному вегетативному розмноженні застосовують всі способи природного вегетативного розмноження, а також роз-