

ЗНАЧЕННЯ ГЕНОТИПІЧНОЇ МІНЛИВОСТІ В АСПЕКТІ АДАПТАЦІЙНОЇ ЗДАТНОСТІ РОСЛИН

Проаналізовано генотипічні аспекти адаптації рослин. Показано, що сучасні ареали не відображують потенційні адаптаційні здатності рослин, що підтверджено багаторічним досвідом інтродукції деревних рослин у Карпатах і на Західному Поділлі. Висловлено припущення, що в генотипі рослин закодована інформація, яка реалізується в стресових ситуаціях.

На думку І.П. Рихлівського, який розпочав дискусію щодо механізму акліматизації рослин на сторінках журналу "Інтродукція рослин", адаптація до нових умов доквілля зумовлена "змінюючою норми реакції організмів під впливом навколишнього середовища" [8]. Подібні погляди висловлювали деякі дослідники і раніше. Ще в 1893 р. німецький ботанік А. Шульц [14] звернув увагу на те, що сучасні ареали рослин не відображують їхні потенційні адаптаційні можливості. М.І. Вавілов [2] дійшов висновку, що теорія кліматичних аналогів [3, 5, 12, 13] недосконала, оскільки рослини часто зростають в умовах, які відрізняються від умов їх батьківщини. А.В. Благовещенський [1] встановив, що в процесі адаптації виникають "фактори опору", або біогенні стимулятори, що підвищують якість ферментів, унаслідок чого енергетичний рівень організму зростає, і рослини пристосовуються до змінених умов.

Підкреслюючи, що у процесі акліматизації пристосувальні реакції можуть бути різними, А.М. Гродзінський [4] виділяє групу рослин, адаптація яких пов'язана з певною перебудовою фенотипу завдяки тому, що генотип містить деякий надлишок спадкової інформації. Дослідженнями Л.С. Плотнікової [7] встановлено, що культурні ареали рідкісних рослин зазвичай ширші за природні.

Згідно з результатами проведених нами багаторічних досліджень у Карпатах і на Західному Поділлі [11] і вивчення досвіду інтродукції деревних рослин в інших регіонах, сучасні ареали не можуть бути надійним критерієм для оцінки адаптаційної здатності рослин.

У більшості випадків деревні інтродуценти є більш пластичними, ніж це можна було передбачити на підставі аналізу умов їх природних місцезростань.

Прикладом можуть бути деревні рослини субтропічного клімату *Howenia dulcis* Thunb., *Liquidambar styraciflua* L., *Pterostyrax hispida* Sieb. et Zucc., *P. corymbosa* Sieb. et Zucc., *Styrax obassia* Sieb. et Zucc., *Thea sinensis* L. та інші успішно інтродуковані в досліджуваному регіоні.

Ймовірно, в генотипі рослин міститься інформація, яка реалізується тільки в стресових ситуаціях. Тому аналіз реакцій інтродуцентів на зміну різних чинників доквілля може дати цінний матеріал для теоретичних і практичних розробок, пов'язаних зі стійкістю рослин, бо внаслідок прихованих генотипічних можливостей рослини виявляють більшу пластичність.

Ураховуючи можливість перетворення модифікаційної мінливості на генотипічну, потрібно виходити з того, що стійкість рослинного організму складається зі стій-

Таблиця 1. Оцінка життєздатності і перспективності інтродукованих деревних рослин

Показник	Бали
А. Ростові процеси	
Зміна життєвої форми	0,1
Ріст пригнічений, форма росту зберігається	0,5
Ріст нижчий, ніж нормальний	1,0
Ріст нормальний	1,5
Ріст вищий за нормальний	2,0
Б. Генеративний розвиток	
Не цвіте	0,1
Цвіте спорадично, не плодоносить	0,5
Цвіте, не плодоносить	1,0
Плодоносить спорадично, життєздатність зародків низька	1,5
Плодоносить слабо	2,0
Насіннева продуктивність нормальна, життєздатність зародків низька	2,5
Плодоносить нормально, утворює життєздатне насіння	3,0
В. Зимостійкість	
Вимерзає повністю	0,1
Вимерзає вся надземна частина	0,3
Вимерзає крона до снігового покриву	0,5
Вимерзають дворічні пагони і старші частини рослини	1,0
Вимерзає 50—100% однорічних пагонів	1,5
Вимерзає не більш ніж 50% довжини річних пагонів	2,0
Пошкодження відсутні	2,5
Г. Засухостійкість	
Рослина незасухостійка, листки втрачають тургор, який не відновлюється при поливі	0,1
Рослина малозасухостійка. Листки в засуху втрачають тургор, який відновлюється повільно або не відновлюється. Листкові пластинки засихають до появи осіннього забарвлення. Для нормального росту і розвитку необхідний систематичний полив	0,3
Рослина відносно стійка до засухи, листки в засуху втрачають тургор, який відновлюється при поливі і в дощову погоду. Успішно росте при поливі в засушливий період	0,5
Рослина засухостійка, переносить засуху без пошкоджень, росте і розвивається без поливу	1,0
Сумарна оцінка	
Натуралізувалася	8,0—8,5
Цілком перспективна	7,0—7,9
Перспективна	6,0—6,9
Менш перспективна	5,0—5,9
Малоперспективна	4,0—4,9
Умовно перспективна	2,6—3,9
Неперспективна	1,4—2,5
Абсолютно непридатна	0,4—1,3

кості окремих його органів і є величиною змінною в процесі онто- та філогенезу. На зміну зовнішніх умов рослини реагують шляхом адаптації фізіолого-біохімічних процесів, ритму розвитку і органогенезу. При цьому виявляється модифікаційна і генетична мінливість, виникають нові адаптаційні пристосувальні реакції, підвищується стійкість рослин.

Рослини пристосовуються до кліматичних ритмів, відмінних від таких на їх батьківщині, шляхом зміни метаболізму, процесів розвитку і стійкості до дії зовнішніх факторів, зміни інтенсивності транспірації і мінерального живлення, регуляції транспорту речовин і функціональних змін між різними органами, зміни динаміки накопичення та активності фізіологічно активних речовин.

Для запобігання несприятливій дії низьких температур виникають різноманітні пристосувальні фізіолого-біохімічні зміни, які підвищують морозостійкість, зимову засухостійкість і стійкість до різкого коливання температури. Ці зміни виявляються в накопиченні запасних і енерговмісних речовин, зниженні інтенсивності дихання, зміні фракційного складу води і підвищенні водопроникаючої здатності, інтенсифікації гетеротрофного живлення, та оптимумів ферментативних процесів.

Пристосувальні реакції, пов'язані із зміною органотворних процесів і ритму розвитку, виявляються зменшенням тривалості вегетативного періоду, зниженням ступеня диференціації генеративних органів до переходу в глибокий спокій, зміною строків початку і кінця вегетації, прискоренням процесів здерев'яніння річних пагонів, зміною величини річного приросту, тривалості росту річних пагонів, цвітіння, скороченням періоду від цвітіння до дозрівання плодів тощо.

Пристосувальні реакції рослин спрямовані на зменшення несприятливого впливу зовнішніх чинників і чутливості до їхньої дії.

Необхідно враховувати збіг несприятливих умов з критичними періодами в річному циклі розвитку деревних рослин [10]. Можна спрогнозувати адаптаційну здатність рослин шляхом побудови мало-параметричних математичних моделей, які належать до класу простих імовірнісних.

Для побудови таких моделей нами використана діалогова система, розроблена на основі методу групового врахування аргументів, яка дає змогу розв'язувати задачі щодо структурно-параметричної ідентифікації моделей складних об'єктів, процесів і систем за умов невеликої кількості експериментальних даних, їх зашумленості і неповного визначення за складом незалежних змінних.

У ботанічних садах і дендраріях накопичено значний досвід інтродукції деревних рослин у різних кліматичних умовах, який можна використати для виявлення їхнього інтродукційного потенціалу.

На основі аналізу відповідних реакцій на дію комплексу кліматичних чинників проведено математичне моделювання адаптаційних здатностей 158 видів деревних рослин різного географічного походження. Застосовано інтегральну оцінку відповідних реакцій досліджуваних видів рослин (табл. 1). Для цього використано методику оцінки життєздатності деревних інтродуцентів [6], модифіковану нами з метою моделювання. Засухостійкість рослин оцінювали за 4-бальною шкалою, розробленою в Нікитському ботанічному саду.

Повністю перспективні рослини, хоча і не зростають в екологічному оптимумі, досягають властивих їм розмірів, нормально цвітуть і плодоносять, утворюють високоякісне насіння, зимо- і засухостійкі. В особливо несприятливі роки можливе вимерзання річних пагонів та короткочасна втрата тургору.

Перспективні рослини часто не досягають властивих їм розмірів, плодоносять і утворюють життєздатне насіння,

Таблиця 2. Математична модель адаптаційної здатності *Acer palmatum*

$$\begin{aligned} \text{Модель СКП} &= 1,7859e - 001 R = 3,3988e - 001 (4,7205e + 000\%) \\ y &= 2,9883e - 001 + 1,0164e + 000 \cdot y_7(9) - 2,0864e - 004 \cdot x_1 + \\ &+ 1,2362e - 005 \cdot y_7(9) \cdot x_1, \\ \text{де } y_7(9) &= 1,0707e + 000 + 9,2737e - 001 \cdot y_6(9) - 9,8419e - \\ &- 001 \cdot x_5; \\ y_6(9) &= 4,6028e - 002 - 5,0828e - 001 \cdot y_5(9) + 1,4852e + \\ &+ 000 \cdot y_5(2); \\ y_5(2) &= -1,3101e + 000 + 1,1815e + 000 \cdot y_4(2) + 1,2324e - \\ &- 002 \cdot 2 - 4,2827e - 003 \cdot y_4(2) \cdot x_2 + 8,7064e - 002 \cdot (y_4(2))^2; \\ y_5(9) &= 6,4845e - 002 + 9,6055e - 001 \cdot y_4(9); \\ -y_4(2) &= -9,7528e - 001 + 1,4288e + 000 \cdot y_3(2) + 4,8748e - \\ &- 001 \cdot x_6 - 1,7609e - 001 \cdot y_3(2) \cdot x_6 - 2,7562e - 002 \cdot (y_3(2))^2; \\ y_4(9) &= 1,3659e - 003 - 3,7273e - 002 \cdot y_3(9) + 1,0370e + \\ &+ 000 \cdot y_3(2); \\ y_3(2) &= -1,6767e + 000 + 1,2335e + 000 \cdot y_2(2) + 1,4347e - 002 \cdot \\ &\cdot x_{10} - 2,4692e \cdot 003 \cdot y_2(2) \cdot x_{10} + 2,6026e - 002 \cdot (y_2(2))^2 - 2,0246e - \\ &- 005 \cdot (x_{10})^2; \\ y_3(9) &= -1,5052e - 002 + 1,2637e - 001 \cdot y_2(9) + 8,7708e - \\ &- 001 \cdot y_2(2); \\ y_2(2) &= -1,5611e + 000 + 9,3166e - 001 \cdot y_1(2) + 1,5277e - \\ &- 001 \cdot x_7 - 3,1161e - 002 \cdot y_1(2) \cdot x_7 + 7,7793e - 002 \cdot (y_1(2))^2; \\ y_2(9) &= 3,7009e - 003 - 2,4583e - 002 \cdot y_1(9) + 1,0237e + \\ &+ 000 \cdot y_1(1); \\ y_1(1) &= 1,0547e + 000 + 9,3713e - 004 \cdot x_1 + 1,0180e + 000 \cdot x_8 - \\ &- 2,9065e - 004 \cdot x_1 \cdot x_8 + 5,2476e - 002 \cdot (x_8)^2; \\ y_1(2) &= -7,4363e + 000 + 5,9533e - 002 \cdot x_2 + 1,3322e + \\ &+ 000 \cdot x_8 - 7,0298e - 003 \cdot x_2 \cdot x_8 + 5,2057e - 002 \cdot (x_8)^2; \\ y_1(9) &= -5,3733e + 000 + 1,9027e + 000 \cdot x_9 - 9,7227e - \\ &- 001 \cdot x_8 + 1,4873e - 001 \cdot x_9 \cdot x_8 - 1,0375e - 001 \cdot (x_9)^2 - \\ &- 3,8782e - 002 \cdot (x_8)^2; \end{aligned}$$

СКП — середньоквадратична похибка;
R — максимальна різниця між фактичним і модельним значенням;
 x_1 — сума температур вище +10 °C;
 x_2 — кількість днів з температурою вище +5 °C;
 x_3 — показник відносних температур (ПВТ) повітря за другу половину зими

$$\text{ПВТ} = \frac{(\sum t_{\max} - \sum t_{\min})}{\sum t_{\min}};$$

x_6 — коефіцієнт зволоженості;
 x_7 — середній дефіцит вологості повітря за липень — серпень;
 x_8 — середня добова температура повітря у весняний період (0 °C);
 x_9 — середня добова температура повітря в осінній період (0 °C);
 x_{10} — показник континентальності клімату.

Таблиця 3. Верифікація моделі

Пункт інтродукції	Показники життєздатності, бали		
	Емпіричні	Моделні	Різниця
Дніпропетровськ	6,0	6,3	0,3
Донецьк	6,0	6,2	0,2
Житомир	6,0	6,1	0,1
Івано-Франківськ	6,2	6,0	0,2
Кам'янець- Подільський	6,2	6,0	0,2
Кишинів	6,8	6,6	0,2
Таллінн	3,2	3,5	0,3
Харків	6,0	6,2	0,2
$M \pm m$			0,21 \pm 0,21

зазвичай слабо підмерзають, у засуху можуть втрачати тургор, який відновлюється.

Менш перспективні рослини відрізняються уповільненим ростом, слабким плодоношенням, часто низькою життєздатністю зародків, пошкоджуються в зимовий період або в засуху.

Малоперспективні рослини характеризуються пригніченим ростом, не плодоносять або плодоносять спорадично, взимку значно пошкоджуються.

Побудовані моделі досить адекватно відображують потенційну адаптаційну здатність досліджуваних видів щодо до кліматичних чинників і підтверджують можливість успішної інтродукції деревних рослин в умовах, які відрізняються від таких їх природних місцезростань.

Як приклад наводимо математичну модель адаптаційної здатності *Acer palmatum* Thunb. (табл. 2) і її верифікацію (табл. 3).

Таким чином, пристосувальні реакції значною мірою зумовлені наявністю в рослинному організмі певного "адаптаційного запасу", який необхідний для виживання в стресових ситуаціях.

1. Благовещенский А.В. Вопросы акклиматизации и сравнительная биохимия растений // Тр. ГБС АН СССР. — 1949. — Т. 1. — С. 27—48.

2. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции. — М.; Л.: Гос. изд-во совх. и колх. лит-ры, 1935. — С. 60.

3. Гинкул С.Г. Интродукция и натурализация растений во влажных субтропиках СССР. — Батуми: Изд-во Батум. субтроп. ботан. сада, 1936. — № 1. — С. 3—44.

4. Гродзінський А.М. До системи уявлень про інтродукцію та акліматизацію рослин // Інтродукція та акліматизація рослин на Україні. — К., 1978. — Вип. 12. — С. 3—7.

5. Керн Э.Э. Иноземные древесные породы, пригодные для разведения в СССР. — Л.: Изд-во ВИР, 1934. — 177 с.

6. Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. — М., 1973. — С. 7—67.

7. Плотникова Л.С. Природные и культурные ареалы редких древесных растений флоры СССР // VIII дендрологический конгресс соц. стран: Тезисы докл. — Тбилиси, 1982. — С. 177.

8. Рихлівський І.П. Генезис поглядів на механізм акліматизації рослин // Інтродукція рослин. — 2007. — № 2. — С. 101—106.

9. Соколов С.Я. Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений // Тр. БИН. — Л., 1957. — Сер. 6, вып. 5. — С. 9—32.

10. Термена Б.К. Критические периоды в годичном цикле развития древесных интродуцентов умеренных широт // Материалы республиканской конф. "Теории и методы интродукции растений и зеленого строительства". — К., 1980. — С. 95—97.

11. Термена Б.К., Буджак В.В. Біоекологічні аспекти прогнозування інтродукції деревних рослин. — Чернівці: Рута, 1998. — 170 с.

12. Mayr H. Fremdländische Wald- und Parkbäume für Europa. — Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey, 1906. — 622 S.

13. Mayr H. Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage. — Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey, 1909. — S. 571.

14. Schultz A. Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärperiode: Inaug-Diss. — Halle, 1893. — 32 S.

Рекомендував до друку
С.І. Кузнецов