

ЛННБ України ім.В.Стефаника



00756351 (R)

НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ім. ТАРАСА ШЕВЧЕНКА

на правах рукопису

**КОРШИКОВ
ІВАН ІВАНОВИЧ**

УДК 502.7:711.1:628.5

**АДАПТАЦІЯ РОСЛИН ЗА УМОВ
ТЕХНОГЕННО ЗАБРУДНЕНОГО
СЕРЕДОВИЩА**

03. 00. 12 — фізіологія рослин

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

КИЇВ-1994 р.

АВ 30.044

Робота виконана в лабораторії фізіології стійкості рослин ім.
В. П. Тарабріна Донецького ботанічного саду НАН України в 1973-1993

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
ВІННИЧЕНКО Олександр Миколайович

доктор біологічних наук, професор
НЕГРУЦЬКИЙ Сергій Федорович

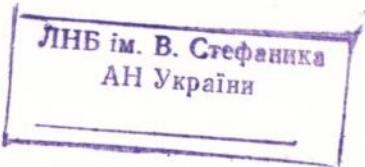
доктор біологічних наук, професор
СУДЬБА Олена Григорівна

Провідна організація: Центральний ботанічний сад АН Білорусі.

Захист дисертації відбудеться «18 травня» 1994 р. о
14 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 01. 01. 07. для
захисту дисертацій на біологічному факультеті Національного универ-
ситету ім. Тараса Шевченка за адресою: 252127, м. Київ-127,
пр. Ак. Глушкова 2, корп. 12.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці університету.

Автореферат розісланий «18 травня» 1994 р.



Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради
кандидат біологічних наук, професор

БРАЙОН О. В.

AB - 30.04.88

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність проблеми. Негативним наслідком науково-технічної революції є зростаюче забруднення природного середовища промисловими і побутовими відходами. Концентрування промислових виробництв на обмежених територіях біля джерел сировини і енергії, постійне впровадження їх виробничих потужностей часто призводить до злиття локальних емісійних зон і формування стійких регіональних полів забруднення. За рівнем впливу на живі організми у локальних масштабах веротехногенне забруднення досягає величини значимого компонента середовища. Найбільш жорсткий тиск цього фактора, що лімітує виживання багатьох видів рослин, характерний для техногенних екотопів, які формуються в зоні впливу великих промислових виробництв і в основних зонах розсіювання їх емісій, а також на відвалах гірничорудних кар'єрів з високим вмістом токсичних елементів у породі. Для рослин небезпечні як високі, так і помірно токсичні концентрації полетантів, що також можуть викликати пригнічення, пошкодження і навіть загибель видів-едафікаторів лісових екосистем. Підтвердженням тому є розвиток " нової хвороби ослаблення лісів" (Mclaughlin, 1985), що охоплює більш як 1 млн га у країнах Центральної Європи.

У проблемі взаємодії рослин з техногенно забрудненим середовищем слід виділити три основні прикладні аспекти: використання рослин для оптимізації забрудненого середовища (включючи і рекультивацию відвалів) та індикації її якості, збереження і відновлення генофонду господарсько цінних лісових порід на забруднених територіях. Ефективне вирішення всіх цих практичних задач і, особливо, головної із них - збереження генофонду видів - натикається на відсутність достатніх знань про механізми адаптації рослин до умов техногенно забрудненого середовища. Слід відзначити, що питання адаптації рослин до умов техногенно забрудненого середовища залишається предметом дискусій, але не мають однозначного теоретичного тлумачення, а багато з висловлених положень не мають також переконливого експериментального підтвердження. Якщо ефекти токсичного впливу окремих найбільш розповсюджених інгредієнтів забруднення середовища на рослини досліджені досить погано, то інформація про

адаптивні зміни у рослин в ході індивідуального розвитку в екстремальних умовах техногенних екотопів вкрай обмежена. Очевидно, вищі рослини у ході еволюції не виробили якихось вузькоспеціалізованих захисних механізмів, які б пріоритетно забезпечували їм стійкість до токсичних газів і аерозолів.

Адаптація рослин до нових умов техногенно забрудненого середовища, очевидно, можлива за рахунок модифікаційної і генотипічної мінливості, а її дослідження має бути комплексним і проводитися із застосуванням фізіолого-біохімічних, морфологічних і популяційно-генетичних маркерів. Використання ізоферментів як молекулярно-генетичних маркерів дозволяє не тільки оцінити генетичну різноманітність популяцій, ступінь їх диференціації, виявити генотипічні відмінності плюсових дерев, але і, що особливо важливо, простежити зв'язок алозимної мінливості з мінливістю кількісних морфоанатомічних і фізіолого-біохімічних ознак. Ізоферменти, будучи маркерами генома, визначають і формують "метаболічний фенотип", відбивають його біохімічний статус і у багатьох відношеннях обумовлюють адаптивний потенціал індивідуума. Такі комплексні і різнобічні дослідження, що проводяться на різних рівнях організації: від субклітинного до популяційного, дозволяють точніше оцінити реалізацію адаптивного потенціалу рослин техногенних екотопів в ході онтогенезу і навіть філогенезу.

В умовах Донбасу - найстершого промислового регіону України з високою щільністю і різноманітністю промислових джерел забруднення середовища, з широкою амплітудою техногенного навантаження на природні екосистеми, що досягають в локальних зонах критичного, а для багатьох видів рослин і летального рівня, є всі можливості для вивчення механізмів стійкості і адаптації рослин до умов техногенних екотопів, для дослідження видових особливостей рослин щодо їх здатності до оздоровлення оточуючого середовища і визначення фітоіндикаційних критеріїв його якості.

Мета і завдання досліджень. Головна мета даної роботи - вивчення адаптивних змін на субклітинному, організмовому і популяційно-генетичному рівнях у рослин, що зазнають як короткочасного впливу кислих газів, фенолу і важких металів, так і хронічного впливу емісій різних промислових

виробництв, а також у рослин, що спонтанно заселяють техногенно забруднені території.

До пріоритетних завдань роботи входило:

1) вивчення специфічності і неспецифічності фітотоксичної дії окремих інгредієнтів забруднення середовища і емісій різних промислових виробництв;

2) з'ясування потенціалу онтогенетичної адаптації у деревних рослин, який реалізується в стресових умовах різних техногенних екотопів;

3) дослідження інтегрованості адаптивних змін у вищих рослин, котрі спонтанно заселяють техногенно забруднені території, або таких, що довго ростуть в умовах техногенного забруднення;

4) визначення ролі індивідуальної мінливості в реалізації адаптивного потенціалу виду в екстремальних умовах техногенно забруднених територій;

5) з'ясування популяційно-генетичних змін у сосни звичайної під впливом викидів крупних промислових виробництв;

6) розробка практичних підходів для ефективного використання рослин в індикації та оптимізації якості техногенно забрудненого середовища.

Наукова новизна. Вперше проведено комплексні дослідження з використанням морфологічних і генетичних методів для з'ясування адаптивних змін на клітинно-тканинному, органічному, організмівому і популяційному рівнях у трав'янистих рослин, що спонтанно заселяють техногенно порушені, забруднені території, і у деревних рослин, які хронічно зазнають впливу емісій різних промислових підприємств Донбасу.

Отримано нові дані про специфічність і неспецифічність фітотоксичної дії органічних та неорганічних інгредієнтів забруднення середовища і важких металів. Міжвидові відмінності у характері і ступені пошкоджуваності асиміляційних органів рослин чужерідними фенолами та індолом визначаються фізіолого-біохімічними показниками рослини, зокрема, рівнем активності орто-дифенолоксидази. Пошкоджуючий вплив емісій різних виробництв Донбасу викликає неспецифічні зміни в листках деревних рослин, які пов'язані з активацією процесів перекисного окислення ліпідів.

Виявлено, що компенсаторні зміни у компонентному складі

оксидаз і дегідрогеназ, які відбуваються в листках однорічних пагонів деревних рослин у ході вегетації в екстремальних умовах техногенних екотопів, не фіксуються як модифікації в листових зачатках термінальних бруньок і листках наступного вегетаційного сезону. Пошкоджуючий вплив емісій промислових виробництв, який викликає помітні зміни в морфометрії деревних рослин аж до зміни їх життєвої форми, не супроводжується фіксованими модифікаціями в ізозимному складі лабільних ферментних систем асиміляційних органів. Вегетативне потомство деревних рослин, адаптованих у ході онтогенезу до умов техногенних екотопів, є більш стійким, ніж клони рослин фонового рівня забруднення, до основного інгредієнту забрудненого повітря - сірчистого газу. Адаптовані рослини відрізняються підвищенням вмістом пігментів і більш високою активністю супероксиддисмутази та пероксидази.

В ході філогенетичної адаптації трав'янистих рослин, які спонтанно заселяють техногенно забруднені і порушені території, відбувається відбір на користь певних генотипів, що відрізняються підвищеною стійкістю до комплексу несприятливих факторів техногенного екотопу, у тому числі і до дії основних інгредієнтів забруднення оточуючого середовища. Структура популяцій адаптованих рослин техногенних екотопів має відмінності порівняно зі структурою природних популяцій. Встановлено, що підвищену стійкість до домінуючих інгредієнтів забруднення середовища має і насінне потомство рослин, адаптованих до техногенних екотопів. Для нього також характерні відмінності в каталітичних властивостях лабільних ферментних систем, зокрема, оксидаз.

Вперше проведено дослідження моногенної алозимної і полігенної кількісної мінливості в популяціях однієї із головних лісоутворюючих порід - сосни звичайної - що в різній мірі зазнає впливу емісій крупних хімічних виробництв Донбасу та металургійних виробництв Уралу. Виявлено і описано нові алолі алозимних локусів в маргінальних субпопуляціях сосни звичайної на південній межі ареалу, яким до того ж властивий більш високий рівень біохімічного поліморфізму, ніж популяціям центру ареалу. Популяціям, що зазнають гострого впливу емісій промислових виробництв, властива значно більша частота трапляння генних мутацій і порушень сегрегації алелів алозимних локусів у мегagamетофітах насіння.

Вперше виявлено достовірну недостачу гетерозигот від

теоретично очікуваного рівня в уральських популяціях сосни звичайної, які розпадаються під впливом промислових емісій.

Вперше встановлено, що за сукупністю морфологічних ознак найбільш стійков внутрішньопопуляційно груп рослин сосни звичайної є група з близьким до середньопопуляційного значенням рівня кількісних ознак і середнім рівнем гетерозиготності. Встановлено також, що найбільш тісний корелятивний зв'язок між мінливістю моногенних і полігенних ознак властивий групам рослин з діапазоном гетерозиготності від 0,200 до 0,300.

Практичне значення роботи. Запропоновано уточнений асортимент стійких видів деревних рослин і способи його розміщення при озелененні промислових підприємств Донбасу.

Розроблено і апробовано методичні підходи щодо використання комплексу фізіолого-біохімічних ознак листків і рівнів акумуляції в них важких металів у віально зростаючих деревних рослин для використання в фітоіндикації якості середовища індустріальних міст Донбасу.

Визначено генотипічні особливості стійких дерев тополі канадської, перспективних для клонової селекції газостійких форм. Виявлено генотипічні особливості плюсових дерев сосни звичайної, перспективних для насінного розмноження і лісовідновлення за умов техногенних екотопів.

Основні положення, які виносяться на захист. Специфічність впливу полутантів на рослини проявляється при обробці їх окремими речовинами, емісії ж різних промислових виробництв викликають скоріше неспецифічні, ніж специфічні зміни у рослин.

Емісії промислових виробництв не тільки прямо пошкоджують асиміляційні органи рослин, а впливають на них і опосередковано через активацію процесів перекисного окислення ліпідів біомембран клітини.

Адаптивні зміни фенотипу деревних рослин у стресових умовах техногенних екотопів супроводжуються компенсаторними модифікаційними змінами каталітичних властивостей лабільних ферментних систем, але ці зміни не фіксуються в ході онтогенезу.

Популяції рослин, що зазнають хронічного пошкоджуючого впливу емісій промислових підприємств або спонтанно розвиваються на відвалах гірничорудних кар'єрів з фітотоксичною породою, мають менший рівень генотипічної різноманітності, ніж природні популяції.

Викиди хімічних і металургійних виробництв не тільки пригнічують і пошкоджують популяції лісоутворюючих порід, зокрема, сосни звичайної, але також сприяють підвищенню частоти трапляння мутацій, порушенню сегрегації алелів у насінному потомстві рослини.

Стійкість рослин до емісій промислових виробництв визначається, більшою мірою, системою збалансованих генів, ніж рівнем індивідуальної гетерозиготності.

Апробація роботи. Матеріали дисертаційної роботи представлялись і обговорювались на 19 наукових, науково-технічних і науково-виробничих конференціях, з'їздах, нарадах і симпозиумах, у тому числі: на 2 міжнародних (Воронеж, 1989; Кривий Ріг, 1993), на 8 всесоюзних (Ленінград, 1981; Звенигород, 1984; Таллінн, 1984; Каунас, 1986; Москва, 1987; Петрозаводськ, 1989; Дніпропетровськ, 1990; Севастополь, 1991), на республіканських (Донецьк, 1976; 1984; 1990; Київ, 1979; Уфа, 1986; Жданов, 1987), на загальних річних зборах Відділення загальної біології АН України (Київ, 1991), на розширеному засіданні Ради Українського товариства фізіологів рослин (Донецьк, 1991), на II з'їзді Товариства фізіологів рослин України (Київ, 1993).

Особиста участь автора полягала у постановці мети і завдань досліджень, розробці практичних шляхів їх вирішення, а також конкретних програм і планів досліджень, виборі об'єктів досліджень і закладці експериментів, польових дослідів і пробних площ, освоєнні і використанні необхідних методів і методик досліджень. Лабораторно-аналітичні роботи і статистична обробка експериментальних даних виконані самим автором або при його безпосередній участі як виконавця і керівника робіт. В спільних публікаціях особистий вклад автора є основним.

Публікації. Основний зміст дисертації опубліковано в роботах загальним обсягом 21,3 друкованих аркушів.

Структура та обсяг роботи. Дисертація складається з вступу, 10 глав, загальних висновків та списку використаної літератури (547 джерел, з них 222 - іноземних). Загальний обсяг роботи 519 сторінок, у тому числі 461 сторінки основного тексту, 90 таблиць, 35 рисунків.

З М І С Т Р О Б О Т И

І. ПРИРОДА АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦІАЛУ РОСЛИН, ЯКІ РЕАЛІЗУЄТЬСЯ
В УМОВАХ ТЕХНОГЕННО ЗАБРУДНЕНОГО СЕРЕДОВИЩА

На підставі літературних даних і власних висновків розглядаються основи формування і реалізації адаптивного потенціалу рослин за умов техногенних екотопів.

Стратегія адаптації живих організмів та біологічних систем, яка вивчається на всіх рівнях розвитку живої матерії - від молекулярного до біосферного - розглядається біологами в основному тільки у відношенні пристосованості їх до природних факторів середовища. Техногенне забруднення, що діє в локальних масштабах на рослини як лімітуючий фактор середовища, має ряд специфічних екологічних особливостей. Головна відмінність фактора забрудненості оточуючого середовища від ґрунтово-кліматичних факторів полягає у тому, що рослини, як і інші живі організми, не потребують його впливу, але, оскільки вони є відкритими системами, вимушені взаємодіяти з полутантами. На відміну від ресурсних абіотичних факторів, стресовий вплив яких при гіперпессимальних і гіпероптимальних рівнях є нетривалим, емісії промислових виробництв можуть негативно впливати на рослини на протязі всього онтогенезу. При цьому рослинам доводиться взаємодіяти з дуже широким спектром хімічних речовин, часто - з синтетичними ксенобіотиками, аналоги яких, як правило, дуже рідко зустрічаються у природі.

Концепція газостійкості сучасних вищих рослин побудована як на експериментально доведених, так і на теоретично обґрунтованих положеннях, але вони ще потребують перевірки.

Ця концепція має такі основні положення:

- газостійкість рослин багато в чому визначається анатомо-морфологічними особливостями будови їх асиміляційних органів, які скоріше пасивно, ніж активно обмежують швидкість надходження токсичних газів в життєво важливі центри клітини (Ніколаєвський, 1979);

- газостійкість може бути реліктовою, відбиваючи колись широко розповсюджену метаболічну стійкість рослин до оксидів сірки та сірководню, що містилися у давній атмосфері Землі (Шевякова, 1979);

- газостійкість сполучена з другими видами стійкості, які виробилися у рослин в процесі еволюції до екстремальних факторів природного середовища (Ніколаєвський, 1969; Тарчевський, 1969; Ількун, 1971; Тарабрін, 1974);
- газостійкість рослин визначається емністю їх катіонно-аніонного обміну, здатністю підтримувати динамічну рівновагу балансу катіонів і аніонів за умов забрудненого середовища (Ількун, 1971);
- газостійкість рослин визначається їх преадаптаційними можливостями: фенотипічною реалізацією латентних функцій та нових адаптивних зв'язків (Кулагін, 1978);
- газостійкість рослин визначається постадаптивними механізмами, які складають потенціальний резерв їх здатності пристосовуватись до не діючих в даний період екстремальних факторів природного середовища (Тарабрін, 1981);
- газостійкість рослин може забезпечуватись механізмами надійності клітини та цілого організму (Гродзінський, 1983);
- газостійкість рослин обумовлюється здатністю рослин та їх клітин нейтралізувати і та детоксикувати шкідливі речовини аж до ендогенних метаболітів (Угрехелідзе, 1973; Дурмішідзе, 1975; Коршиков, 1981).

Ця остання здатність рослини виробили в ході тривалої еволюції у біогеоценозах, захищаючись від легких речовин, які виділяються живими організмами та неживою природою і, як вважають В.А.Медведев і В.П.Тарабрін (1977), можуть використовувати для захисту від впливу подібних за хімічним складом інгредієнтів техногенно забрудненого середовища. Не виключено, що токсичні речовини, які надходять в клітини рослин, включаючи і полетанти, індукують включення механізмів захисту клітини від дії подібних за хімічною природою ендогенних токсинів, що утворюються в ній при стресових навантаженнях, викликаних абіотичними та біотичними факторами. Іншими словами, детоксикація речовин екзогенної природи може відбуватися тими ж шляхами, що і нейтралізація метаболічних ядів та стрес-токсикантів, які ендогенно утворюються в клітині. Одним з підтверджень цієї думки є те, що в трансформації чужерідних речовин, які надходять у рослинні клітини, використовуються ті ж ферментні системи, що здійснюють перетворення подібних за хімічною природою кінцевих або вторинних метаболітів клітини (Угрехелідзе, 1976; Коршиков, 1981;

Дурмішідзе та ін., 1988).

Підтвердженням цього є також здатність рослин нейтралізувати окремі чужерідні органічні речовини шляхом кон'югації з використанням для цього тих же метаболітів, що й при зв'язуванні кінцевих продуктів метаболізму.

Рослини мають такі захисні системи, які запобігають розвитку патології, зокрема активації перекисного окислення ліпідів (ПОЛ) біомембран внаслідок прямого або опосередкованого впливу стресових факторів. Не виключено, що ці системи мають першорядне значення в реалізації механізмів стійкості рослин при хронічному впливі помірно токсичних концентрацій полутантів.

Техногенне забруднення оточуючого середовища різними хімічними речовинами, очевидно, є для рослин не стільки якісно новим, скільки кількісно значущим фактором, тобто таким, що суттєво перевищує можливості механізмів стійкості. Надходження в надземні органи рослин токсичних синтетичних речовин як за обсягом, так і за часом дії значно перевищує поглинання рослинами не потрібних речовин природного походження. Токсичними залежно від концентрації можуть бути будь-які речовини, у тому числі і життєво необхідні, як, наприклад, аміак. Адаптація рослин до впливу полутантів можлива, очевидно, лиш у вузькому діапазоні концентрацій та за певних умов зовнішнього середовища, коли природно-кліматичні фактори не створюють додаткових стресових ситуацій для рослин.

Вивчення захисно-приспосувальних механізмів, спрямованих на збереження цілісності онтогенезу рослин в умовах забруднених територій важливо як з теоретичної, так і з практичної точки зору в зв'язку з необхідністю збереження видової різноманітності ценозів, складання довгочасних прогнозів їх розвитку та продуктивності, а також визначення їх здатності до самовідновлення. Оскільки факторам зовнішнього середовища відводиться роль індукторів або тригерів (Медніков, 1987), каналізуючих видоспецифічні фенотипічні модифікації в межах генотипічної норми (Лодкіна, 1983), важливо знати також як впливає аеротехногенно забруднене середовище на реалізацію адаптивної норми рослин.

Фенотипічні модифікації рослин за екстремальних умов техногенних екоотопів, напевне, можуть бути двоюкої природи: пов'язані з підвищенням функціональної значущості захисних

механізмів цілої рослини і окремих її органів, а також пов'язані з підвищенням ефективності використання ресурсних факторів середовища. "Вимушеною платою" за адаптацію до цих умов можуть бути зменшення біомаси та скорочення тривалості життя деревних рослин (Кулагін, 1985). Поліваріантність реалізації онтогенезу рослин (Сабінін, 1963; Жукова, 1983), яка можлива тільки в першій період домінування ростових процесів (Хохряков, Мазуренко, 1991), залишається не вивченою навіть у найбільш цінних лісових порід та видів-виділяторів лісових екосистем, що зазнають впливу емісій промислових виробництв протягом тривалого часу. Дивальний незавершений ріст деревних рослин (Уранов, 1979) сприяє постійному збільшенню поверхні зіткнення чутливих асиміляційних органів їх з забрудненим середовищем. Очевидно, адаптивні зміни у деревних рослин в ході онтогенезу направлені на зменшення ступеня контактності надземних органів з забрудненою атмосферою. Це досягається за рахунок формування малооб'ємних, щільно зімкнених, слабо продуваних крон, очевидно, внаслідок збільшення метамерної мішливості та регенераційної здатності вегетативних органів і в проявленні розмірної і структурної поліваріантності онтогенезу, що реалізується через активацію та концентрацію в просторі меристем.

Однією з біологічних особливостей деревних рослин є те, що протягом всього життя вони не тільки ростуть, але водночас, образно кажучи, вмирають (Хохряков, Мазуренко, 1991). Баланс росту і відмирання багато у чому визначає хід онтогенезу рослин в екстремальних умовах техногенних екотопів. У чутливих видів цей баланс може бути зміщеним у бік відмирання, що призводить до формування нехарактерних для виду змінених біоморф. Поліваріантність темпів розвитку, яка реалізується через прискорений, нормальний і уповільнений розвиток, вторинний спокій, реверсії в більш молодий стан внаслідок омолодження (Жукова, 1986), чергування і повторювання цих динамічних класів, очевидно, можливі і в ході індивідуального розвитку рослин в умовах техногенних екотопів. Як прояв ритмологічної поліваріантності онтогенезу (Заугольнова та ін., 1988) слід розглядати зрушення фенотипічного стану у деяких видів рослин, які сприяють уникненню критичних періодів і завершенню інтенсивних ростових процесів у більш сприятливі періоди вегетації, які Ю.З.Кулагін (1974) розглядав як прояв "фенотипічної

форми димостійкості". Опадання пошкодженого газами листа і повторне його появлення на протязі одного вегетаційного періоду, очевидно, можна розглядати як окремий прояв загальної властивості рослин - квантованості і автономності росту в метамерній організації пагона (Магомедмірзаєв, 1990).

Якщо фенотипічні зміни рослин в екстремальних умовах техногенних екотопів до певної міри описані, то взаємозв'язок їх з фізіолого-біохімічними змінами, які відбуваються при цьому, практично не досліджені. А це один з основних ключів для розуміння інтегрованості адаптивних реакцій рослин в умовах неоекотопів.

Актуальним є вивчення не тільки механізмів, які забезпечують реалізацію життєвого циклу та завершеного онтогенезу у рослин техногенних екотопів, але також і механізмів, що сприяють збереженню вже існуючої організації біологічних систем. На популяційному рівні це завдання конкретизується як з'ясування факторів та умов їх генетичної стійкості і генетичної спадковості нових поколінь в умовах дуже мінливого забрудненого середовища.

Фактори техногенно забрудненого середовища в локальних масштабах можуть викликати ломку всталених популяційних структур багатьох видів рослин. Однак про характер цих змін судити, ґрунтуючись лише на класичних біологічних методах урахування мінливості кількісних ознак (фенів), досить складно через недостатню інформативність останніх (Айала, 1984; Алтухов, 1989). В той же час методи аналізу білкового поліморфізму, які дозволяють зробити якісний стрибок в дослідженнях генетичних процесів у природних популяціях, фактично ще не знайшли належного застосування у вивченні популяцій рослин, що зазнають стресового впливу забрудненого середовища. Вивчення біохімічного поліморфізму дуже важливо для розуміння як механізмів адаптації, так і еволюції виду в неординарних умовах техногенно забрудненого середовища. На думку Ю.П. Алтухова, "питання про сенс і значення біохімічного поліморфізму сьогодні є центральним в генетиці природних популяцій" (Алтухов, 1989, с.71).

Забруднення оточуючого середовища чужерідними токсичними сполуками викликає невідповідність оптимального функціонального стану у певної найбільш чутливої частини генотипу популяцій, і якості середовища. З генетичної точки зору актуальним в таких дослідженнях є вивчення спрямованості і величини зміни фактичної

алозимної гетерозиготності, тобто з'ясування напрямку дії природного добору, тиск якого посилюється токсичною дією полутантів. Такі дослідження важливі також для розуміння значення рівня індивідуальної гетерозиготності, перш за все по локусах, які кодують синтез ферментів, каталізуючих реакції трансформації полутантів, або таких, що захищають клітину від активації ПОЛ в механізмах стійкості рослин до полутантів. Можна очікувати, що дія полутантів на фенотипічні прояви генів, які контролюють синтез поліморфних ферментів, як і у випадку дії ресурсних факторів середовища, буде неоднозначною (Полякова, 1985) і залежатиме від генотипічних особливостей рослин. Паралельні дослідження індивідуальної алозимної мінливості та мінливості кількісних морфоанатомічних і фізіолого-біохімічних ознак дозволяють з'ясувати ступінь сполученості моногенної та полігенної мінливості і значення моногенної мінливості у фенотипічній реалізації ознак, важливих для адаптації рослин за умов техногенних екотопів.

2. ОБ'ЄКТИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Вибір об'єктів дослідження визначався відповідно до мети і завдань роботи. При вивченні адаптації деревних рослин в ході онтогенезу до жорстких умов техногенних екотопів основним об'єктом була тополя канадська (*Populus deltoides* Marsh.). Цей вид найчастіше трапляється на території різних промислових підприємств Донбасу і належить до найбільш довговічних і життєстійких порід. Вивчення морфометричних та фізіолого-біохімічних показників проводили на особинах тополі канадської, що росте на територіях і в санітарно-захисних зонах найбільших промислових підприємств Донбасу: Авдіївського коксохімічного заводу (АКХЗ), Донецького коксохімічного заводу (ДКХЗ), Макіївського металургійного комбінату (МКК), Донецького металургійного заводу (ДМЗ), Микитівського ртутного комбінату (МРК), Дзержинського фенольного заводу (ДзФЗ), Костянтинівського цинкового заводу (ЦЗ). Вивчали також міські насадження тополі канадської, які розташовані в одному з найчистіших районів м. Донецька (сквер "Победа") і розглядали їх як рослини умовного контролю, що зростають за умов практично фонового забруднення. Едафічні умови не лімітували нормального розвитку рослин. У

кожному варіанті досліду маркували від 20 до 40 18-25-річних особин, хоча зустрічались окремі особини віком більше 30 років. Для фізіолого-біохімічних аналізів використовували 3-4 листки однорічного приросту бокових гілок. Листки відокремлювали окремо з кожної рослини тополі канадської та інших видів рослин в середній частині крони з боку джерела емісії протягом 1-2 днів.

Фенотипічну різноманітність тополі канадської, що виживає за найбільш екстремальних умов промислових виробництв, порівняно з міськими парковими насадженнями, визначали на підставі електрофоретичного аналізу 8 ферментних систем в листових зачатках термінальних бруньок у період спокою рослин. Було вивчено 195 дерев. Дослідження стабільності компонентного складу ферментів листових зачатків у період спокою рослин проводили на протязі кількох календарних років: пероксидазу (PO, К.Ф. I.II.I.7) вивчали на протязі трьох років, супероксиддисмутазу (SOD, К.Ф. 1.15.1.1), орто-дифенолоксидазу (COG, К.Ф. 1.13.11.1), каталазу (CAT, К.Ф. I.II.I.6) - двох років, а малатдегідрогеназу (MDH, К.Ф. 1.1.1.37), естеразу (EST, К.Ф. 3.1.1.1), глутаматдегідрогеназу (GDH, К.Ф. 1.4.1.2), аспартатамінотрансферазу (GOT, К.Ф. 2.6.1.1) - одного року (січень-грудень). Паралельно досліджували зміни компонентного складу ферментів в листових зачатках в залежності від ступеня впливу на рослини емісії окремих виробництв.

Порівняльні відмінності індивідуальної та групової стійкості тополі канадської визначали не тільки за оцінок стану рослин в натурних насадженнях, а також і за стійкістю їх вегетативного потомства до домінуючого інгредієнта забруднення повітря - сірчистого газу. Для цього з однорічного приросту бокових пагонів тополі канадської в період спокою нарізали живці (30-40 см), які вкорінювали на поживній суміші Гельрігеля. Через три місяці після появи на них листків їх фумігували сірчистим газом в спеціальній стаціонарній камері об'ємом 1 м^3 (тривалість фумігації в потоку повітря - 4 години), що сконструйована за схемою В.А.Попова, Г.М.Негруцької (1974). В цій же камері проводили лабораторні досліди з фумігації токсичними газами інших видів рослин. В кожному варіанті досліду використовували від 4 до 6 вегетативних посудів з 6 живцями. Контрольні рослини знаходились в тому ж приміщенні поряд з фумігаційною камерою. Пошкодженість листків сірчистим газом оцінювали через добу після

фумігації, визначаючи відсоток або бал (за 10-бальною шкалою) ушкодження на кожному з 24-36 живців.

Для з'ясування відмінностей в стійкості до сірчистого газу та важких металів потомства трав'янистих рослин природних і техногенно забруднених територій збирали насіння 16 видів найбільш розповсюджених злаків, що спонтанно заселяють ці території. На протязі одного вегетаційного сезону збирали насіння в субпопуляціях, які формуються на покинутих ділянках, що довго не використовувались в промислово-транспортних цілях старих промислових виробництв, а також на відвалах вугільних шахт та ртутного комбінату. Найбільш життєздатним було потомство бромопсису безостого (*Bromopsis inermis* L.), схожість його насіння становила 90-96%. Стійкі субпопуляції цього виду трапляються на територіях різних промислових підприємств поблизу основних джерел емісій. Із насіння бромопсису безостого на поживній суміші Гельрїгеля вирощували рослини, які через 21 добу фумігували протягом 4 годин пошкоджувачими концентраціями сірчистого газу ($2 \cdot 10^{-4}\%$ і $1 \cdot 10^{-3}\%$). Через добу після фумігації визначали ступінь пошкоженості кожної рослини. Для цього вимірювали довжину пошкодженої частини першого і другого листків і відносили її до загальної довжини відповідного листка. Металостійкість потомства бромопсису безостого до сірчанокислих солей міді та цинку вивчали методом кореневого тесту (Wilkins, 1978), на безфосфатній поживній суміші в модифікації Н.В.Алексєєвої-Попової та ін. (1984). В кожному варіанті експерименту досліджували від 61 до 150 рослин.

Адаптивні компенсаторні біохімічні зміни в листках рослин тополі кан-дської різних екотипів вивчали на виділених і очищених методом гел-фільтрації (на колонках сефадексів G-50 і G-100) препаратах пероксидази. Для цього використовували середні проби з листків, які відбирали із заводських і міських рослин в другій половині вегетаційного сезону. Зміни властивостей пероксидази в листках потомства бромопсису безостого з різних техногенних екотипів і перелогового степу ботанічного саду вивчали на препаратах пероксидази, які виділяли з 2-3-го листків 100 особин 28-денного віку в кожному варіанті досліду. Питому активність пероксидази з різними субстратами для розрахунків кінетичних характеристик визначали спектрофотометричним методом на "Spekoi-II". Реакційні суміші для різних субстратів готували на

буферних сумішах, при цьому застосовували співвідношення компонентів, запропонованих M. Mader et al. (1977).

Фенотипічну різноманітність субпопуляцій рослин, що спонтанно заселяють відвали ртутного комбінату, вивчали на прикладі підбілу звичайного (*Tussilago farfara* L.). Було відібрано і промарковано 19 субпопуляцій цього виду на відвалах та кар'єрах ртутного комбінату і поблизу них, а також на промайданчиках комбінату і на відстані 1 км від джерела емісій металургійного комбінату. Кожна мікропопуляція займала площу близько 10-30 м², відстань між ними складала не менше 150 м по прямій, а між найбільш віддаленими - близько 7 км. Відмінності між субпопуляціями підбілу звичайного за фенотипічним складом визначали шляхом аналізу ізозимного складу GOT, GDN, SOD та діафрази (DIA, К.Ф. 1.6.4.3). В кожній субпопуляції вивчали, як правило, не менше 10 рослин.

Популяційно-генетичні дослідження проводили на сосні звичайній (*Pinus sylvestris* L.) з двох географічних районів: півдня ареалу та його центру (Уралу). На півдні ареалу в 1988 році було закладено 5 пробних площ в штучних та природних насадженнях, які зростають на другій піщаній терасі річки Сіверський Донець в районі агломерації Рубіжне-Сіверодонецьк. Пробні площі А, Б, В, Г закладено в природних вторинних субпопуляціях залишкових борів Кременського лісу, що являють собою чисті сосняки III-IV класу віку, III-IV бонітету. Пробні площі А, Б, Г знаходяться на відстані відповідно 0,3; 2 і 15 км від території Сіверодонецького виробничого об'єднання (СВО) "Азот" та заводу "Остеклопластик". Пробна площа В розташована на відстані 2 км від виробничого об'єднання (ВО) "Краситель" м. Рубіжне. Морфометричні характеристики визначали для кожної рослини, мінливість фізіолого-біохімічних показників хвої другого року життя вивчали у вибірці із 20 особин в кожній з трьох пробних площ - А, Б, Г, а алозимний поліморфізм досліджували у 24-26 дерев кожної з п'яти пробних площ. Всього за 1988-1991 роки алозимна мінливість досліджена у 140 дерев. Вплив емісій металургійних заводів на популяційно-генетичну структуру сосни звичайної вивчали на прикладі уральських популяцій, що знаходяться в різній стадії деградації. Для цього використовували пробні площі, які закладено д.б.н. А.К. Махьовим (Інститут лісу УрВ РАН). Пробна площа К (умовно фоноровий рівень збруднення)

знаходиться посередені (30 км) між Нижньотаргільським металургійним комбінатом та старим мідеплавильним заводом (окраїна Єкатеринбурга). Пробну площу Т закладено у насадженні, що безпосередньо прилягає до металургійного комбінату, а площа Д - у 4 км від мідеплавильного заводу. На кожній пробній площі досліджено 24-25 дерев (усього 74 дерева) у віці від 70 до 100 років (в середньому близько 90 років).

Як молекулярно-генетичні маркери генотипів сосни звичайної використовували ізоферменти GOT, GDH, MDH, SOD, DIA, лейцинамінопептидази (LAP, К.Ф. 3.4.II.1), алкогольдегідрогенази (ADH, К.Ф. 1.1.1.1) та малік-ензима (ME, К.Ф. 1.1.1.40).

Гаметофітну та ембріональну смертність насінних зачатків сосни звичайної в маргінальних субпопуляціях та насадженнях вивчали за методикою М.Г.Романовського (1989). При вивченні мінливості морфометричних ознак сосни звичайної та інших видів деревних рослин керувалися положеннями та рекомендаціями, які розробив С.О.Мамаєв (1971).

У дослідках по вивченню ступеня стійкості рослин до окремих інгредієнтів техногенного забруднення середовища та емісії різних промислових виробництв, а також у практиці озеленення промислових підприємств Донбасу використовували 114 видів рослин.

Для екстракції ферментів із листків, листових зачатків, мегагаметофітів та зародків насіння з наступним електрофоретичним аналізом, як правило, використовували трис-гліциновий буфер рН 8,3 із захисною добавкою $5 \cdot 10^{-4}$ М ЕДТА. Вертикальні пластинки поліакриламідного гелю готували за В.Давіс (1965) в модифікації В.І.Сафонова, М.П.Сафонової (1971), електрофорез проводили на приладі ЕЛФ-2 конструкції К.А. Трувеллера, Г.Н. Нефедова (1974). Гістохімічне проявлення зон ферментної активності проводили за стандартними методиками (Серов и др., 1977; Shaw, Prasad, 1970; Scandalios, 1968; Vallejos, 1983).

Генетичний контроль ферментів сосни звичайної вивчали методом аналізу сегрегації алелів у гаплоїдних мегагаметофітах насіння окремих дерев (не менше 10 ендоспермів). Порушення сегрегації алозимів у гаплоїдних ендоспермах оцінювали за критерієм χ^2 . Алозимну мінливість потомства сосни звичайної визначали у зародках рослин (не менше 10 на одну материнську особину) по локусах GOT та GDH. Частоти алелів оцінювали у вибірках дорослих дерев та зародків, а також в ефективному пулі

пильку (батьківські алелі зародків).

При аналізі популяційної структури сосни звичайної використовували стандартні методи оцінки спостережуваної (H_0) та очікуваної гетерозиготності, індекса фіксації Райта (F). Відповідність спостережуваних розподілів генотипів дорослих дерев та зародків очікуваним при рівновазі Харді-Вайнберга тестували за допомогою χ^2 та G (Животовський, 1983). Для кількісної оцінки ступеня диференційованості (суб)популяцій сосни звичайної використовували показник генетичної складності (G) (Животовський, 1979) та генетичної відстані (D) (Ней, 1981).

Для визначення активності ферментів в органах рослин їх попередньо фіксували рідким азотом. Активність пероксидази визначали методом фотокolorиметрії з субстратом бензидином або спектрофотометрично на "Spekol-11" із субстратом гваяколом (Гавриленко и др. 1975). Активність орто-дифенолоксидази визначали з субстратом пірокатехіном або L-диоксифенілаланіном, а монофенолоксидази - з п-крезолом (Самородова-Біанки, Базарова, 1971). Для захисту поліфенолоксидази від інгибувчої дії окислених ендогенних фенолів, що виділяються при гомогенізації рослинних тканин, додавали полікапролактамовий порошок у відношенні 1:10, який готували за прописом Л.І.Літвиненко та ін. (1962). Активність супероксиддисмутази в рослинних екстрактах визначали спектрофотометрично на "Spekol-11" (Schulz, 1983). Визначення активності аланін- та аспаратамінстрансферази в асиміляційних органах рослин проводили спектрофотометрично з 2,4-динітрофенілгідразином на "Spekol-11" (Тиченко, 1978). Вміст білку в ферментних екстрактах визначали за допомогою кумесі G-250 яскраво-блакитного за M. Bradford (1976). Калібрувальні криві для розрахунку вмісту білку в екстрактах будували по бичачому альбуміну для кожного нового розчину барвника. Вміст сполук, які взаємодіють з 2-тіобарбітуровою кислотою (ТБК-активних сполук) визначали спектрофотометрично (Орехович, 1977). Кількісний вміст хлорофілу та суми каротиноїдів в асиміляційних органах рослин визначали спектрофотометрично на SF-26 або "Spekol-11" (Гавриленко и др., 1975). Загальний та білковий азот визначали мікрометодом К'ельдаля (Плешков, 1968), а небілковий - за різницею між ними.

Вміст ртуті в рослинних зразках та в ґрунті визначали методом безполум'яної атомноабсорбційної спектрофотометрії на

спектрофотометрі С-302 з додатковим обладнанням (реакційна колба з кулевидним розширенням та спеціальною голівкою, з'єднаною з поглинальною чарункою), зробленою за пропозицією американських дослідників (Hinkle, Crenshaw, 1975). Вміст міді та цинку в листках бромопсису безостого визначали атомноабсорбційним методом на "Hitachi-50". При фітоіндикаційних дослідженнях якості довкілля м.Маквіївки вміст важких металів та мінеральних елементів в листках дерев визначали спектральним методом в спеціалізованій лабораторії колишнього Міністерства геології СРСР в Інституті мінеральних ресурсів (м.Симферополь).

Статистичну обробку отриманих результатів проводили з використанням звичайних методів біометрії (Лакин, 1981) та методів, що використовують для аналізу популяційних даних про фенотипічні та алейні розподілення (Ли, 1978; Ней, 1981; Животовский, 1991).

В роботі використовували реактиви та ферменти фірм:

Reanal, Угорщина; Sigma, США; Serva, ФРН; Chemapol, ЧСФР; Merck, ФРН; Fluka, Швейцарія; Pharmacia, Швеція, а також реактиви вітчизняного виробництва кваліфікації х.ч. або ч.д.а. При необхідності реактиви додатково очищали.

3. ФІТОТОКСИЧНІСТЬ ІНГРЕДІЄНТІВ ТЕХНОГЕННОГО ЗАБРУДНЕННЯ СРЕДОВИЩА

На підставі власних спостережень і, частково, літературних даних, проаналізовано ступінь стійкості основних деревно-чагарникових порід (114) до дії викидів різних промислових підприємств Донбасу. Більш детально описано характер ушкоджень 40 видів деревних рослин, котрі було висаджено на території найбільшого в Європі коксохімічного заводу (АКХЗ). У 30 видів деревних рослин визначено здатність до повторного відростання листків після дефоліації, викликаній дією викидів коксохімічного заводу. У лабораторних експериментах з фумігації виявлено відносну чутливість деревних порід (32 види) до пошкоджуючої дії сірчистого газу, парів фенолу та формальдегіду. Виявлено види рослин, які відрізняються підвищеною толерантністю до дії емісії різних промислових підприємств та окремих інгредієнтів забруднення.

У лабораторних дослідженнях на двомісячних сіянцях

гіркогоштаня. звичайного та дуба черешчатого вивчали індивідуальний та комплексний вплив сірчистого газу, парів фенолу і піридину, а також катіонів важких металів (Fe^{2+} , Mn^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+}), солі яких за два тижні до фумігації вносили в поживну суміш. На підставі даних про пошкодженість листків сіянців можна відзначити синергізм дії фенолу і піридину, металів і піридину, сірчистого газу і піридину, сірчистого газу і фенолу, котрий особливо чітко проявлявся у менш стійкого гіркогоштаня звичайного. Три- і чотирикомпонентні суміші, як правило, викликають більші пошкодження листків сіянців обох видів, але вони не дорівнюють сумі ефектів при однокомпонентній їх дії. Встановлено також, що немає прямого зв'язку між зміною активності пероксидази та орто-дифенолоксидази (o-DFO) в листках і ступенем їх пошкоженості.

Характер і ступінь пошкоженості парами фенолу листків різних видів деревних рослин залежить від їх фізіолого-біохімічних особливостей. При обробці фенолом листків рослин, що мають високу пероксидазну і поліфенолоксидазну активність, вони набувають маслянистого темно-сірого кольору, а у рослин з невисокою активністю цих ферментів листки в'януть без зміни кольору. Для рослин з першим типом пошкодження листків характерні значно нижчі сублетальні рівні акумуляції фенолу (Коршиков, 1981).

Полярні за стійкістю і характером пошкодження листків парами фенолу ясен зелений та сумах оленерогий суттєво відрізнялися інтенсивністю трансформації фенолу як в самих листках, так і в гомогенатах та сумарних білкових препаратах, приготовлених з них. Відсутність активного окислення фенолу в листках стійкого сумаха оленерогого та, навпаки, дуже активне його окислення до летких продуктів в листках нестійкого ясеня зеленого з можливим утворенням більш токсичних інтермедіатів типу кінонів (Коршиков, 1981) складає головну відмінність в механізмах видоспецифічної пошкоджуючої дії цього токсиканта.

Знайдено також специфічні відмінності в трансформації індолу, опосередковані видовими фізіолого-біохімічними особливостями рослин. З листків нестійкого сумаха оленерогого, інфільтрованих 0,05% розчином індолу, виділено і ідентифіковано продукт його трансформації - 2,2'-біс(3-індоліл)-індоксил, який не утворювався в листках стійких до індолу видів (Меллведер,

Коршиков та ін., 1977). Листки стійких видів рослин, на відміну від нестійких, мали значну активність о-ДФО і пероксидази.

Таким чином, міжвидові відмінності у стійкості рослин до чужерідних фенолів та індолу генетично детерміновані їх біохімічними особливостями, що визначають інтенсивність і спрямованість окислювальної трансформації цих ксенобіотиків при надлишковому їх надходженні в клітину. Одні і ті ж види рослин помітно відрізняються за стійкістю до згаданих ксенобіотиків, а, відповідно, і за своїми адаптивними можливостями.

В плані вивчення потенційних механізмів стійкості рослин до техногенного забруднення середовища поряд з ксенобіотиками особливий інтерес мають важкі метали, що входять до складу нересурсних елементів, тобто таких, що не потрібні рослинам для нормального росту і розвитку. До цих елементів належить ртуть, за видобутком та виробництвом якої Донбас посідає одне з перших місць у Європі. Для розуміння механізмів стійкості до ртуті в зв'язку з кореневим і аерозольним надходженням її у рослини вивчали внутрішньоклітинний розподіл металу в листках дикоростучих рослин відвалів ртутного комбінату. В період інтенсивного росту трав'янистих рослин (досліджено 8 видів) основна кількість ртуті, що надходить в листки, локалізується в клітинних стінках (38-50%) і білковій фракції (33-42%). У процесі вегетації загальний вміст ртуті в листках різних видів рослин збільшувався в 2,6-5,3 рази. При цьому підвищення загального вмісту ртуті неадекватне початково встановленому характеру його розподілу у клітинних фракціях листків. Так, вміст ртуті за червень-липень порівняно з її вмістом у травні в клітинних фракціях листків різних видів рослин збільшився таким чином: клітинні стінки - в 2-3,4 рази, білкова фракція - в 1.1-4 рази, ліпідна - в 21 раз і водорозчинна - в 4-13 рази.

Подібний до вищих судинних рослин характер внутрішньоклітинного розподілу ртуті встановлено і для мочу чератодона пурпурового, який часто трапляється на відвалах ртутного комбінату. Помітне збільшення вмісту ртуті в ліпідній і водорозчинній фракціях листків в середині вегетації може бути пов'язане з обмеженими можливостями на рівні цілої рослини по захисту від надлишкового надходження ртуті і лімітованістю внутрішньоклітинних механізмів стійкості, перш за все ємністю компартментів і фондом речовин, здатних іміобілізувати токсичні

вільні катіони ртуті. Це припущення підтверджується лабораторним експериментом з горохом посівним, який вирощували на поживних сумішах з градієнтом концентрації хлориду ртуті. При цьому, як і у випадку з рослинами ртутного комбінату, у гороху посівного підвищення абсолютного і відносного вмісту ртуті в ліпідній фракції листків пов'язане з розвитком зовнішніх ознак їх пошкодження.

Таким чином, стійкість рослин визначається комплексом видоспецифічних захисних механізмів, які обмежують надходження чужерідних речовин в цитоплазму клітини і визначають напрямок та інтенсивність біотрансформації ксенобіотиків і нейтралізації катіонів важких металів.

4. НЕСПЕЦИФІЧНІСТЬ ЗМІН В АСИМІЛЯЦІЙНИХ ОРГАНАХ РОСЛИН ПРИ УШКОДЖУЮЧІЙ ДІЇ ПОЛЯТАНТІВ

Одним з основних дискусійних питань проблеми толерантності рослин до дії несприятливих факторів середовища залишається специфічність та неспецифічність відповідних реакцій рослин на їх пошкоджуючу дію (Генкель, 1989; Урманцев, Гудсков, 1985). Різноманітні за складом викиди різних промислових виробництв спричиняють схожі симптоми пошкодження асиміляційних органів деревних порід. Розвиток хлорозу листків - найбільш характерна ознака їх пошкодження помірно токсичними концентраціями полутантів. Руйнування хлорофілу може бути як наслідком прямої пошкоджуючої дії токсичних речовин на біомембрани хлоропластів, порушення міцності зв'язку хлорофіл-білкового комплексу, підкислення клітинного середовища (Забруднення ..., 1988), так і наслідком опосередкованої дії окремих токсичних газів через активацію ПОЛ (Shimazaki et al., 1980; Tanaka, Sugahara, 1981). Не виключено, що розвиток хлорозу листків рослин, які зазнають впливу емісій різних виробництв, певною мірою пов'язаний з неспецифічною активацією процесів нерекисного окислення ліпідів.

На прикладі модельних дерев тополі канадської, в різній мірі пошкоджених емісіями крупних виробництв Донбасу, вивчали розвиток хлорозу листків у динаміці. В листках найбільш пошкоджених рослин викидами КДЗ та НРК вміст хлорофілу зменшувався на 60-70%. З розвитком пошкодження листків відношення хлорофіл а/ хлорофіл б

частіше збільшувався, ніж зменшувався. У переважній більшості випадків в листках тополі канадської, пошкоджених викидами металургійних, коксохімічних виробництв, ртутного комбінату, цинкового та фенольного заводів, змінювалося співвідношення каротиноїдів за рахунок зниження вмісту β -каротину та підвищення рівня лютеїну. Розвиток пошкоджень листків емісіями супроводжується зменшенням в них вмісту неоксантину та віолаксантину і підвищенням вмісту ТБК-активних сполук (таких, що взаємодіють з 2-тіобарбітуровою кислотою). Активність супероксиддисмутази (СОД) в листках рослин промислових виробництв за весь період спостережень, за рідким виключенням, була нижча, ніж у рослин міського скверу (фонівий рівень забруднення). Реакція пероксидази листків тополі канадської на пошкоджучу дію емісій різних виробництв досить гетерогенна, що узгоджується з численними даними по інших породах (Grill et al., 1980; Schulz, 1980). Якщо відмінності у компонентному складі пероксидази зачатків листків термінальних бруньок у міських рослин і рослин промислових виробництв були незначними, то в листках цих порівнюваних груп вони були більш суттєвими. Помічено також відмінності у компонентному складі пероксидази в листках однієї вибірки рослин залежно від ступеню їх пошкодженості викидами конкретного виробництва. Однак ці відмінності менші, ніж ті, які виявлено при порівнянні вибірок рослин різних промислових виробництв, що, можливо, пов'язано зі специфічністю дії їх емісій. Як і у випадку з пероксидазою, відзначається специфічність у зміні ізозимного складу СОД листків рослин різних екоотопів. Ця специфічність проявляється як у зникненні, так і у появі нових ізоформ СОД в листках рослин, в різній мірі пошкоджених полікомпонентними емісіями. Зміни в компонентному складі поліфенолоксидази в листках тополі канадської, залежно від ступеню їх пошкодженості полікомпонентними викидами різних промислових виробництв, також не мають універсального характеру.

Пошкоджуюча дія парів фенолу викликає в листках укоріненних живців тополі канадської зниження вмісту хлорофілу та каротиноїдів, неоднозначні зміни в активності і спорадичні - в компонентному складі пероксидази, СОД та поліфенолоксидази, підвищення вмісту ТБК-активних сполук. Надлишкове накопичення ТБК-активних сполук в листках відбувається не відразу, а через 2-3 доби після фумігації і супроводжується зниженням питомої

активності СОД.

Надлишкове накопичення ТБК-активних сполук, що супроводжується зменшенням питомої активності СОД та пероксидази, відзначалось на 13-20 добу в листках вієса бородатого, котрий вирощували на поживній суміші з токсичними концентраціями важких металів.

Таким чином, емісії різних промислових виробництв, пари фенолу та солі ртуті, які викликають пошкодження листків рослин, опосередковано активуєть процеси окислювальної деградації мембран клітини. Ця активація починається не зразу, а при досягненні певного рівня патології мембран і супроводжується пригніченням такої захисної системи клітини, як СОД.

До неспецифічних реакцій рослин на вплив полутантів слід віднести передчасне старіння та опадання листків пошкоджених асиміляційних органів у деревних рослин. Мінімізація вегетаційного періоду, достроковий перехід у стан спокою деяких деревних порід можуть бути проявом фенотипічної стійкості. У більшості видів деревних рослин передчасне старіння пошкоджених емісіями коксохімічного заводу листків супроводжується, як правило, помітним (у 2-3 рази) підвищенням активності пероксидази. У п'яти видів деревних рослин встановлено неспецифічну спрямованість зміни ізозимного складу пероксидази: появі симптомів розпаду хлорофілу передую збільшення кількості ізоформ ферменту, а під час інтенсивного руйнування пігментів - зменшення кількості ізозимів. Інфільтрація висічок із стерилізованих листків розчином фенолу ($10^{-2}M$) помітно прискорює процес деградації хлорофілу, особливо у висічках з листків рослин коксохімічного заводу. Можливо, якісні та кількісні зміни пероксидази в старіючих листках пов'язані з її участю в процесах руйнування хлорофілу через систему: перекис водню \rightarrow феноли \rightarrow пероксидаза.

Таким чином, механізми, що забезпечують надійність захисту біомембран клітини як від прямого, так і від опосередкованого впливу полутантів, можуть мати вирішальне значення для адаптації рослин до техногенного забруднення середовища.

5. АДАПТАЦІЯ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ДО ТЕХНОГЕННОГО ЗАБРУДНЕННЯ СЕРЕДОВИЩА В ХОДІ ОНТОГЕНЕЗУ

Аналіз стану деревних рослин в зонах розсіювання емісій крупних виробництв Донбасу показує, що адаптація рослин в ході онтогенезу можлива лише у певних концентраційних інтервалах полутантів, гостра і хронічна дія яких не перевершує генетично детермінованої фенотипічної норми реагування виду на стресовий вплив абіотичних факторів природного середовища. Це добре простежується візуально при вивченні морфометричних характеристик рослин по трансекті факелу розсіювання викидів, де умовно можна виділити дві концентраційні зони забруднення: виживання і адаптації рослин. Стресовий вплив емісій коксохімічних і металургійних виробництва Донбасу викликає помітне уповільнення росту деревних рослин, а поблизу основних цехів цих виробництв напруженість стресових факторів є настільки значною, що у тополі канадської та деяких інших видів в ході онтогенезу відбувається зміна життєвої форми з формуванням малооб'ємних безштабових чагарникових рослин. При побудові кривих розподілу довжини міжвузля однорічного пагону у рослин міського скверу вони мають вид, близький до нормального, а для рослин зони виживання найбільш характерним є від'ємний ексцес, тобто у них ростові процеси затухають значно раніше.

У рослин зони виживання помітно зменшуються розміри листків, змінюється їх форма, знижується еластичність, збільшується частка сухої речовини на одиницю площі листкової пластинки. Ці пристосувальні морфологіологічні зміни пов'язані не тільки з оптимізацією водного режиму рослин, але і з збільшенням об'єму апопласту, де локалізується значна частина полутантів, що надходять в листки. У рослин зони виживання та адаптації порівняно з рослинами міського скверу формується значно менші за розміром термінальні бруньки бокових пагонів. Найбільш стійкі особини цих двох зон характеризуються більш високим вмістом хлорофілу та каротиноїдів, більш високою питомою активністю СОД і пероксидази в листових зачатках термінальних бруньок. В цілому у рослин техногенних екотопів активність СОД і пероксидази листових зачатків термінальних бруньок вища, ніж у рослин міського скверу. Треба відзначити, що на період вимушеного і органічного спокоев припадає найбільш високий рівень питомої активності пероксидази,

яка в листкових зачатках термінальних бруньок в десятки разів вища за таку в листках вегетуючих рослин. В результаті трирічних спостережень не встановлено будь-яких універсальних або суцього специфічних змін у компонентному складі СОД та пероксидази листкових зачатків термінальних бруньок рослин тополі канадської, що ростуть на промислових територіях та прилеглих до них територіях коксохімічних і металургійних виробництв, фенольного та цинкового заводів. У окремих рослин техногенних екотопів з'являються нові мінорні малорухливі ізоформи пероксидази, але вони не проявляються в наступні роки спостережень. Такі ізоформи також трапляються і в листкових зачатках термінальних бруньок міських рослин.

Вивчаючи сезонну динаміку зміни компонентного складу оксидоредуктаз (на протязі 3 років), глутаматдегідрогенази та аспартатамінотрансферази (на протязі 1 року) у тополі канадської за схемою: листкові зачатки термінальних бруньок в період спокою поточного року - листки в період вегетації - листкові зачатки в період спокою наступного року, мали на меті з'ясувати, чи фіксуються в листкових зачатках при переході до спокою ті зміни в компонентному складі ферментів, які відбуваються в листках у відповідь на вплив полутантів. Серед ізоензимів пероксидази, о-ДФО та СОД можна виділити дві групи: стабільно наявних в листках /листяних зачатках і частково або зовсім зникаючих. Індивідуальні відмінності в ізоимному складі оксидоредуктаз були властиві лише листкам рослин, в листкових зачатках термінальних бруньок такі відмінності не виявлено, за винятком малорухливих мінорних компонентів пероксидази. Компонентний склад глутаматдегідрогенази і аспартатамінотрансферази був сталим як в листках, так і в листкових зачатках і не змінювався в залежності від ступеня пошкодженості рослин. Суттєві зміни в морфогенезі тополі канадської, які проявляються в трансформації життєвої форми в ході онтогенезу за умов гострої стресової дії емісій коксохімічного заводу, не призводять до будь-яких певних фенотипічних модифікацій компонентного складу ферментів листкових зачатків термінальних бруньок. Флюктуючі зміни в компонентному складі оксидоредуктаз листків, напевне, пов'язані з оперативною реакцією рослин на пошкодуючий вплив емісій. Висока щорічна стабільність ізоимного складу ферментів листкових зачатків термінальних бруньок рослин, індивідуальний розвиток яких,

виключаючи кліматичний період, пройшов у жорстких умовах техногенних екотопів, свідчить про те, що структурні елементи компенсаторної адаптації не фіксуються при передачі інформації від листків до листових зачатків пагоноу. Це не виключає того, що експлуатаційна біохімічна адаптація рослин до еволюційно нових екологічних факторів, яким є аеротехногенне забруднення, може бути пов'язана з конформаційними змінами ласільних ферментів і відбивається на їх каталітичних характеристиках.

Підтвердженням такої думки можуть служити помітні відмінності в кінетичних характеристиках пероксидази листків генетично однорідних рослин тополі канадської, що росте на території різних виробництв. При дуже близькій молекулярній вазі (39,8-41,8 кД) очищених за допомогою гельфільтрації препаратів пероксидази, однорідності їх компонентного складу, вони помітно відрізнялись за константами Міхаеліса (табл. I). В цьому,

Таблиця I.

Константи Міхаеліса (K_m) для різних субстратів пероксидази, виділеної з листків тополі канадської різних місцевостей

Субстрати	Місцеположення рослин				
	Міський сквер	ДНХЗ	ДЗСЗ	ММК	КІЗ
Хлорогенова кислота	2,0800	-	0,4760	6,2650	-
Бензидин	0,0100	0,1700	0,0100	0,0030	0,0400
п-фенілендіамін	0,0015	0,0050	0,0039	0,0120	0,0060
Гванкол	0,0620	0,0250	0,0630	0,0760	0,0600
Перекис водню	0,0010	0,0042	0,0029	0,0006	0,0007

очевидно, проявляється як специфічність дії різноякісних емісій на листки рослин, так і компенсаторна адаптація фермента до цього впливу, яка, можливо, пов'язана з конформаційною рухливістю субстратів язучого участка його активного центра.

В зонах флуктуального впливу полутантів, від фонового до помірно токсичного, у окремих пластичних ядів рослин може виникати стійкість або зниження чутливості за рахунок ефектів своєрідного "загартування". Експерименти в фумігації сірчистим газом вкорінених ємців тополі канадської показали, що клони рослин техногенних екотопів (зони адаптації) більш стійкі до цього токсиканта, ніж клони рослин міського скверу. Клоні рослин техногенних екотопів відрізнялись від міських мезофитів розмірами листової пластинки, як правило, більш високим вмістом в них пігментів, підвищеною активністю оксидоредуктаз і підвищеною фотохімічною активністю ізольованих хлоропластів. Особливо відзначались клони материнських рослин, що росли на коксохімічному заводі середньої потужності. Через добу після фумігації шкідливими концентраціями сірчистого газу в листках клонів рослин техногенних екотопів накопичувалось менше ТБК-активних сполук і менш суттєво знижувалась вміст хлорофілу порівняно з листками клонів рослин міського скверу. Підвищену стійкість до парів фенолу мали клони рослин фенольного та коксохімічних заводів.

Підвищена стійкість до сірчистого газу і парів фенолу листків клонів рослин, адаптованих до умов техногенно забрудненого середовища, навряд чи пов'язана з розвитком будь-яких специфічних захисно-приспосувальних механізмів. Скоріш за все у клоновому потомстві тополі канадської реалізується онтогенетична "пам'ять" або, за П.А.Генкелем (1982), тривка модифікація у вигляді ксероморфної структури листків, яка властива материнським рослинам техногенних екотопів.

Адаптація деревних рослин в ході онтогенезу до стресових умов техногенних екотопів властива лише обмеженому числу видів, що мають широку амплітуду модифікаційної мінливості захисно-приспосувальних реакцій і пов'язана вона з морфобіохімічними змінами, гальмуванням ростових процесів та активацією метаболічних систем, які захищають клітину від надлишкового нагромадження нею ендогенних стрес-токсичних сполук.

6. ІНТЕГРОВАНІСТЬ АДАПТИВНИХ ЗМІН У ФІЛОГЕНЕЗІ РОСЛИН, ЩО СПОНТАННО ЗАСЕЛЯЮТЬ ТЕХНОГЕННІ ЕКОТОПИ

В розвитку уявлень про адаптивний потенціал рослин необхідно визначити значення онтогенетичної та філогенетичної програм адаптації до дії нересурсних факторів і, взагалі, до дії нового екологічного фактору, яким є техногенне забруднення середовища. Слід відзначити, що відвали гірничорудних кар'єрів являють собою унікальні потенційні екологічні ніші, де практично виключається дія такого потужного лімітуючого фактору розвитку рослинних угруповань, як конкуренція за простір, умови і ресурси. Заселення гірничорудних відвалів з високим вмістом у породі токсичних елементів можливе у першу чергу тими видами рослин, що не відрізняються топологічно фіксованими вимогами до умов середовища. На відвалах з фітотоксичною породою піонерні види можуть формувати стійкі моноценози, що довго зберігаються, оскільки сингенез рослинності в цих техногенних екотопах уповільнений в часі і просторі. Вважається, що види рослин, які мають широку амплітуду екологічної пластичності та високий ступінь експансивності, колонізують ці потенційні ніші без будь-якої особливої популяційно-генетичної диференціації. Однак деякі про генотипічну структуру та генотипічну різноманітність прилеглих до відвалів рослинних популяцій і тих, які формуються на відвалах, практично немає. Тим часом є багато свідчень про підвищену толерантність до важких металів рослин, що поселяються на збагаченій цими металами породі відвалів (Karatagliis, 1980; Miller, 1982).

Як об'єкт досліджень використовували підбіл звичайний, який заселяє відвали ртутного комбінату. Лабораторні досліди щодо визначення стійкості підбілу звичайного до впливу ртуті показали, що рослини одного віку з території ртутного комбінату значно перевершують за показником I_t (0,60-0,84) рослини субпопуляцій перелогового степу ботанічного саду (0,37-0,44). І це при тому, що коренезивна підбілу звичайного з техногенних екотопів первісно вміщує значну кількість ртуті (0,16-3,55 мг/кг). Порівняльні дослідження фенотипічної різноманітності 18 колоній підбілу звичайного на території ртутного комбінату і 14 - в природних екотопах прилеглих територій оцінювали за складом ізозимів 4 поліморфних ферментних систем: аспартатамінотрансферази,

глутаматдегідрогенази, супероксиддисмутази та діфрази. У першому випадку виявлено 14 ферментних фенотипів, а в другому - 18. На долю п'яти ферментних фенотипів в умовах ртутного комбінату прийшлося 83,6% досліджених рослин. В межах колонії різноманітність обмежувалась 2-3 фенотипами, а в чотирьох із них внутрішньої диференціації не виявлено. Це може свідчити скоріше про домінування вегетативного способу розмноження, ніж про інбридинг. Слід зазначити, що в одному кошику рослин підбілу звичайного колоній ртутного комбінату дозріває від 40 до 300 життєздатних насінин. У природних екотопах тільки в одній з 14 вивчених колоній підбілу звичайного не виявлено внутрішньої диференціації, а інших же колоніях кількість фенотипів складала від 1 до 8. Якщо розглядати колонії підбілу звичайного на території ртутного комбінату та в природних екотопах як складові елементи двох єдиних популяцій за показником подібності g спільних ферментних фенотипів і критерієм ідентичності I (Животовський, 1979), то вони помітно відрізняються: $g=75,96\%$; $I=160,55\%$. Ці показники, а також обмежена кількість та підвищена частота трапляння 5 із 14 виявлених ферментних фенотипів підбілу звичайного в умовах ртутного комбінату свідчить про жорсткий тиск селективного добору, який обмежує генетичну різноманітність виду, що спонтанно заселяє цей техногенний екотоп.

Насінне потомство підбілу звичайного, що спонтанно заселяє відвали ртутного комбінату, відрізнялось більш високою стійкістю до ртуті ($I_r=0,62-0,93$), ніж потомство рослин природних екотопів ($I_r=0,46-0,53$). При цьому в кошиках рослин техногенних екотопів знайдено велику кількість насіння, в середньому $187,66 \pm 28,86$ шт., тоді як у кошиках рослин перелогового степу їх було $118,69 \pm 18,85$ шт.

Формування металостійких колоній підбілу звичайного в умовах ртутного комбінату відбувається, очевидно, за рахунок відбору генотипів, що мають більш високу стійкість до ртуті. Про це свідчить той факт, що у вибірках насіння рослин природних екотопів зустрічалися такі, проростки котрих за величиною індекса толерантності до ртуті не поступалися найбільш стійким проросткам із насіння рослин ртутного комбінату.

Більш високу толерантність до сірчистого газу мало і насінне потомство бромонсису безостого, стійкі субпопуляції якого знайдено на покинутих ділянках поблизу основних цехів п'яти

крупних промислових виробництв. Насінне потомство бромопсису безостого на території цинкового заводу виявилось стійкішим не тільки до діоксиду сірки, але і до дії токсичних концентрацій міді та цинку - металів, що домінують у викидах цього заводу, порівняно з потомством рослин перелогового степу. На території металургійного комбінату поблизу доменних печей знайдено стійку субпопуляцію бромопсису безостого, насінне потомство котрої характеризувалось підвищеною стійкістю до впливу міді. При цьому 21-денні проростки бромопсису безостого, вирощені в умовах лабораторного дослідження із насіння рослин субпопуляцій металургійного комбінату та цинкового заводу, накопичували в корінні та листках менше міді та цинку, ніж такі ж проростки із насіння рослин популяцій перелогового степу.

Можна припустити, що більш висока стійкість насінного потомства окремих субпопуляцій бромопсису безостого техногенних екотопів до сірчистого газу і важких металів свідчить про досягнення цих субпопуляціями певного рівня генотипічної диференціації, яка відбивається в наслідуванні ознак підвищеної толерантності. Бивчення мінливості ізозимів двох поліморфних ферментних систем - аспартатамінотрансферази (GOT) і глутаматдегідрогенази (GDH) в 100 проростках бромопсису безостого, вирощених з насіння рослин кожної субпопуляції, підтверджує це припущення. В загальній вибірці із 500 проростків знайдено 12 фенотипів за складом ізозимів GOT/GDH. В потомстві всіх п'яти субпопуляцій домінує один фенотип Got-FF/Gdh-MF, частота трапляння якого коливається в межах 0,42-0,85. По всій сукупності (500 особин) вибірок на долю трьох фенотипів припадає 89,8% від їх загальної кількості. Потомство бромопсису безостого субпопуляцій техногенних екотопів достовірно відрізнялось за складом фенотипів GOT/GDH як між собою, так і від потомства рослин перелогового степу при попарному визначенні критерія ідентичності та показника подібності за Л.А.Кивотовським (1979). Суттєві відмінності між потомством субпопуляцій бромопсису безостого техногенних екотопів та перелогового степу за складом ферментних фенотипів GOT/GDH, очевидно, пов'язані як з ефектом основики, так і з ефектом проходження "шильця пляшки" у ході диференціації субпопуляцій.

Результати порівняльного аналізу фенотипічної різноманітності підбілу звичайного і насінного потомства бромопсису безостого

з популяцій природних та техногенних екотопів показують, що в екстремальних умовах збурядованого середовища структурна адаптація субпопуляцій іде за рахунок "стиснення" потенційної генотипичної мінливості. Це "стиснення" відбувається в основному за рахунок елімінування рідких фенотипів, більш характерних для природних субпопуляцій, із збереженням домінування найбільш розповсюджених фенотипів, тобто еволюція субпопуляцій в умовах техногенних екотопів іде із збереженням норми, а не значного відхилення від неї.

Мобілізаційний резерв популяцій базується не тільки на високій потенційній внутрішньовидовій генотипичній мінливості, а також і на еволюції модифікаційної норми за рахунок відбору індивідуальних одяотипних реакцій преадаптивного характеру, що продукуються нормоутворюючими генотипами (Шашкін, 1984). Імовірно, цим можна пояснити більш високу активність пероксидази в листках насінного потомства бромопсису безостого субпопуляцій техногенних екотопів, ніж в листках насінного потомства популяції перелогового степу, хоча кореляційний зв'язок між активністю пероксидази в листках і ступенем їх пошкодженості сірчистим газом був низьким: коефіцієнт кореляції за варіантами досліду коливався від $-0,17$ до $-0,32$. Пероксидаза, виділена (і очищена методом гель-фільтрації) з листків потомства бромопсису безостого різних субпопуляцій, значно відрізнялась за кінетичними характеристиками при ідентичності компонентного складу. У пероксидази потомства рослин техногенних екотопів відзначалася, як правило, підвищена спорідненість до *p*-фенілєндіаміну, хлорогенової кислоти та перекису водню порівняно з потомством рослин перелогового степу. Відмінності в кінетичних характеристиках пероксидази потомства субпопуляцій бромопсису безостого техногенних і природних екотопів свідчать про його неоднорідну функціональну структуру, в формуванні якої відбивається як філогенетичний, так і онтогенетичний адаптивний потенціал материнських рослин.

7. ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ ЗА УМОВ РІЗНОГО АЕРОТЕХНОГЕННОГО НАВАНТАЖЕННЯ

Вивчення внутрішньо- і мікпопуляційної мінливості моногенних і полігенних ознак, а також диференційованості генотипичної структури популяцій залежно від екологічних умов зростання

дозволяє помітно розширити теоретичні уявлення про адаптивний потенціал виду і підвищити ефективність вирішення практичних питань лісовідновлення і лісової селекції (Алтухов, 1989; Ирошников и др., 1989; Мамзев, Махнев, 1991).

Забруднювачі оточуючого середовища можуть впливати, як було показано раніше, на різні рівні організації живої матерії, включаючи генетичний. Деякі аспекти такої їх дії досить чітко можна простежити, використовуючи ізоферменти як молекулярно-генетичні маркери. Найзручнішим об'єктом, що дозволяє однозначно трактувати результати таких досліджень без проведення попередніх скреєдувань для вивчення генетики наслідування ізоферментів, є хвойні рослини (завдяки особливостям біології їх розмноження) і, зокрема, одна з основних лісоутворюючих порід – сосна звичайна. Перший етап досліджень передбачає описання ізоферментних систем в репрезентативній вибірці рослин. На зважаючи на те, що багато локусів, які контролюють синтез ферментних систем сосни звичайної, давно вивчаються і досить докладно описані, в досліджуваних маргінальних субпопуляціях сосни на південному сході України виявлено нові алелі локусів GOT і поліморфізм окремих локусів SOD (Коршиков и др., 1992), які раніше вважались мономорфними.

В лісонасадженнях сосни звичайної, які зазнають хронічного впливу азотмісних газів, що входять до складу викидів хімічних виробництв промзони Рубіжне-Сіверодонецьк, на протязі 2-3 років проводили дослідження порушення сегрегаційного співвідношення в мегагаметофітах насіння алозимних локусів, які контролюють синтез ключових ферментів азотного обміну. В загальній вибірці із 140 досліджених дерев промзони Рубіжне-Сіверодонецьк випадки порушення сегрегації алозимів по 3 або всіх 4 локусах GOT і GDH було виявлено у двох дерев зони стресу (0,3-2 км від промшайданчиків хімкомбінатів). В умовах фонових забруднень середовища (15 км) трапляються гетерозиготні дерева з порушенням розщеплення алозимів в мегагаметофітах насіння тільки по одному із локусів GOT і GDH. Протягом 1988-1990 рр. в загальній вибірці рослин проаналізовано 435 гетерозиготних локусів GOT та GDH і у 79 з них виявлено достовірне відхилення від очікуваного розщеплення алозимів в мегагаметофітах насіння, що склало 18,2%. Частоти порушень сегрегації алозимів в мегагаметофітах насіння материнських дерев помітно зростають за роками спостережень.

особливо у рослин зони стресу, але загальний процент аномального розщеплення алозимів в мегагаметофітах насіння як в окремі роки, так і за весь час спостережень, був завжди вище у рослин зони стресу, ніж у рослин зони фонового забруднення. Порушення сегрегації алозимів у різні роки спостережень трапляються, як правило, у одних і тих же деревах, тобто це аномальне явище є генетично детермінованим. Частоти порушень сегрегації алозимів в мегагаметофітах насіння молодих рослин були нижчі за такі у більш зрілих деревах.

Використовуючи метод електрофоретичного розділення ізоферментів гаплоїдних мегагаметофітів насіння хвойних порід, можна встановити рівень генних мутацій в популяціях на різних стадіях онтогенетичного розвитку рослин (Алтухов і др., 1983; Крутовский і др., 1986). В мегагаметофітах насіння сосни звичайної уральських та маргінальних популяцій знайдено всі описані раніше типи мутаційно-подібних подій (Дубинін і др., 1985), а саме: зміна електрофоретичної рухливості ізофермента, дуплікації (наявність двох алелів одного локуса) та нуль-алелі для локусів GOT і GDH. Частоти мутаційно-подібних змін в мегагаметофітах насіння рослин зони стресу склали за роки спостережень $1,62-3,31 \times 10^{-3}$ події на локус, а у зоні фонового забруднення — $0,94-0,99 \times 10^{-3}$. Близький рівень мутацій знайдено і в мегагаметофітах насіння рослин уральських популяцій — $0,74-1,65 \times 10^{-3}$ події на локус. В цілому рівень мутацій в ендоспермах насіння сосни звичайної, яка росте в зонах розсіювання емісій промислових виробництва агломерацій Рубіжне-Сіверодонецьк та Нижній Тагіл-Скатеринбург, на порядок вище, ніж визначений Ю.П.Алтуховим та ін. (1983) для природних популяцій, що не зазнають помітного аеротехногенного навантаження. Рівень мутацій, виявлений в уральських та маргінальних популяціях сосни звичайної, можливо, не відповідає істинному. Це пов'язано з тим, що для аналізу використовували тільки нормальне повнозерне насіння і виключали недорозвинене. Тим часом відомо, що у невикладкових вибірках індивідів з численними вадами мутації зустрічається частіше (Алтухов, Дуброва, 1982; Dubinin, Altukhov, 1979). У зародках насіння частоти мутацій на один тест-локус GOT та GDH були у 2,4-2,6 рази менші, ніж в мегагаметофітах насіння сосни звичайної, коефіцієнт відбору склав 59-62%.

У багатьох рослин сосни звичайної уральських та маргінальних популяцій часто ($10^{-1}-10^{-2}$ подій на локус) траплялись випадки

аномального ізоферментного складу глутаматдегідрогенази в мегагаметофітих насіння. На електрофореграмах замість однієї зони активності цього ферменту проявлялось від 2 до 5. Цей ефект було відкрито вперше і він спостерігався як у всіх проаналізованих ендоспермах насіння одного дерева, так і в частки насіння інших дерев. Помітно частіше він траплявся в субпопуляціях сосни звичайної промисли Рубіжне-Сіверодонецьк і зовсім не проявлявся в ендоспермах насіння Мушмур'їнської популяції Калузької області, де техногенне забруднення середовища відсутнє.

Відомо, що аномія може викликати синтез нових ізоферментів глутаматдегідрогенази в листках рослини (Кретович и др., 1972), але збільшення кількості зон активності цього ферменту в ендоспермах насіння рослини техногенних екотопів навряд чи пов'язане з ефектами позакореневої підкорки азотемісними газами. Скоріше за все це обумовлюється різним ступенем метаболічної блокованості глутаматдегідрогенази у насіння в стані спокою, оскільки в незрілому насінні в середині вегетації проявляються п'ять подібних зон активності цього ферменту. Рослинам, що зазнають впливу полутантів, очевидно, не вистачає енергетичних та речовинних ресурсів, необхідних для завершення повного циклу розвитку насіння і переходу їх у стан спокою. Внаслідок цього у певній частині насіння подовжується термін дозрівання або ж цей процес закінчується незверненням, незважаючи на те, що рослина перейшла у стан спокою.

При паралельному електрофоретичному аналізі ендоспермів та зародків насіння дерев, гетерозиготних по нуль-алелю локуса GOT-2, знайдено раніше не описаний для сосни звичайної ефект. У гетерозиготних по цьому локусу зародків був відсутній, при наявності нормальних батьківського та материнського алелів, гетеродимер - генний продукт міжалельної взаємодії. Цей ефект пов'язуємо з так званим перекриванням між гаплоїдним і диплоїдним експресуемими генотипами (Malkeley, 1990; Talkaleu et al., 1981). Суть цього перекривання полягає в тому, що у гаплоїдних гаметофітів можлива автономна експресія генів, яка не співпадає з такою у цих же генів спорофіта. Досить важко пов'язати різну експресію генів локуса GOT-2 у гаметофіта і спорофіта з впливом полутантів, оскільки гетерозиготи по нуль-алелю зустрічались не на всіх пробних площах маргінальних субпопуляцій.

У дорослих особин і в пулі батьківських гамет сосни звичайної

уральських і маргінальних субпопуляцій не відмічено генетичної інтеграції по локусах GOT і GDH, яка вперше описана В.А.Духарвим і Л.А.Животовським (1985) для 3-4 слабозчленених локусів естераз. В пулі батьківських гамет всіх деревостанів маргінальних субпопуляцій (N=2129) та уральських популяцій (N=724) спостерігається явний надлишок рекомбінантних гаплоїдів, що несуть другі алелі поліморфних локусів GOT-2, GOT-3 і GDH-A ($D_2C_2D_2$) і така ж нестача гаплоїдів, які несуть перші алелі цих же локусів. Цялок, якому властива домінуюча за частотом комбінаторика локусів GOT і GDH ($D_2C_2D_2$), як виявилось, найбільш життєздатний в зоні стресу, де частота її у 1,5-2 рази вища, ніж в пулі батьківських гамет рослин фонового рівня забруднення. Можна очікувати, що це призводить до зниження генотипічної різноманітності в насінному потомстві субпопуляцій сосни звичайної, що формуються в зонах підвищеного забруднення середовища.

Фактичні частоти зустрічавості генотипів поліморфних локусів GOT і GDH у зародках насіння сосни звичайної в маргінальних субпопуляціях на фонному рівні забруднення були найбільш близькі до теоретично очікуваних. У насінного потомства зони стресу домінували гомозиготні генотипи, що несуть другий алель всіх трьох досліджуваних поліморфних локусів.

Процеси адаптації рослин до умов техногенно забрудненого середовища не обмежуються тільки взаємодією генотип-середовище. Вони активно ідуть і на популяційному рівні. Одним із свідчень цього може бути мозаїчність генетичної структури субпопуляцій сосни звичайної в межах однієї промзони. Із 20 вивчених алозимних локусів сосни звичайної промзони Рубіжне-Сіверодонецьк тільки 4 виявились мономорфними, а у промзоні Єкатеринбург-Нижній Тагіл, відповідно, - 5 із 15. При аналізі алельних частот достовірна міжвбіркова гетерогенність між субпопуляціями зони стресу та зони помірного або фонового забруднення у дорослих дерев виявлена для алелів трьох локусів промзони Рубіжне-Сіверодонецьк та по одному локусу в промзоні Єкатеринбург-Нижній Тагіл. В пулі батьківських гамет частоти алелів локусів GOT і GDH в промзоні Рубіжне-Сіверодонецьк в крайніх вибірках відрізнялись в окремі роки по всіх 3 поліморфних локусах, в інші роки - тільки по 1-2, а в промзоні Єкатеринбург-Нижній Тагіл - тільки по одному поліморфному локусу. В обох районах досліджень подібна залежність

знайдена і при аналізі частот алелів цих локусів у зародків насіння.

Для більшості локусів в маргінальних субпопуляціях сосни звичайної спостережувана гетерозиготність була дещо вища за очікувану. Але в маргінальних та уральських субпопуляціях спостережуваний розподіл генотипів дорослих дерев по кожному локусу відповідав очікуваному згідно з співвідношенням Харді-Вайнберга. В цілому, визначений рівень алозимної мінливості в маргінальних субпопуляціях на південній межі ареалу сосни звичайної виявився помітно вищим, ніж в уральських популяціях (табл. 2). Рівень спостережуваної гетерозиготності в контрольній уральській популяції був досить близьким до того, який було раніше встановлено для популяції сосни звичайної Південного Уралу (Старова и др., 1991). Звичайно в дозрілих деревостанах хвойних порід спостерігається певний надлишок гетерозигот (Крутовский и др., 1988; Яновев, 1989; Гончаренко, Потенко, 1991), що і властиве маргінальним субпопуляціям (табл. 2), але достовірні відмінності зустрічаються не часто. В уральських популяціях (Д і Т), що деградує і розпадається під пошкоджувачим впливом викидів металургійних виробництв рівень спостережуваної гетерозиготності був достовірно нижчим від теоретично очікуваного. Дефіцит гетерозигот в цих популяціях, можливо, є проявом ефекта Валунда, коли внаслідок жорсткого відбору на заключних стадіях онтогенезу сосни в популяціях зберігаються дуже старі рослини, які представляють одну або декілька сімей. Звичайно, це припущення потребує більш ретельної експериментальної перевірки, але якщо воно знайде підтвердження, то може мати важливе значення для вирішення практичних задач лісовідновлення.

У зародків насіння сосни звичайної в маргінальних субпопуляціях в окремі роки та в уральських популяціях виявлено достовірний дефіцит гетерозигот по локусах G01-2 і G01-3 від теоретично очікуваного рівня. Характерно, що такого дефіциту не спостерігалось у зародків по локусу G01. Певного взаємозв'язку між рівнями гетерозиготності у зародків насіння та ступенем впливу полетантів на деревостани сосни звичайної не простежується.

У вибірках дорослих дерев сосни звичайної у Донбасі та на

Таблиця 2

Поліморфізм субпопуляцій і лісонасаджень (А1) сосни звичайної, на які різною мірою впливають емісії хімікомбінатів Донбасу (А-Г) та металургійних виробництв Уралу (К-Т)

Пробна / Від- пло- / стань щад- / до най- ка / ближчого / істочника емісій (км)	Доля поліморфних локусів по 5% критерію	Доля поліморфних локусів по 1% критерію	Кількість алелів на локус	Гетерозиготність		Індекс фіксації Райта H_e $F = 1 - \frac{H_e}{H_e}$
				спостерігаєма (H_o)	очікуєма (H_e)	
Маргінальні субпопуляції на південній межі ареалу						
А (0,3)	55,0	75,0	1,90	0,231±0,013	0,201±0,013	-0,149
А (0,3)	50,0	65,0	1,95	0,221±0,013	0,188±0,012	-0,176
В (2,0)	75,0	80,0	2,30	0,254±0,014	0,234±0,015	-0,107
В (2,0)	75,0	80,0	2,15	0,288±0,016	0,257±0,015	-0,121
Г (15,0)	60,0	80,0	2,10	0,272±0,016	0,237±0,015	-0,148
Уральські популяції						
К (30,0)	46,7	60,0	1,80	0,203±0,013	0,176±0,012	-0,153
Д (4,0)	40,0	40,0	1,60	0,156±0,012	0,173±0,012	0,089
Т (0,1)	53,8	60,0	1,87	0,155±0,012	0,163±0,012	0,051

Уралі не встановлено достовірних відмінностей за показником генетичної подібності r (Животовский, 1979) і генетичних відстаней D (Ней, 1981). Для зародків насіння рослин маргінальних субпопуляцій достовірні відмінності показника r були властиві деревостанам, що зазнають гострого впливу емісії хімікобінатів (А-В) та субпопуляції фонового рівня забруднення середовища (Г). Така ж залежність простежується і при аналізі пула батьківських гамет цих деревостанів. В уральських популяціях достовірні відмінності показника r виявлено тільки в одному випадку і стосувались вони статі батьківських гамет популяції (Т), що розпадається, а також контрольної популяції (К). В осок географічних районах досліджень найбільш суттєві генетичні відстані D , як правило, спостерігаються між популяціями зони стресу та фонового рівня забруднення. Причому це характерно не тільки для дорослої частини популяції, а і для зародків та пулу батьківських гамет. Таким чином, гострий вплив емісії хімічних та металургійних виробництв спричиняє зміни не тільки в генетичній структурі дорослої частини популяції сосни звичайної, але і в її насінному потомстві (зародках). Наслідком цього може бути невідновлення генетичного потенціалу природних популяцій сосни звичайної на забруднених територіях.

8. ОЦІНКА ПОШКОДЖЕНОСТІ ТА МІНЛИВОСТІ ПОЛІГЕННИХ ОЗНАК СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ В УМОВАХ ЗАБРУДНЕНОГО СЕРЕДОВИЩА

В процесі адаптивних перетворень полігенних систем в популяціях підвищується корелятивний зв'язок між окремими фенотипічними ознаками (Левонтин, 1978; Животовский, 1984). Тому в субпопуляціях сосни звичайної промзони Рубіжне-Сіверодонецьк вивчали як мінливість ряду кількісних морфометричних та фізіолого-біохімічних ознак, так і ступінь їх скорельованості. Амплітуда мінливості 26 ознак, що характеризуються морфометричними показниками, ступінь пошкодженості рослин емісіями, особливості репродуктивного процесу та якість насіння сосни звичайної мають різний рівень значень коефіцієнта варіації (CV) по пробним площам, який не вкладається в межі певних рівнів мінливості за шкалою С.О.Мамзєва (1972). Найбільш низькі значення коефіцієнта варіації були властиві такому розрахунковому показнику, як відношення товщини шишки до її довжини (CV=6-12%), а найбільш високі його

значення характерні для показника кількості пустого та недорозвиненого насіння в одній шишці ($CV=40-153\%$). Максимальний рівень мінливості серед багатьох проаналізованих показників був властивий рослинам пробної площі В, а мінімальний рівень для більшості з них характерний для дерев пробних площ А, А₁ і В.

Коефіцієнти кореляції між довжиною шишки та кількістю потенційно фертильних насінних зачатків; довжиною шишок та виходом повнозернистого, недорозвиненого і пустого насіння; кількістю потенційно фертильних насінних зачатків та кількістю повнозернистого, недорозвиненого і пустого насіння деревостанів сосни звичайної зони стресу були або несуттєвими, або значно нижчими за такі у деревостанів на фоновому рівні забруднення.

Комплексна оцінка методом векторних діаграм репродуктивного процесу у деревостанів сосни звичайної, що зазнають різного рівня аеротехногенного впливу, показує, що суттєві відмінності між ними проявляються у відношенні окремих ознак або їх груп, а не всієї їх сукупності.

У ході трирічних спостережень виявлено ряд цікавих феноменів. Зокрема, у найбільш пошкоджених емісіями хімікомбінату по виробництву азотних добрив рослин пробної площі А хвоя найдовша, а високий вміст в ній загального і небілкового азоту найбільш високий. В хвої другого року життя у рослин зони стресу також відмічено підвищену активність аспартат- та аланін амінотрансфераз. При цьому гомозиготні по локусу *GOT* рослини зони стресу мали більш високу активність аспартатамінотрансферази, ніж гетерозиготні по цьому локусу дерева. Усе це свідчить про активну метаболізацію хвоею рослин зони стресу азотемісних газів, які входять до складу емісій хімікомбінату.

Таким чином, в зонах гострого впливу полутантів корелятивний зв'язок між окремими кількісними фенотипічними ознаками у сосни звичайної скоріш руйнується, ніж зростає.

9. ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК МІЖ МІНЛИВІСТЮ ПОЛІГЕННИХ ОЗНАК І ГЕТЕРОЗИГОТНІСТЮ АЛОЗИМНИХ ЛОКУСІВ У СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ ЗА УМОВ ТЕХНОГЕННО ЗАБРУДНЕНОГО СЕРЕДОВИЩА

Пошук зв'язків між кількісними і моногенними (маркерами генів) ознаками залишається найактуальнішим завданням сучасної

генетики, особливо важливим як для вирішення теоретичних питань еволюції і таксономії, так і практичних проблем підвищення продуктивності та стійкості сільськогосподарських рослин та тварин (Созинов, 1935). Незважаючи на те, що дослідження такого роду зв'язків ведуться довго, а в останні роки — особливо інтенсивно, однозначних результатів все ж не отримано. Такі зв'язки, на думку В.П.Алтухова (1989), можуть підсилюватися в популяціях рослин, що ростуть в несприятливих екологічних умовах, і це пов'язується з підвищенням інтенсивності селективної елімінації генотипів.

Розрахунки коефіцієнтів кореляції між рівнем індивідуальної алосимної гетерозиготності і мінливістю кількісних ознак в деревостанах сосни звичайної промзони Рубіжне-Сіверодонецьк показали на відсутність тісного зв'язку між ними. Це може бути пов'язане з недостатньою кількістю особин у вибірках сосни звичайної в кожній пробній площі, а також зі складним характером досліджуваної залежності, яка може бути властивою лише невеликій кількості особин з певним діапазоном гетерозиготності. У зв'язку з цим загальну вибірку (понад 100 особин) близьких за віком рослин розбили на класи залежні від рівня індивідуальної гетерозиготності. Клас середньогетерозиготних рослин (0,250-0,300) виявився найбільш презентабельним. Цьому класу дерев властиві найбільш високі значення коефіцієнтів варіації кількісних ознак. У діапазоні від середнього до високого рівня гетерозиготності (0,500) простежується зменшення внутрішньогрупової мінливості кількісних ознак сосни звичайної. За показником схоронності хвої другого року життя, що досить однозначно характеризує ступінь стійкості рослин до емісій хімікомбінатів, середньогетерозиготні рослини у 2,5-3 рази переважали клас низькогетерозиготних дерев (0,100).

Для конкретизації уявлень про ступінь сполученості мінливості кількісних ознак з рівнем індивідуальної гетерозиготності було проведено регресійний аналіз. Криві регресії розраховувались тільки для тих діапазонів гетерозиготності, для яких коефіцієнти кореляції були близькими до теоретично очікуваного критерія Стьюдента або навіть вищі. Не вдаючись у детальний аналіз, можна відзначити, що залежність мінливості кількісних ознак у сосни звичайної від рівня індивідуальної гетерозиготності навіть в певних її діапазонах є складною і виражається різними нелінійними функціями.

Очевидно, індивідуальна стійкість рослин до дії емісій хімікомбінатів визначається не стільки підвищеною гетерозиготністю, скільки наявністю збалансованої системи генів, що забезпечують певну стабільність онтогенезу за цих несприятливих умов. На користь цього говорить і той факт, що плюсові дерева, найбільш стійкі до емісій хімікомбінатів, значно відрізнялись за рівнем індивідуальної гетерозиготності, а той факт, що насінне потомство (тримісячні рослини) цих дерев було більш стійким до дії діоксиду азоту, дозволяє використовувати насіння таких рослин для озеленення забруднених територій в цьому регіоні.

10. РОСЛИНИ В ІНДИКАЦІ ТА ОПТИМІЗАЦІ ТЕХНОГЕННО ЗАБРУДНЕНОГО СЕРЕДОВИЩА

Вперше в умовах Донбасу зроблено спробу визначити види деревних рослин та систему фізіолого-біохімічних показників їх листків для індикації якості міського середовища. Для пасивної біоіндикації використовували тополі Боле як найбільш розповсюджену породу в зелених насадженнях міст цього регіону. Вегетативний спосіб розмноження цього виду дозволяє зменшити ймовірний рівень варіабельності досліджуваних ознак з генетичних причин. В листках близьких за віком рослин, відібраних в 47 точках великого індустріального міста (м. Макіївка) визначали вміст хлорофілу, каротиноїдів, золи, ТЕК-активних сполук, активність розчинної та іоннозв'язаної фракції пероксидази і супероксиддисмутази. Отримані результати співвідносили до контрольних, які визначали у рослин фонового рівня забруднення (3 точки за межами міста). Зміни фізіолого-біохімічних показників в листках тополі Боле в умовах м. Макіївки мали осцилюючий характер з невисокою амплітудою мінливості ($CV=3-33\%$), що, можливо, пов'язано з високим фоновим забрудненням міського середовища. Для комплексної оцінки впливу міського середовища на змінення фізіолого-біохімічних показників листків тополі Боле використовували показник атипичності (Зайцев, 1984). Значущим цей показник був тільки у рослин, які ростуть на промйайданчиках металургійного комбінату, коксохімічного та цементного заводів, автозаправочної станції або поблизу них. Це свідчить про те, що для пасивної біоіндикації якості середовища індустріальних міст Донбасу використання тільки фізіолого-біохімічних показників листків деревних рослин досить

проблематично.

Для пасивної фітоіндикації якості міського середовища більш прийнятними показниками є нагромадження важких металів та інших хімічних елементів листками деревних рослин. В листках тополі Боле та ще 23 деревно-чагарникових порід, що ростуть в різних районах того ж індустріального міста, визначали накопичення 28 елементів (Si, Al, Ca, Na, Fe, Mg, Ba, Sr, Ti, P, Cu, Zn, Mn, Zr, La, Li, B, Pb, Ni, Ge, Cr, V, Sn, Tl, Y, Bi, Mo, Ag). Максимальні рівні нагромадження свинцю, що більше ніж у 6 разів перевищували контрольний, визначений для рослин Маріупольської лісної дослідної станції (МарЛДС), відмічено в листках тополі Боле, яка росте вздовж автострад з інтенсивним транспортним навантаженням. Щодо більшості важких металів, які входять до складу викидів металургійного комбінату, максимальні рівні накопичення встановлено в листках рослин, що ростуть не на промайданчику, а на території міста на відстані 3-5 км від заводу в напрямку пануючих вітрів. На підставі цих даних проведено кадастрову оцінку забрудненості середовища індустріального міста важкими металами. Однак для визначення контрольного стандарту якості природного середовища в умовах промислового Донбасу необхідно проведення спеціальних досліджень.

В наших дослідженнях виявлено біологічні особливості 24 видів деревних рослин за рівнем акумуляції в їх листках важких металів, шкідливих для здоров'я людини. Підвищена акумулююча здатність щодо елементів I класу шкідливості (ДОСТ 12.1.007.-76) була властива рослині звичайній, гіркокаштану звичайному та в'язу перистогіллястому, відносно елементів II класу шкідливості вона була властива вербі білій та рослині звичайній, а щодо III класу шкідливості - тільки рослині звичайній.

На підставі польових дослідів та спостережень уточнено асортимент стійких видів рослин для озеленення промайданів та санітарно-захисних зон промислових виробництв Донбасу з урахуванням їх акумулюючої здатності стосовно основних інгредієнтів забрудненого середовища.

ЗАГАЛЬНІ ВИСНОВКИ

I. У деревних рослин, інтродукованих у Донбасі, досить слабо проявляється видоспецифічність у стійкості до дії емісії різних

промислових виробництв. Розвиток найбільш характерної ознаки пошкодження листків - периферійного хлорозу у зонах розсіювання викидів хімічних, коксохімічних, металургійних (чорної), цинкового, ртутного та фенольного виробництв обумовлюється як прямим дією полутантів, так і опосередковано, через активацію в частково пошкодженій клітині процесів перекисного окислення ліпідів (ПОЛ). Це, як правило, супроводжується інгібуванням супероксиддисмутази і підвищенням активності пероксидази у листках.

2. Специфічність токсичної дії окремих органічних речовин, зокрема фенолів та іядолу, визначається не тільки інтенсивністю надходження їх парів в асиміляційні органи рослин, рівнями їх акумуляції, а також і швидкістю їх детоксикації, яка залежить від видових біохімічних особливостей рослин. Окислення чужорідних фенолів відбувається активніше в листках тих видів деревних рослин, які мають високу активність поліфенолоксидази. При цьому можуть утворюватися і накопичуватися продукти типу хінонів, що є більш токсичними, ніж поглинуті феноли.

3. Вживання деревних рослин в екстремальних умовах найбільш забруднених ділянок промайданів металургійних та коксохімічних виробництв забезпечується видовими особливостями у реалізації модифікованої фенотипічної норми під час незавершеного онтогенезу. У цих зонах виживають лише окремі види рослин з широкою амплітудою фенотипових модифікацій, як до формування нехарактерних кущоподібних форм. Під час індивідуального розвитку стійких видів деревних рослин, зокрема, тополі канадської у зонах помірного забруднення середовища емісіями крупних промислових підприємств можливо формування більш високої стійкості до основного інгредієнту - сірчистого газу, що зберігається й у клоновому потомстві цих рослин. Ці адаптивні зміни у тополі канадської пов'язані з більш високим вмістом хлорофілу, підвищеною активністю СОД і пероксидази в листках у період вегетації та в листкових зачатках термінальних бруньок у період спокою.

4. Пошкоджуючий вплив емісій промислових виробництв викликає ксерофітизацію листків, передчасне старіння та опадання асиміляційних органів у багатьох видів рослин. Опадання листків передре помітне підвищення питомої активності та розширення компонентного складу пероксидази.

5. У листі тополі канадської у період вегетації і у листяних

зачатках термінальних бруньок у період спокою рослин, що піддаються дії різноякісних викидів крупних промислових підприємств Донбасу, не відмічені специфічно однозначні зміни у компонентному складі пероксидази, СОД, о-ДФО, глутаматдегідрогенази і аспартатамінотрансферази. Не виявлено ці зміни й у ряді рослин від кущоподібної сенильної форми до дорослого генеративного дерева у різних зонах забруднення середовища викидами найкрупнішого коксохімічного заводу. В окремих особин відмічені поява та зникнення слаборушливих мінорних ізоформ оксидоредуктаз, які не були пов'язані зі ступенем пошкодження листя або пригнічення рослин. Як проявлення специфічного елемента компенсаторної адаптації генетично однорідних рослин, що піддаються дії емісій різних промислових підприємств, можна розглядати помітні відмінності у каталітичних властивостях пероксидази, виділеної з листя цих рослин.

6. Наслідком філогенетичної адаптації можна пояснити те, що насінне потомство субпопуляції бромписусу безостого, що спонтанно заселяють промайдани різних виробництв, є більш стійким до сірчистого газу та важких металів, які забруднюють ґрунт на територіях металургійних заводів. До числа специфічних адаптивних елементів у насінного потомства цього виду у різноякісних щодо забрудненості умовах середовища можна віднести помітні відмінності у кінетичних характеристиках пероксидази, виділеної із листків, при ідентичності її компонентного складу. У ході експансії відвалів ртутного комбінату піонерними видами, зокрема, підбілом звичайним, відбувається відбір генотипів, що мають підвищену стійкість до ртуті, та формування колоній і субпопуляцій з менш різноманітною фенотипичною структурою, ніж у прилеглих природних екоценозах.

7. У субпопуляціях основної лісоутворюючої породи - сосни звичайної, які зазнають гострого впливу емісій хімічних виробництв Донбасу, спостерігається, як правило, підвищення амплітуди індивідуальної мінливості морфологічних ознак (всього 26), які характеризують репродуктивні особливості рослин, із зменшенням корелятивного взаємозв'язку між ними. Для цих субпопуляцій характерні найбільш помітні відмінності у рівнях фактичної та теоретично очікуваної виживаемості насінних зачатків.

8. Для природних популяцій сосни звичайної, які зазнають гострого впливу емісій металургійних виробництв Уралу та хімічних

заводів Донбасу, порівняно з популяціями на фоновому рівні забруднення середовища, характерні більш низький рівень генетичної різноманітності; більш висока частота трапляння генних мутацій в мегагаметофітах насіння (до 10^{-3} події на локус); підвищена частота трапляння випадків порушення сегрегації алелів в мегагаметофітах насіння по локусах, які контролюють синтез аспаратамінотрансферази та глутаматдегідрогенази; підвищена частота трапляння модифікаційних змін у компонентному складі глутаматдегідрогенази, яка пов'язана із збільшенням кількості ізозимів у ендоспермі насіння.

9. Виявлений ряд важливих аспектів для популяційної генетики сосни звичайної: нові алелі локусів GOT 1 SOD; відмінності в експресії генів у спорофіті та гаметофіті у гетерозиготних за нуль-алелем локуса GOT-2 рослинах; відсутність гаметичної інтеграції по локусах GOT 1 GDE у пулі батьківських гамет; помітно більш високий рівень спостережуваної і очікуваної гетерозиготності у маргінальних субпопуляціях Донбасу, порівняно з уральськими популяціями центру ареалу; високий рівень стабільності у різні роки генотипичного складу потомства популяції (зародки насіння).

10. У маргінальних субпопуляціях сосни звичайної, між мінливістю кількісних полігенних морфологічних ознак та рівнем індивідуальної гетерозиготності, як правило, спостерігається слабкий від'ємний корелятивний зв'язок. Більш високий корелятивний взаємозв'язок властивий групам рослин з певним діапазоном індивідуальної алосимної гетерозиготності, зокрема, групі рослин з рівнем гетерозиготності від 0,200 до 0,300. Найбільш стійка до емісії хімокмбінатів внутрішньопопуляційна група рослин характеризувалася, як правило, значеннями близькими до середньопопуляційних; до неї входили в основному рослини із середнім рівнем гетерозиготності. Найбільш стійкі до полетентів особини помітно відрізнялись за рівнем індивідуальної гетерозиготності, до їх числа входили і гомозиготні рослини.

11. В уральських популяціях, що розпадаються від передчасної елімінації рослин, пошкоджених викидами металургійних виробництв 100-річних сосен, відмічено достовірну нестачу гетерозигот від теоретично очікуваного рівня. У інших вивчених деревостанах виявлено тенденцію до ексцесу гетерозигот у репродуктивній частині популяції та до їх дефіциту серед зародків насіння.

12. Уточнено та доповнено асортимент стійких видів рослин, їх оптимальне розміщення при озелененні промислових виробництв Донбасу. Виявлено видові особливості рослин щодо акумуляції їх асиміляційними органами чужерідних фенолів та важких металів, що важливо для ефективного використання рослин в оздоровленні навколишнього середовища індустріальних міст південного сходу України. Обгрунтовано комплексний підхід щодо використання фізіолого-біохімічних показників та рівнів акумуляції важких металів у листках вільно ростучих деревних рослин для фітоіндикації якості середовища індустріальних міст Донбасу.

СПИСОК ОСНОВНИХ РОБІТ,
ОПУБЛІКОВАНИХ ПО ТЕМІ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Коршиков И.И., Медведев В.А. Проявление резорцина в листьях древесных растений // Растения и промышленная среда. Материалы III научной конференции. - Киев: Наук. думка, 1976. - С. 92-93.
2. Медведев В.А., Коршиков И.И., Башкатов В.Г., Тарабрин В.П. Окисление экзогенного индола в изолированных листьях растений // Физиология растений. - 1977. - Т.24, вып.4. - С. 858-860.
3. Коршиков И.И. Влияние фенолу на пигментный комплекс листьев древесных растений // Интродукция та акліматизація рослин на Україні. - 1978. - Вип.13. - С. 44-48.
4. Коршиков И.И., Медведев В.А., Тарабрин В.П. Дія экзогенных фенолов на вміст хлорофілу в листках рослин з різною пероксидазною і поліфенолоксидазною активністю // Интродукция та акліматизація рослин на Україні. - 1978. - Вип.13. - С. 63-65.
5. Коршиков И.И., Тарабрин В.П. Некоторые аспекты действия экзогенных фенольных соединений на рост растений // Актуальные вопросы современной ботаники. - Киев: Наук. думка, 1979. - С. 89-94.
6. Тарабрин В.П., Коршиков И.И., Башкатов В.Г. Загрязнение окружающей среды органическими соединениями и их фитотоксичность // Газостойчивость растений. - Новосибирск: Наука, 1980. - С. 171-172.
7. Коршиков И.И., Тарабрин В.П. Загрязнение окружающей среды органическими веществами и устойчивость растений к их воздействию // Проблемы фитогигиены и охраны окружающей среды. Ленинград, 1981. - С. 84-88.

8. Коршиков И.И., Тарабрин В.П. Аккумуляция фенольных загрязнителей в растениях // VII съезд Украинского ботанического общества. Тез. докл. - Киев: Наук. думка, 1982. - С. 463-464.
9. Котов В.С., Коршиков И.И., Тарабрин В.П. Поглощение и распределение ртути в растениях при повышенном ее содержании в окружающей среде // Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в ботанических садах СССР. Тез. докл. - Пудино, 1984. - С. 91.
10. Тарабрин В.П., Кондратюк Е.Н., Балкатов В.Г., Игнатенко А.А., Коршиков И.И., Чернышова Л.В., Шацкая Р.М. Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей. - Киев: Наук. думка, 1986. - 216 с.
11. Коршиков И.И. Ассортимент растений для озеленения химических заводов Донбасса // Интродукция и акклиматизация растений. - 1986. - Вып.5. - С. 15-18.
12. Коршиков И.И., Тарабрин В.П. Использование свойств некоторых окислов листьев древесных растений для целей биомониторинга // Мониторинг лесных экосистем. Тезисы докладов научной конференции. - Каунас-Академия, 1986. - С. 72-73.
13. Коршиков И.И., Тарабрин В.П., Войко М.И., Крауц К. Изменение свойств пероксидазы древесных растений в условиях индустриальной среды // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропогенности растений II. Тезисы докладов Всесоюзной конференции. - Tallin, 1986. - С. 60-62.
14. Котов В.С., Коршиков И.И. Содержание и распределение ртути у цератодона пурпурного // Интродукция и акклиматизация растений. - 1987. - Вып.12. - С. 41-43.
15. Коршиков И.И., Тарабрин В.П., Войко М.И. Пероксидаза как маркер адаптивных изменений растений в условиях загрязнения // Дендрологическая, техногенная, вопросы охраны природы. - Уфа, 1987. - С. 106-111.
16. Котов В.С., Коршиков И.И., Тарабрин В.П. Характер распределения ртути по клеточным фракциям у травянистых растений // Интродукция и акклиматизация растений. - 1988. - Вып.10. - С. 40-43.
17. Коршиков И.И., Тарабрин В.П., Михеенко И.П. Состав изоферментов в листьях древесных растений в связи с их устойчивостью к аэротехногенному загрязнению среды (на примере тополя дельтовидного) // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Материалы Международного симпозиума. - Москва, 1989. - С. 156-158.

18. Коршиков И.И., Бойко М.И., Крауц К. Биондикация преждевременного старения листьев растений техногенных экотопов по изменению свойств пероксидазы // Интродукция и акклиматизация растений. - 1989. - Вып.12. - С. 63-68.

19. Коршиков И.И., Тарабрина В.П., Котов В.С. Активация процессов перекисного окисления липидов в листьях растений в условиях аэротехногенного загрязнения // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Тезисы докладов III Всесоюзной конференции. - Петрозаводск, 1989. - С. 215-217.

20. Коршиков И.И., Тарабрина В.П., Бойко М.И. Некоторые свойства пероксидазы семян древесных растений техногенных экотопов // Ботанические исследования на Украине. - Киев: Наук. думка, 1990. - С. 51-52.

21. Тарабрина В.П., Рябоконь С.М., Коршиков И.И., Духарев В.А. Генетические нарушения в популяциях сосны обыкновенной под влиянием некоторых поллютантов // Докл. АН Украинской ССР. Серия В. - 1990. - №10. - С. 73-76.

22. Тарабрина В.П., Коршиков И.И. Толерантность растений к действию неорганических и органических ингредиентов техногенного загрязнения среды // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития. Тезисы докладов Республиканской конференции. - Донецк-Киев: Наук. думка, 1990. - С. 42-47.

23. Коршиков И.И., Михеенко И.П. Эколого-биохимический анализ потомства костреча безостого техногенных экотопов // Проблемы устойчивости биологических систем. Тезисы докладов Всесоюзной школы. - Севастополь-Харьков, 1990. - С. 142-143.

24. Тарабрина В.П., Игнатенко А.А., Коршиков И.И., Пельтихина Р.И., Чернышова Л.В. Исследования по физиологии устойчивости растений в Донбассе // Интродукция и акклиматизация растений. - 1990. - Вып.14. - С. 59-68.

25. Коршиков И.И., Михеенко И.П., Тарабрина В.П. Индивидуальные различия в устойчивости кленов к действию выхлопных газов автотранспорта // Растения и промышленная среда. Тезисы докладов I Всесоюзной конференции. - Днепрпетровск, 1990. - С. 99-100.

26. Коршиков И.И., Духарев В.А., Котова А.А., Рябоконь С.М., Михеенко И.П. Аллозимный полиморфизм локусов GOT, GDH и SOD у сосны обыкновенной в условиях техногенно загрязненной среды // Дитология и генетика, 1991. - Т.25, №6. - С. 60-64.

27. Коршиков И.И., Крауц К., Михеенко И.П., Тарабрина В.П.

Изменчивость некоторых ферментов листовых зачатков терминальных почек тополя канадского в условиях аэротехногенного стресса // Интродукция и акклиматизация растений. - 1991. - Вып.16. - С.68-73.

28. Коршиков И.И., Гасанбекова А.А. Особенности изменений в изоэнзимном составе глутаматдегидрогеназы и аспаратаминотрансферазы у сосны обыкновенной, подверженной воздействию азотсодержащих поллютантов // Физиология - генетические механизмы регуляции азотного питания растений. Тезисы докладов конференции. - Киев, 1991. - С. 23-24.

29. Духарев В.А., Коршиков И.И., Рябоконь С.М., Котова А.А. Генетическая дифференциация субпопуляций сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения // Цитология и генетика, 1992. - Т.26, №3. - С. 7-11.

30. Тарабрия В.П., Коршиков И.И., Котов В.С., Михеенко И.П., Игнатенко А.А., Чернышова Л.В., Виноградова Е.Н. Устойчивость тополя канадского к действию выбросов ртутного комбината // Интродукция и акклиматизация растений. - 1992. - Вып.18. - С.95-103

31. Коршиков И.И., Михеенко И.П., Котов В.С., Чернышова Л.В. Стійкість потомства *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (Россаеа) а техногенних екотопів до сірчистого газу і важких металів // Укр. ботан. журн., 1992. - Т.49, №5. - С. 59-62.

32. Коршиков И.И., Михеенко И.П. Оценка активности пероксидазы как альтернативного показателя индексу устойчивости растений к тяжелым металлам // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития. Тез. докл. Международной конференции. - Донецк, 1993. - С. 112-117.

33. Коршиков И.И., Котов В.С., Михеенко И.П., Ладик Н.Н. Применение растений для индикации качества среды городов Донбасса // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития. Тез. докл. Международной научной конференции. - Донецк, 1993. - С.111- 112.

34. Коршиков И.И., Михеенко И.П., Виноградова О.Н. Зміна активності деяких оксидоредуктаз в хвої сосни звичайної у зв'язку з забрудненням навколишнього середовища // II з'їзд Українського товариства фізіологів рослин. Том I. Тези доповідей. - Київ, 1993. - С. 104-105.



86075N

AB 30044

AB 30.044