

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ АВІАЦІЙНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ФАКУЛЬТЕТ ЕКОЛОГІЧНОЇ БЕЗПЕКИ,
ІНЖЕНЕРІЇ ТА ТЕХНОЛОГІЙ
КАФЕДРА ЕКОЛОГІЇ

ДОПУСТИТИ ДО ЗАХИСТУ
Завідувач випускової кафедри
_____ В.Ф. Фролов
«_____» _____ 2021 р.

ДИПЛОМНА РОБОТА
(ПОЯСНЮВАЛЬНА ЗАПИСКА)

ВИПУСКНИКА ОСВІТНЬОГО СТУПЕНЯ БАКАЛАВРА

ЗА СПЕЦІАЛЬНІСТЮ 101 «ЕКОЛОГІЯ»,
ОСВІТНЬО-ПРОФЕСІЙНОЮ ПРОГРАМОЮ
«ЕКОЛОГІЯ ТА ОХОРОНА НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА»

**Тема: «Оцінка адаптивних властивостей рослин до абіотичних
стресових чинників»**

Виконавець: Студентка групи ЕК 401 Яремчук Лілія Олександрівна
(студент, група, прізвище, ім'я, по батькові)

Керівник: канд.техн.наук, доцент кафедри екології Черняк Лариса Миколаївна.
(науковий ступінь, вчене звання, прізвище, ім'я, по батькові)

Нормоконтролер:
(підпис)

_____ (П.І.Б.)

_____ Явнюк А. А.

КИЇВ 2021

НАЦІОНАЛЬНИЙ АВІАЦІЙНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет екологічної безпеки, інженерії та технологій

Кафедра екології

Спеціальність, освітньо-професійна програма: спеціальність 101 «Екологія»,
ОПП «Екологія та охорона навколишнього середовища»

(шифр, найменування)

ЗАТВЕРДЖУЮ

Завідувач кафедри

_____ Фролов В.Ф.

«_____» _____ 2021 р.

ЗАВДАННЯ

на виконання дипломної роботи

Яремчук Лілії Олександрівни

1. Тема роботи «Оцінка адаптивних властивостей рослин до абіотичних стресових чинників» затверджена наказом ректора від 14.12.2017 р. №594/од.
2. Термін виконання роботи: з 26.03.2021 р. по 09.06.2021
3. Вихідні дані роботи: характеристика біотичних та біотичних факторів впливу на рослини, перелік стресових факторів для рослин, характеристика насіння салату.
4. Зміст пояснювальної записки:
Аналіз адаптивних реакції рослин на абіотичні і біотичні стресові чинники, аналіз методів оцінки стійкості рослин до несприятливих чинників, експериментальне дослідження адаптаційних властивостей салату до передпосівної гіпертермообробки та впливу нафтопродуктів.
5. Перелік обов'язкового графічного (ілюстративного) матеріалу: таблиці, рисунки, діаграми.

6. Календарний план-графік

№ з/п	Завдання	Термін виконання	Підпис керівника
1.	Аналіз літературних даних за темою дипломної роботи	25.03.2021	
2.	Аналіз адаптивних реакції рослин на абіотичні і біотичні стресові чинники	10.05.2021- 16.05.2021	
3.	Експериментальне дослідження	17.05.2021- 30.05.2021	
4.	Оформлення результатів експериментальної роботи	31.05.2021- 01.06.2021	
5.	Написання висновків по роботі	02.06.2021	
6.	Попередній захист роботи	09.06.2021	
7.	Захист дипломної роботи	16.06.2021	

7. Дата видачі завдання: «24» травня 2021 р.

Керівник дипломної роботи: _____
(підпис керівника)

Черняк Л.М.
(П.І.Б.)

Завдання прийняв до виконання: _____
(підпис випускника)

Яремчук Л.О.
(П.І.Б.)

РЕФЕРАТ

Пояснювальна записка до дипломної роботи «Оцінка адаптивних властивостей рослин до абіотичних стресових чинників»: 50 с., 12 рис., 2 табл., 27 літературних джерел.

Об'єкт дослідження: адаптація рослин до впливу біотичних та абіотичних чинників.

Предмет дослідження: адаптивні властивості рослин до впливу нафтопродуктів.

Мета роботи: оцінювання адаптивних властивостей рослин до впливу біотичних та абіотичних стресових чинників.

Методи дослідження: монографічний та експериментальний методи дослідження адаптації рослин до впливу передпосівної термообробки насіння та впливу нафтопродуктів.

Результати дипломної роботи рекомендується використовувати під час проведення наукових досліджень та в практичній діяльності фахівців-екологів.

АДАПТАЦІЯ РОСЛИН, СТРЕСОВІ ЧИННИКИ, ЗАБРУДНЕННЯ НАФТОПРОДУКТАМИ, ГОРМЕЗИС, ТЕРМООБРОБКА,

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ, СКОРОЧЕНЬ, ТЕРМІНІВ.....	6
ВСТУП.....	7
РОЗДІЛ 1. АНАЛІЗ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЇ РОСЛИН НА АБІОТИЧНІ І БІОТИЧНІ СТРЕСОВІ ЧИННИКИ.....	9
1.1 Поняття адаптології та адаптації рослин.	9
1.2 Стресовий сигналінг у рослин. Динаміка реагування на стресори.....	11
1.3 Поняття гормезису.....	16
1.4 Адаптація рослин до стресових чинників техногенного походження (хімічного забруднення нафтопродуктами, механізм впливу нафтопродуктів на рослини).....	18
1.5. Висновки до розділу.....	20
РОЗДІЛ 2. АНАЛІЗ МЕТОДІВ ОЦІНКИ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЧИННИКІВ.....	21
2.1. Гіпотетичний механізм гіперадаптації (гіперадаптивної відповіді).....	23
2.2. Різномірні та багаторівневі механізми адаптації.....	25
2.3. Забруднення довкілля нафтою та нафтопродуктами.....	26
2.4. Вплив забруднення нафтою та нафтопродуктами на живі організми.....	27
2.5. Механізм впливу нафтопродуктів на рослини.....	28
2.6. Методи визначення стійкості рослин.....	32
2.7. Висновки до розділу.....	36
РОЗДІЛ 3. ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ АДАПТАЦІЙНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ САЛАТУ ДО ПЕРЕДПОСІВНОЇ ГІПЕРТЕРМООБРОБКИ ТА ВПЛИВУ НАФТОПРОДУКТІВ	37
Висновки до розділу.....	45
ВИСНОВКИ.....	47
СПИСОК БІБЛІОГРАФІЧНИХ ПОСИЛАНЬ ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ... 	49

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ, СКОРОЧЕНЬ, ТЕРМІНІВ

ПП - перехідний процес

АФК – активні форми кисню

РГЕ – радіогормезисні ефекти

РГД – радіогормезисні дози

ЕМЖ – елементи мінерального живлення

ГК – гіперкомпенсація

НПЗ – нафтопереробний завод

ОДК – орієнтовно допустима концентрація

ВСТУП

Актуальність теми.

На сьогодні для визначення стану компонентів довкілля широко використовуються методи біотестування за допомогою рослинних-тест систем. Але як правило при застосуванні методів біотестування визначається вплив одного якогось фактору, тому актуальним є завдання дослідження впливу декількох факторів при застосуванні методу біотестування.

Мета і завдання виконання дипломної роботи.

Мета роботи – оцінювання адаптивних властивостей рослин до впливу абіотичних стресових чинників.

Завдання роботи:

1. Аналіз адаптивних реакції рослин на абіотичні і біотичні стресові чинники
2. Аналіз методів оцінки стійкості рослин до несприятливих чинників
3. Експериментальне дослідження адаптаційних властивостей салату до передпосівної гіпертермообробки та впливу нафтопродуктів.

Об'єкт дослідження - адаптація рослин до впливу біотичних та абіотичних чинників.

Предмет дослідження – адаптивні властивості рослин до впливу нафтопродуктів.

Методи дослідження – оцінювання адаптивних властивостей рослин до впливу абіотичних стресових чинників.

Особистий внесок випускника: проаналізовано проблему адаптації рослин до різних стресових чинників та досліджено адаптаційні властивості салату до передпосівної гіпертермообробки та впливу нафтопродуктів.

Апробація отриманих результатів. Результати дипломної роботи доповідалися на:

- Л.М. Черняк, О.М. Міхеєв, Л.О. Яремчук Гіперкомпенсаторний ростовий п процес проростків салату *Lactuca sativa*, спричинений термообробкою його насіння.

Міжнародна наукова конференція «Стрес і адаптація рослин»: збірник матеріалів.
– Харків : Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва,
2021. – 56 с.

- Л.М. Черняк, Л.О. Яремчук , Аналіз адаптивних реакцій рослин на абіотичні стресові чинники. XV Всеукраїнській науково-практичній конференції молодих учених і студентів «Екологічна безпека держави» (м. Київ, 22 квітня 2021 р.) – 103 с.

Також результати роботи були представлені на Всеукраїнських наукових конкурсах, де були отримані наступні відзнаки:

- диплом I ступеня Всеукраїнського конкурсу студентських наукових робіт в галузі «Нафтова та газова промисловість» 2019/2020 н.р. (Івано-Франківський національний технічний університет нафти і газу, м. Івано-Франківськ);

- диплом III ступеня Всеукраїнського конкурсу студентських наукових робіт в галузі «Нафтова та газова промисловість» 2020/2021 н.р. (Івано-Франківський національний технічний університет нафти і газу, м. Івано-Франківськ);

РОЗДІЛ 1

АНАЛІЗ АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЇ РОСЛИН НА АБІОТИЧНІ І БІОТИЧНІ СТРЕСОВІ ЧИННИКИ

1.1 Поняття адаптології та адаптації рослин

Вивченням різноманіття проявів адаптації займається наука адаптологія, центральним теоретичним питанням якої є аналіз загальних і індивідуальних (фенотипічних) механізмів перетворення неадаптованого до середовища організму в адаптований до нього, оскільки, як писав І.М. Сеченов, існування організму поза середовищем неможливе.

Різноманіття проявів адаптації визначило і значний спектр аспектів її дослідження: екологічний, еволюційний, психологічний, фізіологічний, а стосовно людини ще й соціальний, професійний (трудовий), медичний, етнічний і ін. Перераховані аспекти адаптації свідчать про те, що адаптології є невід'ємною складовою наук, які вивчають взаємовідносини живих організмів з навколишнім середовищем.

Крім теоретичних питань пристосування адаптологія вирішує цілий ряд інших, вже прикладного характеру: управління адаптаційними процесами; вироблення тактик адаптації до впливу одночасного декількох стресових чинників; способи підвищення резистентності організму до шкідливої дії факторів навколишнього середовища і профілактики його пошкодження.

Термін «адаптація» прийнято розуміти як процес або факт пристосування до чого-небудь. Адаптація організму до умов навколишнього середовища (зовнішніх і внутрішніх), які постійно змінюються, - безперервний процес пристосування організму до цих змін, який направлений на збереження гомеостатичної рівноваги.

Процес адаптації відбувається на молекулярному, клітинному, органельному, органному, організменному та популяційному рівнях. Зважаючи, що рослинні організми постійно пристосовуються до умов навколишнього середовища, можна сказати, що адаптивні зміни відбуваються протягом всього еволюційного процесу. В

залежності від тривалості адаптивного процесу можна виділити декілька типів адаптації до умов довкілля. Це : Еволюційна адаптація - найбільш тривалий процес пристосування до зовнішніх умов навколишнього середовища. Він базується на створенні нової генетичної інформації, яка, відповідає за визначення нових адаптивних фенотипових ознак. Реалізується протягом існування багатьох поколінь. Аклімація та акліматизація упродовж життєвого циклу організму і тривають від кількох годин до кількох місяців. Яскравим прикладом є різноманітні сезонні зміни, які процеси пристосування відбуваються мають місце у тварин і рослин. Адаптаційні зміни, які спостерігаються в лабораторних умовах у відповідь на зменшення або ж збільшення методом експерименту окремих параметрів довкілля, називаються аклімацією, а ті, які відбуваються в природних умовах, — акліматизації.

Миттєва адаптація — це пристосувальні процеси, які є відповіддю на зміни навколишнього середовища, що відбуваються практично одразу після дії стресора. На біохімічному рівні вона є проявом особливостей метаболізму. Формування зворотних змін, спрямованих на відновлення до контрольного рівня функціональних спроможностей організму, називається компенсаторною адаптацією. Окремі адаптаційні зміни створюють принципово нові можливості для використання організмом власного природного середовища. Адаптація такого типу називається експлуативною. На відміну від компенсаторної, яка супроводжується відновленням пристосувальних процесів, експлуативна адаптація не є необхідною. Організм нормально функціонує без нових можливостей, але завдяки ним значно краще пристосовується до умов існування, зокрема, раніше не- доступних.

Адаптація рослин до різноманітних, зокрема стресових, умов навколишнього середовища, є однією з центральних проблем сучасної теоретичної і практичної біології. Аналіз структурних метаболічних змін, що відбуваються в клітинах під час і в результаті пристосування, сприяє розумінню шляхів та характеру еволюційного процесу. Глобальні зміни клімату, посилення антропогенного навантаження на біосферу, яке супроводжується зниженням агроекологічної надійності рослинництва, надає особливого значення цьому питанню.

Стрес — це неспецифічна нейрогуморальна відповідь організму на дію несприятливих факторів навколишнього середовища, які порушують його рівновагу(гомеостаз). Стресом також називають стан організму в цілому і його нервової системи зокрема в період нейрогуморальної відповіді. Фактори, вплив яких може стати причиною такої відповіді організму, називають стресовими(стресорами). Стресори можуть бути різними за природою. Вони є частиною навколишнього середовища і дуже різноманітні за своїм походженням. Джерелами стресових факторів можуть бути як живі організми так і явища неживої природи. Їх виникнення у результаті діяльності людини є нерідким явищем.

1.2. Стресовий сигналінг у рослин. Динаміка реагування на стресори

Загальновідомо, що концепція стресу була сформульована канадським вченим Г. Сел'є в 1936 році . Він виявив, що за умов впливу на організми різноманітних подразників (бактеріальних інфекцій, фармакологічних та хімічних речовин, що спричинюють інтоксикацію, травми, високої та низької температур, підвищеної скелетно-м'язової активності, рентгенівського опромінення, нервово-емоційного потрясіння тощо) спостерігаються не лише специфічні, а й стандартна неспецифічна реакція . Таку реакцію він оцінив як адаптивну відповідь цілісного організму, спрямовану на збереження стабільного стану, й назвав «загальним адаптаційним синдромом». Згідно з уявленнями Г. Сел'є, здатність до пристосування є найхарактернішою рисою живих організмів, а адаптація завжди результат особливої концентрації зусиль (або напруження). Звідси й походження назви «стрес», або «стресова реакція» («stress» в перекладі з англійської означає «напруження»). За визначенням Сел'є, стрес - це сукупність усіх неспецифічних змін, що відбуваються в організмі за умов впливу на нього окремих чинників. Сукупність специфічних та неспецифічних реакцій складає адаптаційний синдром організму.

Виокремлення явищ, сукупність яких складає стрес, ускладнюється тим, що за дії стресорів відбуваються, по-перше, пошкодження, що виявляються на різних рівнях структурної і функціональної організації рослини, наприклад, денатурація

білків, порушення напівпроникності мембран, нагромадження в клітинах токсичних метаболітів тощо; по-друге, мають місце реакції-відповіді, що дозволяють рослинам пристосовуватися до нових умов. Вони супроводжуються змінами в експресії генів, метаболізмі, фізіологічних функціях. Процеси, пов'язані з пошкодженням і пристосуванням, можуть відбуватися одночасно, проте на різних стадіях стресової реакції співвідношення між ними може змінюватися.

За уніфікованою концепцією стресу, що включає оригінальну концепцію стресу Г.Сельє і доповнення, у відповідях рослин на стрес виділяють чотири фази (за Кордюм) :

1. Фаза відповіді – реакція тривоги (початок стресу). Вона виявляється у відхиленні від функціональної норми, зниженні життєздатності.
2. Фаза відновлення, що включає в себе процеси адаптації, репарації і ефект досягнення підвищеної стійкості.
3. Фаза виснаження. Настає якщо інтенсивність стресового впливу надто висока, перевищує адаптаційні можливості. Вона закінчується хронічною хворобою або загибеллю.

4. Фаза регенерації – часткове або повне відновлення фізіологічної функції після припинення дії стресора і за умови, що ушкодження було не надто сильним [10].

У 1983 році П.О. Генкель запровадив термін «фітострес», під яким розумів реакцію конкретно рослинного організму на несприятливі умови існування [11]. Фітострес розпочинається з фази реакції, під час якої відбувається гідролітичний розпад речовин. Якщо сила стресу не досягає порогових значень, мають місце зворотні процеси та формування стійкості до стресового чинника — фаза адаптації. Відновлення початкових життєвих функцій організму після припинення дії фактора стресу має назву фази відновлення. У випадку посилення сили стресу до летальних значень настає фаза пошкодження та загибелі [12]. Гомеостаз забезпечується складними, до кінця ще не вивченими механізмами адаптації, спрямованими на послаблення або усунення пошкоджуючого впливу на рослину [11]. Існує також поняття «фенотипового стресу», коли сила збуджуючого фактора перевищує поріг чутливості або стійкості рослини. В результаті формуються перехідні пристосувальні

процеси, які складаються з фаз інгібування, відновлення, надвідновлення та (або) загибелі [13].

Реагування системи на дію будь-якого фактора розгортається в часі, здійснюючи так званий перехідний процес (ПП), в загальному випадку складається з фази (фаз) інгібування (негативного перерегулювання, (гормезису, позитивного перерегулювання, гілеркомпенсації) і фази незворотного інгібування. Різні функції і структури в силу різної чутливості та специфіки відповідних механізмів регулювання (механізмів підтримки гомеостазу) вимагають різних термінів відновлення. Це називається гетерохронізмом. Для кожного процесу існує свій специфічний час реагування/відновлення - характеристичний час.

Спостерігається диференціальна стійкість різних частин (підсистем) організму до зовнішньої дії. Наприклад, диференційовані клітини практично завжди демонструють більшу стійкість до дії стресора. Більш того, реакції деяких підсистем є вирішальним з точки зору визначення характеру реакції всього організму. Такі підсистеми (структури) системи називаються *критичними* або *мішенними*. Для кожного дозового / потужносного діапазону діючого фактору існують свої критичні підсистеми. Крім цього, існує певна «прив'язка» чинників до «своїх» структур, що визначає специфічність їх дії. Специфікою фактору рідкоіонізуючої радіації є те, що первинно він «прив'язаний» практично до всіх атомів і молекул.

За останні десятиліття отримано немало експериментальних даних про роль сигнальних молекул і іонів в формуванні адаптивних реакцій рослин на дію стресорів. До них, зокрема, відносяться іони кальцію, монооксид азоту (NO), cAMP, активні форми кисню (АФК). АФК в на сьогоднішній час розглядаються як «подвійні агенти». Вони або безпосередньо ініціюють інтенсивний окислювальний стрес, який супроводжується пошкодженням або загибеллю клітин і організму, або діють як сигнальні молекули, що індуюють фізіолого-біохімічні реакції, які сприяють підвищення стійкості організму.

Вплив на рослину може відбуватися як гостро, так і протягом тривалого часу. Стресові фактори, в свою чергу, можуть діяти як спільно, так і по черзі. Вплив кожного зі стресорів окремо вже добре вивчено, проте у природних умовах живі

організми піддаються їхньому спільному впливу, що може впливати на врожайність рослин (та цвітіння) і швидкість їх старіння.

Тому актуальним є дослідження того, як змінюється відповідь рослин на дію одного стресового чинника під впливом іншого, як от природні коливання зволоження, радіаційного фону, кліматичні зміни, до яких додається вплив антропогенного фактора, а також розкриття механізмів пристосування для розробки загальних принципів його підвищення. Адже здатність рослинного організму до адаптації у змінних умовах навколишнього середовища так чи інакше залежить від активності фотосинтезу та процесів на різних етапах життя, що визначають розвиток, синтез білків, продуктивність та врожайності.

Як відомо, рецепція та подальша передача сигналу від стресора не однакова для різних абіотичних чинників, як і формування відповіді на них рослиною.

Коли рівень фактору перевищує фонові показники, тобто поріг чутливості, виникає перехід організму від нормальної життєдіяльності до стану стресу.

Вважається, що реакції пристосувального і стресового характеру можна визначити терміном аклімація, або адаптація, тобто стан підвищеної стійкості до повторного впливу тим чи іншим стресором, завдяки чому формується стійкість до несприятливих факторів середовища. Як конститутивна, так і індукована компонента стійкості є генетично детермінованими. Водночас, індуковані механізми здатні формуватися у процесі життя рослини. Первинні сигнали від стресорів розпізнаються (як специфічними рецепторами, так і шляхом детекції клітиною пошкоджень молекул та ін.) та «вмикають» сигнальні системи та каскади, які, у свою чергу, здатні взаємодіяти та модифікувати одна одну, викликаючи координовану взаємодію.

Внаслідок раелізації специфічних та неспецифічних реакцій формується оптиманьний біохімічний інструментарій для активної відповіді організму, подолання наслідків стресу та підтримання життєдіяльності організму.

Різні типи хемосигнальних систем рослин можуть активуватися цитокінінами, етиленом і брасиностероїдами, є двокомпонентними, що включають в себе в якості сенсора рецепторні протеїнази, а також багатоконпонентні наділені убіквітілігазної активністю SCF-комплекси, що активуються ауксином,

гіберелінами і жасмонатом. Нещодавно у рослин були виявлені сигнальні системи, що включають в себе рецептори серпантинного типу і пов'язані з ними гетеротримерні G-білки, які широко поширені у тварин і грибів .

Однією з найважливіших функцій G-білків є участь у функціонуванні цілого ряду сигнальних систем клітин рослин (аденілатціклазна, MAP-кіназна, фосфатидатна, кальцієва, ліпоксігеназна, НАДФН-оксидазна (супероксидазна) та NO-синтазна). За Тарчевським, схему взаємодії зовнішніх сигналів з рецепторами клітини, можна описати таким чином: сигнал змінює конформацію рецепторних білків (рецептори знаходяться у плазмалемі, цитозолі, можуть активуватися під дією неспецифічної зміни структури ліподної складової плазмалеми, зміна мембранного потенціалу та ін.) взаємодіють з факторами регуляції транскрипції, фосфорилування яких призводить до їх активації та наступною взаємодією з промоторними зонами певних генів, що призводить до зміни їх експресії. Цей механізм включає рецепцію, перетворення, передачу сигналу на промоторні ділянки генів, програмування експресії генів, зміна спектра синтезованих білків і функціональній відповідь клітини, наприклад, індукцію імунітету до фітопатогенів або стійкість до абіотичних стресів. В якості сигнальних молекул, що виявляють індукційну активність, можуть виступати різні органічні сполуки-ліганди і їх комплекси: амінокислоти, олігосахариди, поліаміни, феноли, карбонові кислоти і ефіри вищих жирних кислот (арахідонової, ейкозапентаєнова, оленів, жасмонової і ін.), гетероциклічні та елементоорганічні сполуки, в тому числі деякі пестициди та ін.. У якості вторинних сигнальних молекул, що синтезуються клітиною і включаються до сигнальних шляхів, можуть виступати фітогормони та деякі інші сполуки.

Що стосується реакції рослин на гіпертермічні стреси, варто зазначити наступні нюанси. Температура впливає практично на всі структури і компоненти клітин одночасно і теоретично будь-яка з них може виступити в якості терморцептора. Висока температура викликає збільшення плинності плазмалеми, внаслідок чого активуються кальцієві канали і зростає концентрація іонів кальцію всередині клітини, активується ліпоксігеназна сигнальна система. Усередині клітини іони кальцію

активують кальцій-зв'язуючі білки і кальцій-залежні протеїнази, які в свою чергу активують мітоген- активуючі протеїнази.

Одночасно з цим розвивається окислювальний стрес і накопичуються АФК, які також можуть активувати транскрипційні фактори. У ядрі клітини змінюється доступність хроматину для транскрипційного апарату. Згодом в ендоплазматичному ретикулюмі також може розвивається стрес. Отже, зміни відбуваються не лише у мембранних структурах і цитоскелеті, відбувається не тільки ремоделювання хроматину, зміна швидкості іонних потоків і різних біохімічних реакцій, накопичення сигнальних молекул різної природи і т. д., а й зміна конформації білків, порушення їх синтезу і посилення розпаду.

Ці процеси призводять наслідків, що реалізуються на тканинно-органному рівні, коли ми можемо спостерігати морфометричні прояви, зміни, що стосуються форми, розмірів, забарвлення та ін. всієї рослини, а зміни на генетичному та протеомічному рівнях призводять до зміни кількості захисних речовин, зокрема, проліна [8].

1.3. Поняття гормезису

Гормезис (позитивна стимуляція) - результат взаємодії біологічного об'єкта з фактором фізичної, хімічної або біологічної природи, що виявляється в збільшенні (прискоренні, посиленні) значень параметрів, позитивно характеризують життєздатність біологічного об'єкта. Наприклад, це може виразитися в збільшенні репродуктивної здатності, швидкості росту і розвитку, стійкості до дії біогенних і абіогенних факторів (виживання), швидкості і якості відновних процесів і т.д. На відміну від поняття «гормезис», за яким закріпилося вказане зміст, саме по собі поняття «стимуляція» не вказує однозначно на позитивний (по відношенню до рівня життєздатності біологічного об'єкта) характер впливу фактора. Адже спостерігається, наприклад, стимуляція катаболічного або будь-якого іншого деструктивного процесу (прискорене старіння, збільшення частоти хромосомних аберацій, канцерогенних подій і ін.), Які, можуть впливати на рівень життєздатності діаметрально

протилежним чином. Так, стимуляція катаболізму або апоптозу можуть бути на певній етапі онтогенезу корисними з точки зору збільшення адаптивних можливостей організму, а стимуляція швидкості старіння, очевидно, що немає. І все ж, поняття «стимуляція» часто вживається як синонім поняття «гормесис» і хоча це не зовсім точно, ми в подальшому будемо користуватися цими поняттями як синонімами, обумовлюючи особливі випадки їх фактичної змістовної відмінності.

В реальних умовах проживання рослини піддаються стресуючі дії різноманітних за своєю природою факторів. Відповідно до закону (правилом) Арндт-Шульца слабкі подразники (دوزи факторів) стимулюють життєдіяльність організмів, середні - її підсилюють, сильні - гальмують і дуже сильні - паралізують або навіть викликають їх загибель. Фактично, дане правило однозначно вказує на існування гормезисного діапазону доз. Термін «гормесис» (від грецького «hormesis» - «швидкий рух, прагнення») введено для позначення позитивної дії на біологічні об'єкти певних («малих») доз факторів практично будь-якої природи - від фізичної до біологічної. Якщо в якості фактора, здатного надавати гормезисне дію, застосовується П, то в цьому випадку говорять про радіогормезис. Радіогормезисні ефекти (РГЕ) спостерігаються на всіх рівнях біологічної інтеграції і для представників всіх систематичних груп організмів. Представляється можливим розглядати РГЕ як різновиду стрес-реакції - еустресу по Г. Сельє . Очевидно, що в основі первинного механізму дії радіогормезисних доз (РГД) лежить іонізація атомів і молекул, що опромінюється об'єкта, тобто дезинтегративний процес, факт якого робить РГЕ парадоксальним - первинно деструктивно діє фактор, в кінцевому підсумку, робить благотворний (радіогормезисний) вплив.

Наявність гормезисного діапазону доз можна пояснити з позицій закону суперкомпенсації Вейгерта, відповідно до якого організм у відповідь на «марнування речовин або втрату тканин» (в певних межах) реагує утворенням нових таких же речовин і тканин, в кількості, що перевершує втрачене». Іншими словами, у відновному періоді після навантаження (певної дози фактора) є своєрідна «екзальтаційна фаза» - фаза суперкомпенсації, наявність якої вказує на такий стан біологічного об'єкта, в якому він набуває додаткові можливості для реагування на дію

стресора, тобто вказує на стан підвищеної, в порівнянні з вихідною, стійкості. Якби кожен раз після навантаження організм повертався тільки до вихідного стану, зникла б можливість придбання ним підвищеної стійкості (гіперадаптованості).

1.4. Адаптація рослин до стресових чинників техногенного походження (хімічного забруднення нафтопродуктами)

Загальнобіологічна проблема біологічних адаптацій є особливо актуальною в зв'язку посиленням тиску на біоту антропогенного преса у вигляді екстремально високих рівнів техногенних впливів фізичної, хімічної та біологічної природи.

Явище адаптації (від лат. *Adaptatio* - пристосування, наліштування) має кілька значень. По-перше, адаптацію слід розглядати як власне процес пристосування (адаптаціогенез, «адаптивний відповідь», саме пристосування) об'єкта до змінених або постійно змінюваних умов існування. Наприклад, температурне загартовування (низько- або високотемпературне) здійснюється не миттєво, а поступово, проходячи кілька фаз (етапів). По-друге, адаптація може означати вже сформований стан пристосованості об'єкта (результат адаптаціогенеза, адаптованість, стійкість) до дії екстремальних факторів навколишнього середовища, тобто адаптацію в даному випадку є кінцевий результат процесу. Прикладом цього прояву адаптації є наявність певних рівнів поточної (конститутивний, ендогенної) стійкості біологічних об'єктів до дії стресорів (холодостійкість, радіостійкість і т.д.). Особливого випадку тлумачення поняття адаптації відповідає ситуації коли, під нею розуміється дія, яка спрямована на об'єкт з метою його пристосування до певних вимог чи пристосуванню об'єкта до використання в конкретних умовах.

В даний час нафтопродукти є одним з основних забруднювачів навколишнього середовища антропогенного походження. Небезпека даного забруднювача, перш за все, пов'язана з високою чутливістю до нього вищих рослин, які, до того ж, займають ключове положення практично у всіх наземних екосистемах, визначаючи існування і склад інших біологічних компонентів біогеоценозів. Крім того, негативний вплив

нафтового забруднення на рослини знижує ефективність їх використання при фіторекультивациі нафтозабруднених ґрунтів.

Основними факторами негативного впливу нафтового забруднення ґрунту на біологічні об'єкти, які зазвичай відзначаються в літературі, є токсична дія вуглеводнів нафти і зміна фізико-хімічних властивостей ґрунту. Вплив нафтового забруднення на фізико-хімічні властивості ґрунту пов'язаний головним чином з обволіканням нафтою ґрунтових частинок в зв'язку, з чим відбувається сильне збільшення гідрофобності ґрунту. Внаслідок цього він втрачає здатність вбирати і утримувати воду, відбувається витіснення повітря з ґрунтових пор і, в підсумку, порушується водний і повітряний режими ґрунту.

Крім того, в нафтозабруднених ґрунтах зменшується доступність для рослин елементів мінерального живлення (ЕМЖ): азоту, фосфору, калію, через їх іммобілізацію мікроорганізмами під впливом високого співвідношення вуглецю/азоту, обволікування нафтою ґрунтових часток, яке перешкоджає міграції рухомих форм ЕМЖ в розчин, а також внаслідок негативного впливу нафти на бактерії, які беруть участь в кругообігу азоту в ґрунті.

Як правило, до пригнічення і загибелі рослин призводять навіть невисокі концентрації нафти і нафтопродуктів в ґрунті. За деякими даними повна загибель трав'янистих рослин відбувається при обсязі витоків $1,1 \text{ л / м}^2$, тобто вмісті 0,5% нафти в 15 см шарі ґрунту, а припинення росту рослин спостерігається в зазвичай при вмісті в ґрунті 3500 мг нафти на кг ґрунту, що становить 0,35%. Іншою особливістю дії нафтового забруднення ґрунту на рослини є його велика тривалість, через повільне самоочищення забруднених ґрунтів. За літературними даними, отриманим в різних кліматичних умовах, період відновлення рослинності на ґрунтах при їх сильному ступені може становити до 10-20 років і більше .

В цілому на нафтозабруднених ґрунтах у рослин відзначаються такі фізіологічні і фенологічні відхилення від норми: 1) поява гігантських і карликових форм; 2) порушення нормальних пропорцій в зовнішньому вигляді рослин; 3) виникнення наростів, напливів, потовщень, які надають окремим екземплярам потворний вигляд; 4) порушення нормального ритму розвитку (повторне цвітіння видів, нормально

квітучих один раз в сезон); 5) сильне пошкодження рослин шкідниками. На клітинному і фізіологічному рівнях вплив вуглеводнів нафти на рослини проявляється в порушенні структури хлоропластів і фотосинтезу. Вуглеводні ушкоджують мембрани хлоропластів, мітохондрій, мембрани клітин кореня. Рослини, що ростуть при нафтозабрудненому ґрунті, містять значно більшу кількість речовин зі стрес-протективними властивостями - антоціанів, аскорбінової кислоти, рибофлавіна, ніж без забруднення.

1.5. Висновки до розділу

Отже, вивченням різноманіття проявів адаптації займається наука адаптологія, центральним теоретичним питанням якої є аналіз загальних і індивідуальних (фенотипічних) механізмів перетворення неадаптованого до середовища організму в адаптований до нього. Адаптація рослин до різноманітних, зокрема стресових, умов навколишнього середовища, є однією з центральних проблем сучасної теоретичної і практичної біології.

Стрес — це неспецифічна нейрогуморальна відповідь організму на дію несприятливих факторів навколишнього середовища, які порушують його рівновагу(гомеостаз). Фактори, вплив яких може стати причиною такої відповіді організму, називають стресовими(стресорами). Виокремлення явищ, сукупність яких складає стрес, ускладнюється тим, що за дії стресорів відбуваються, по-перше, пошкодження, що виявляються на різних рівнях структурної і функціональної організації рослини, по-друге, мають місце реакції-відповіді, що дозволяють рослинам пристосовуватися до нових умов.

На сьогоднішній день нафтопродукти є одним з основних забруднювачів навколишнього середовища антропогенного походження. Небезпека даного забруднювача, передусім, пов'язана з високою чутливістю до нього вищих рослин, які, займають ключове положення практично у всіх наземних екосистемах.

РОЗДІЛ 2.

АНАЛІЗ МЕТОДІВ ОЦІНКИ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЧИННИКІВ

Зовнішні фактори довкілля, залежно від їх інтенсивності та тривалості впливу, можуть впливати на ріст та розвиток рослинних організмів. Методи оцінки стійкості до несприятливих чинників можуть бути прямими та непрямими. До перших відноситься облік параметрів росту, таких як висота і товщина стебла, приріст довжини коренів, наявність бічних коренів та пагонів, листків, вміст води в органах рослини, схожість насіння та час до настання генеративної фази та ін.

Серед аномалій, що виявляються при прямих методах оцінки, деякі можуть виникати несистематично. Вплив високих температур тягне за собою цілий ряд небезпек для рослин: руйнування хлорофілу, сильне зневоднення і висушування, опіки, незворотні розлади різних фізіологічних процесів(в тому числі дихання), припинення синтезу білків і посилення їх розпаду, накопичення отруйних речовин. При дуже високих температурах стрімко підвищується проникність мембран, а після цього настає теплова денатурація білків, коагуляція цитоплазми і відмирання клітин. Це може призводити до зупинки росту, «завмирання» апікальної меристеми за загального пригнічення розвитку рослинного організму.

Зміна проникності мембран, є характерною для таких стресових факторів як нагрівання, засолення та опромінення іонізуючою радіацією, і тісно пов'язана з водним стресом та може супроводжуватися зменшенням оводненості тканин рослини. Одна із стратегій боротьби з цим у рослин - це синтез великої кількості осмотично активних речовин, таких як пролін, який накопичується в рослинах при різних несприятливих факторах навколишнього середовища, в тому числі під час посухи і засолення.

Протягом останніх десятиліть поряд з морфолого-анатомічними і фізіолого-біохімічними методами оцінки стресостійкості рослин широкого поширення набули біотехнологічні підходи. Сучасні біотехнології, зокрема культура тканин *in vitro*,

дають змогу значно скоротити терміни добору та оцінки генотипів і успішно застосовуються селекціонерами по всьому світі. У багатьох роботах показана можливість використання методу *in vitro* для тестування селекційного матеріалу на стійкість до несприятливих факторів середовища. Зокрема, на прикладі пшениці м'якої ярої виявлено істотний кореляційний зв'язок між реакціями клітинних систем *in vitro* на водний дефіцит і посухостійкістю рослини в польових умовах.

Загалом, для тестування перспективних зразків пшениці існує ціла низка методів, кожен з яких має як свої переваги так і недоліки. Більшість з них не є на сьогоднішній день оптимальними, внаслідок чого актуальним залишається задача створення нових і вдосконалення вже наявних методів оцінки селекційного матеріалу, що дасть можливість більш об'єктивно характеризувати рівень адаптивності ліній та сортів і прогнозувати їхню поведінку у відповідних екологічних умовах.

Недостатньо просто констатувати наявність гіперадаптації (як необхідної умови гіперадаптації) на всіх рівнях біологічної ієрархії, необхідно ще показати універсальність її механізмів. Останні нас цікавлять з точки зору забезпечення саме механізмів гіперадаптації. Гіпотетико-індуктивний метод має переваги тим, що дозволяє робити заключення різного масштабу (аж до теорій), не розглядаючи всіх феноменологічних картин досліджуваного процесу. Основне наше завдання-проблема - простежити ланцюжок подій від впливу різноманітних за своєю природою факторів в гормезисних дозах до, власне, гормезисних ефектів і заснованих на їх гіперадаптивних реакціях на прикладах з не вдаючись до різних областей біології (стрес-біології!), не переслідуючи мети охоплення всієї повноти картини.

Існує уявлення про те, що пристосувальні зміни бувають двох видів: зміни у звичній зоні коливання значень (доз / потужності) факторів середовища, коли регуляторні (гомеостатичні) системи працюють в звичайному режимі, і зміни, які спостерігаються при дії надмірних рівнів (доз, потужності) факторів з включенням в систему додаткових механізмів, тобто з формуванням спеціальної (специфічної) функціональної системи адаптації. І першу і другу групи зазначених змін називають адаптаційними. «Мабуть, більш виправданим буде називати першу групу змін

звичайними фізіологічними реакціями, оскільки вони не пов'язані з істотними функціональними перебудовами в організмі, і, як правило, не виходять за межі фізіологічної норми. Друга група пристосувальних змін відрізняється значною напруженістю регуляторних механізмів, використанням фізіологічних резервів і формуванням функціональної системи адаптації, в зв'язку з чим доцільно називати їх адаптаційними зрушеннями.

2.1. Гіпотетичний механізм гіперадаптації (гіперадаптивної відповіді)

Не минуло й ста років спостереження феномену гормезису (радіогормезиса, яровизації, гіпербіозу, ювенілізації і т.д.), як вчених зацікавив його механізм, починаючи з його найбільш фундаментальних, молекулярно-біологічних проявів («пускового гачка», первинної ланки, первинної мішені). На сьогодні відомо, що найчастіше гормезис виглядає як процес і результат гіперкомпенсаторних модифікацій параметрів біологічного об'єкта, що зазнає впливу надпорогових доз будь-якого за своєю природою (фізичною, хімічною, біологічною) стрес-фактора (еустресора за фактом його гормезисного ефекту).

Фактично, гіперкомпенсація (ГК) є фазою позитивного перерегулювання в процесі відновлення модифікованих стресором ростових значень параметрів, що характеризують життєздатність (стійкість, адаптивність) біологічного об'єкта. Якщо, наприклад, розглянути радіаційну параметрів стимуляцію (радіогормезис) проростків, то має місце тимчасове прискорення ростових процесів, обумовленої прискореної проліферації клітин меристеми на основі, свою чергу, прискореної утилізації наявних пластичних ресурсів. Зрозуміло, що посилення аттрагуючої здатності клітин забезпечується змінами в існуючому гормональному балансі.

В біосистемі, здатній до гіперкомпенсаційної відповіді (а на таку «здатні» всі біосистеми і, взагалі всі системи!), існує нереалізований і нормальних умовах потенціал стійкості, що забезпечується гормезисними ефектами.

Таким чином, ця гіпотеза є простою і водночас складною. В якості первинного механізму гіперадаптації («надпристосування») виступають зміни (модифікації) в кількості, якості та співвідношеннях між елементами біологічної системи, що зазнає

впливу гормезисної дози/потужності стрес-фактора. Надвідновлення (гіперкомпенсація) первинних модифікацій переводить біологічний об'єкт в стан підвищеної (порівняно з вихідною) стійкості.

Мішені та первинні механізми. В даному контексті під мішенями слід розуміти структури біологічного об'єкта, які первинно (в першу чергу) взаємодіють зі стресором. Відповідно, первинні механізми – це процеси, які запускаються первинною взаємодією стресового фактора з мішенню. Фактично, будь-який атом, молекула або більш високоорганізована структура можуть бути мішенню. Все залежить від: характеристик фактора (дозових, потужносних) та характеристик об'єкта («دوزи» об'єкта).

До наслідків роботи первинних механізмів слід віднести так звані «шокові» структури, тобто структурно-функціональні утворення, які виникли на всіх рівнях інтеграції біологічних об'єктів, що відповідають за гіперадаптивну відповідь. Так, окрім шоківих білків (наприклад, БТШ та БХШ), можна говорити і про шоківі репаруючі ферменти та «шокові» клітини, які додатково виникають в тканині в результаті адаптуючих впливів.

При стресуючій дії фактора на систему в силу гетерочутливості її елементів (структурних та функціональних) відбувається їх вибіркова модифікація (ураження, «виключення»). Стресор переводить підсистему-мішень в модифікований стан, після якого може початися відновлення або гіпервідновлення (при певних дозах/потужності), що свідчить про перехід об'єкта в стан підвищеної стійкості (адаптованості) .

На гормезисний вплив «відповідають» не всі елементи системи. Це можуть бути клітини, тканини, органи, організми і т. д. Існують множинні та унікальні критичні структури(мішені). Наприклад, в певному діапазоні доз ІР унікальною критичною структурою буде клітинне ядро, а в діапазоні доз, що викликають некротичну форму загибелі клітин множинною критичною структурою будуть клітинні мембрани.

«Діючі фактори середовища можуть здійснювати свій вплив на організм з використанням різних «спускових механізмів»». А перед тим – з «використанням»

різноманітних мішеней (одиначних для детермінованих систем і множинних для стохастичних систем).

Існують специфічні(спеціалізовані) та неспецифічні (неспеціалізовані) сенсори. До перших відносять, наприклад, рецептори та органи чуттів, до других – макромолекули, плазмалему та інші. Іншими словами стресор може сприйматися спеціалізованими сенсорними структурами або органами, які сприймають вплив у вигляді сигналу, і неспеціалізованими для такого сприйняття структурами.

Оскільки від дози/потужності стресора залежить ступінь прояву гормезисного ефекту. То він є прикладом детермінованого ефекту і, імовірно, має багато мішеней.

2.2. Різноманітні та багаторівневі механізми адаптації

Кожен рівень структурно-функціональної організації забезпечує свій «компонент» стійкості. Наприклад, стійкість до радіаційного фактора послідовно може бути забезпечена : а) потужністю та якістю роботи внутрішньоклітинних систем відновлення; б) клітинно-репопуляційним процесам; в) регенераційною здатністю; г) організмено-репопуляційними процесами; д) процесами репопуляції представників популяції конкретного виду на рівні спільноти.

Стійкість, фіксована по будь-яким параметрам на будь-якому рівні забезпечується відновлювальними процесами на нижчому рівні. Наприклад механічна стійкість твердого тіла(міцність) забезпечується «відновлювальними» процесами на атомному, молекулярному або полімолекулярному рівнях в залежності від складності структурної організації об'єкта. Стійкість біологічної тканини ж зумовлена відновними процесами за участі безпосередньо клітин(структурних елементів тканини).

Слід відмітити також, що функціонування систем відновлення є безперервним (плавним, поступовим) та дискретним (рівневим, ієрархічним).

Механізмів адаптації стільки, скільки систем (рівнів) відновлення. Чим вищий рівень організації системи, тим віща її стійкість і ,відповідно, більші адаптивні можливості.

2.3. Забруднення довкілля нафтою та нафтопродуктами

Нафта і нафтопродукти є найбільш розповсюдженими забруднюючими речовинами у Світовому океані. За даними міжнародної організації ІМСО, загальна кількість нафти і нафтопродуктів, які потрапляють щороку у води Світового океану досягає 10 млн. т. Найбільші втрати нафти пов'язані із переміщенням її із місць видобування. Аварійні ситуації, злив танкерами за борт баластових та промивочних вод, - це все обумовлює постійну наявність забруднення на морських шляхах.

Джерела надходження вуглеводнів у водні об'єкти можна поділити на:

1) антропогенні (надходження в результаті господарської діяльності):

- первинні (надходження з недостатньо очищеними стічними водами, з дифузним стоком, в результаті аварій);

- вторинні (надходження з атмосферними опадами, "вихід" з донних відкладень);

2) природні (природний вміст вуглеводнів у воді).

Забруднення геологічного середовища нафтопродуктами є глобальною екологічною проблемою, і становить особливу небезпеку для підземних вод зони активного водообміну, що складають близько 30% у забезпеченні питного водопостачання.

Основні форми надходження нафтопродуктів у геологічне середовище:

- у стані рідини в результаті експлуатаційних втрат чи аварійних розливів в процесі їх переробки, збереження, транспортування і споживання;

- у розчиненому та емульгованому стані, наприклад, зі стічними водами.

Надходячи в ґрунт у розчиненому та емульгованому стані, нафтопродукти мігрують згідно з законами фільтрації води, не розчиняючись у ній.

Щороку за різними оцінками в атмосферу викидається 50 – 90 млн. т вуглеводнів. Значна частина цих викидів припадає на підприємства, що видобувають та переробляють нафту. Питомі втрати вуглеводню за рахунок їх випаровування на

нафтопереробних заводах (НПЗ) різних країн світу становлять 1,1 – 1,5 кг на 1 т. продукту.

Значне забруднення атмосферного повітря парами нафтопродуктів відбувається при заповненні та спорожненні резервуарів нафтосховищ при так званих «диханнях» резервуарів. З моменту видобутку до безпосереднього використання нафтопродукти піддаються більш ніж 20 перевалкам, при цьому 75% втрат відбувається від випарів і тільки 25% – від аварій і витоків.

Забруднення атмосфери парами нафти і нафтопродуктів відбувається також при наливанні автомобільних і залізничних цистерн на естакадах і при заправці автомашин на АЗС.

2.4. Вплив забруднення нафтою та нафтопродуктами на живі організми

Присутність нафтопродуктів у водному об'єкті приводить до пригнічення водної флори і фауни за рахунок загального погіршення якісних характеристик води (зміни величини рН, кольоровості, появи специфічного присмаку і запаху). Ці зміни зумовлені наявністю у водному середовищі як нафтопродуктів, так і продуктів їх хімічного і біохімічного окислення, токсичність яких часто вища за токсичність почачових нафтопродуктів. Вуглеводні, які знаходяться у водному об'єкті, вступають в складні взаємодії з екосистемою: з одного боку, нафта впливає на біоту як токсикант, а з іншою – водні організми впливають на нафту, здійснюючи процес її трансформації. Небезпека нафтового забруднення для гідробіонтів посилюється сумісною присутністю у водному середовищі важких металів, пестицидів, температурним чинником, оскільки при різних поєднаннях нафти з цими ксенобіотиками спостерігається синергічний ефект.

Нафта чинить негативний вплив на птахів, їжу, забруднення яєць в кублах тощо. Зовнішнє забруднення нафтою руйнує їхнє оперення, спутує пір'я, викликає роздратування очей. Загибель є результатом дії холодної води, птахи тонуть. Морські

птахи, які велику частину життя проводять на воді, найуразливіші до розливів нафти на поверхні водоймищ.

Морські ссавці, які в першу чергу виділяються наявністю хутра (новонароджені морські котики, морські видри, тюлені, полярні ведмеді,) часто гинуть від розливів нафти. Забруднене нафтою хутро починає сплутуватися і втрачає здатність утримувати тепло і воду. Дорослі тюлені і китоподібні (кити, морські свині і дельфіни) виділяються наявністю жирового шару, на який впливає нафта, підсилюючи витрату тепла. Крім того, нафта може викликати роздратування шкіри, очей і перешкоджати нормальній здібності до плавання.

Велика кількість нафти, що потрапила в організм, здатна призводити до загибелі полярного ведмеда. Проте тюлені і китоподібні витриваліші і швидко переварюють нафту. Нафта, що потрапила в організм, може викликати шлунково-кишкові кровотечі, ниркову недостатність, інтоксикацію печінки, порушення кров'яного тиску. Пари з випаровувань нафти ведуть до проблем органів дихання у ссавців, які знаходяться біля або в безпосередній близькості з масштабними розливами нафти.

Рослини через обмеженість в пересуванні є хорошими об'єктами для спостереження за впливом на них забруднення навколишнього середовища. Опубліковані дані про вплив розливів нафти містять факти загибелі дерев, морської трави, більшості водоростей, сильного та тривалого руйнування від солі рослинності боліт і прісноводних водоймищ; збільшення або зменшення біомаси і активності до фотосинтезу колоній фітопланктону; зміна мікробіології колоній і збільшення числа мікробів. Вплив розливів нафти на основні місцеві види рослин може продовжуватися від декількох тижнів до 5 років залежно від типу нафти; обставин розливу і видів живих організмів, які постраждали.

2.5. Механізм впливу нафтопродуктів на рослини

Найважливішою складовою нафти і нафтопродуктів (до 70 мас.%) є вуглеводні, з яких основну частину складають насичені вуглеводні (алкани і циклоалкани): на їх

частку припадає 60-80% фракцій нафти. Вплив нафтових вуглеводнів має згубну дію на всі елементи екосистеми. Однією з її найбільш вразливих ланок є рослини, так як вуглеводні впливають на них як ґрунт, так і через атмосферу.

Наявні дані щодо впливу нафтопродуктів на рослини дуже суперечливі. Недостатньо вивчене видове різноманіття рослин, здатних рости на нафтозабруднених ґрунтах. Знання ступеня стійкості рослин до вуглеводневого забруднення необхідно для вирішення питань, пов'язаних, з одного боку, з можливістю їх обробітку на забрудненому ґрунті, а з іншого - з використанням для відновлення порушеної ґрунтової родючості (фіторе mediaція).

Нафта і нафтопродукти відносяться до найбільш поширених поллютантів природного середовища, викликаючи істотні зміни в хімічному складі, властивості та структуру ґрунту. Нафта є поширеним техногенним забруднювачем, при розливах якої на тривалий час порушується нормальне функціонування ґрунтової екосистеми, погіршується ґрунтова родючість і різко змінюється інтенсивність та спрямованість окисно-відновних процесів.

Внаслідок прикріплення до субстрату, судинні рослини постійно піддаються дії як глобального, так і локального забруднення[5]. Фітострес, на забрудненій вуглеводнями ґрунті, викликають наступні чинники: 1) фізичні (порушення водно-фізичних властивостей ґрунту, повітрообміну, гідрофобізація ґрунтових частинок, збільшення глибистості ґрунту та ін.); 2) хімічні (безпосередня токсичність УВ і супутніх мікроелементів, зниження доступності поживних речовин і ін.); 3) біологічні (порушення функціонування ґрунтового біоценозу). Незважаючи на актуальність проблеми забруднення ґрунтів вуглеводнями нафтопродуктів, наявні публікації про вплив вуглеводневого забруднення на вищі рослини суші уривчасті і досить суперечливі. [5]

При дослідженні впливу вуглеводневих забруднювачів на життєдіяльність рослин використовують два підходи:

1) експериментальний, що дозволяє з'ясувати основні закономірності росту і розвитку рослин під впливом відомого обмеженого числа досліджуваних факторів і 2) спостереження в природних умовах, що виявляють загальну картину функціонування

фітоценозу при забрудненні вуглеводнями в результаті комплексної взаємодії факторів. Серед визначених показників зростання і розвитку рослин на забруднених вуглеводнями нафтопродуктів ґрунтах можна виділити: 1) візуальні; 2) біометричні та морфологічні і 3) фізіолого-біохімічні та генетичні.

Найбільш чутливими нафтозабрудненого ґрунту є рослини з поверхневою кореневою системою і відсутністю запасів поживних речовин; найбільш стійкими є трав'янисті багаторічні рослини, зазвичай розеткові з великим запасом поживних речовин.

Схожість насіння рослин в умовах забруднення є одним з основних показників, оскільки визначає саму можливість існування рослини. Найбільш токсичні щодо схожості насіння культурних і дикорослих рослин ароматичні та поліароматичні вуглеводні (при концентрації 0,005–0,12% вони викликають депресію схожості насіння аж 100%), а також вуглеводні легких фракцій нафти.[5]

Накопичення біомаси коренів і проростків також є інформативним і часто визначальним параметром зростання і розвитку рослин в умовах забруднення різними поліютантами.

Низкою дослідників відзначалася стимуляція накопичення біомаси рослинами при низьких концентраціях нафти (менше 1%). Однак механізм стимулювання до кінця не з'ясований. Передбачається, що основними причинами цього ефекту можуть бути: 1) вплив стимуляторів росту рослин, виявлених в нафтах; 2) поліпшення умов живлення рослин, обумовлене розкладанням нафтової органіки, що особливо важливо при вирощуванні на малородючих субстратах, позбавлених органічної речовини; 3) збільшення площі живлення вижили рослин і зменшення конкуренції внаслідок розрідження травостою [5].

При забрудненні ґрунту нафтою поряд зі зниженням надземної біомаси дослідники спостерігали і зменшення висоти рослин, зниження довжини листя в довжину і ширину, уповільнення розвитку рослин.[1] У зв'язку з пригніченням росту і розвитку генеративних органів при забрудненні вуглеводнів в надземній масі зернових сильно знижується частка зерна.

Особливий інтерес при вирощуванні рослин представляє вивчення росту коренів, оскільки саме вони знаходяться в безпосередньому контакті із забрудненою ґрунтом і, відповідно, з вуглеводнями і ґрунтовими мікроорганізмами.

Зовнішній вигляд рослин також є універсальною ознакою неблагополуччя рослини. Однак цей показник є неспецифічним і часто суб'єктивним, що може привести до неправильного трактування результатів візуальних спостережень. Більшістю авторів відзначається, що забруднення ґрунту нафтопродуктами веде до погіршення зовнішнього вигляду рослин - спостерігаються сліди опіків, побуріння, некрози листя, особливо у молодих рослин [3].

На підставі фізіолого-біохімічних показників також можна оцінити ступінь стресового впливу на рослинні організми. Одним з таких показників є вміст пігментів в листі. Зниження вмісту загального хлорофілу і хлорофілу а на 20 - 27% і 29 - 42% відповідно відзначено у рослин бобових при забрудненні ґрунту нафтової емульсією, а також зниження вмісту каротиноїдів на 15-25%, загальних розчинних білків і цукрів, нуклеїнових кислот в листі 30-ти денних рослин. Зниження вмісту пігментів відмічалось також і в разі забруднення дизельним паливом 0,000001-0,01%, при цьому концентрація листяного хлорофілу зменшувалася логарифмічно зі збільшенням концентрації забруднювача.

Крім кількісного зниження вмісту фотосинтетичних пігментів при вуглеводневому забрудненні показано також зниження фотосинтетичної активності в 2 рази при забрудненні ґрунту легкою метаново-нафтенною нафтою в порівнянні з рослинами на незабрудненому ґрунті.

Таким чином, забруднення ґрунту вуглеводнями викликає зміни в структурі рослинного покриву, зменшує видове різноманіття рослин або викликає їх повне знищення, значно послаблює ріст і розвиток рослин, відзначаються деякі морфологічні зміни окремих органів і некрози листя, запізнюються фази вегетації. Однак ступінь стійкості видів до забруднення внаслідок різного анатомічного, морфологічної будови рослин і їх органів, фізіолого-біохімічних і генетичних особливостей, істотно відрізняється. Пошук і дослідження стійких рослин, здатних до зростання та розвитку в умовах вуглеводневого забруднення різної хімічної природи,

дозволить з'ясувати механізми стійкості і використовувати дані рослини в рекультивації ґрунтів.

2.6. Методи визначення стійкості рослин

Стійкість рослин до стресових чинників характеризує здатність рослинних організмів повноцінно здійснювати свої основні життєві функції в несприятливих умовах зовнішнього середовища, а міра стійкості («висока», «слабка» і т.д.) відображає кількісну сторону цієї здатності.

Розрізняють біологічну і агрономічну стійкість.

Біологічна стійкість характеризує ту межу стресового навантаження, при якій рослини ще здатні утворювати життєздатне насіння (функція збереження виду як біологічної одиниці); вона виражається кількісно в одиницях виміру діючого на рослини стресора (температури, концентрації речовини в середовищі, водного потенціалу і т. д.).

Агрономічна стійкість відображає ступінь зниження врожаю корисного продукту рослин під впливом стресової дії середовища; вона виражається в частках зміни врожаю рослин під впливом діючого на них стресора (відсотки або інші одиниці, які характеризують відношення продуктивності рослин при стресі до врожайності їх же за відсутності стресового натиску). Оскільки при різній напруженості одного і того ж стресового чинника і продуктивність рослин змінюється також по-різному, то при порівнянні агрономічної стійкості різних сортів або видів рослин між собою їх оцінка має проводитися за однакового стресового навантаження.

Встановлено, що абсолютна величина стійкості (як біологічної, так і агрономічної) одного і того ж сорту під впливом різноманітних умов довкілля, при яких розвиваються рослини, істотно змінюється. Тому для порівняння стійкості різних видів або сортів рослин слід орієнтуватися не на абсолютну (що змінюється в різних циклах оцінки), а на відносну стійкість (відмінності рівня стійкості сортів відносно один одного, приналежність їх до певних груп стійкості).

Не зважаючи на те, що властивий кожному сорту, виду або навіть окремим рослині рівень стійкості до дії стресорів є генетично контрольованим і спадкоємною ознакою, ця ознака є потенційною. В оптимальних умовах ця ознака прихована і проявляється лише тоді, коли рослини опиняються під впливом стресового фактора. Тому для діагностики стійкості однією з необхідних умов є створення певного впливу на досліджувані рослини тим стресовим чинником, стійкість до якого хочуть визначити. Ці стресові умови мають назву провокаційного фону. У разі оцінки посухостійкості рослини поміщають в умови водного дефіциту, при оцінці морозостійкості їх витримують при дуже низькій температурі, при оцінці стійкості до захворювань - створюються сприятливі для зараження рослин умови - інфекційний фон. У ряді випадків цей стресовий вплив проводиться безпосередньо в процесі самої роботи з оцінки як елемент методу діагностики.

Важливим для діагностики пунктом є така умова, що стійкість будь-якого рослинного організму змінюється кількісно в онтогенезі - вона найнижча в молодому віці (проростки, сходи), потім поступово і істотно підвищується до дозрівання насіння, але в період формування гаметофіту стійкість рослини ненадовго різко знижується. З цієї загальнобіологічної закономірності випливає, що при порівнянні стійкості до стресів різних рослинних об'єктів (організмів, сортів, видів) необхідно проводити оцінку на однаковому за віком матеріалі.

Так, на рівні біологічної організації організму (за репродуктивної фази і формуванні елементів продуктивності та врожаю) механізми адаптації рослин доповнюються взаємодією органів, яка проявляється у змінах транспорту і розподілу потоків води, пластичних речовин, гормонів і т.д. по органам рослини при стресах.

При проведенні оцінки стійкості сортів будь-якими методами «клітинного» рівня повинна бути досить велика біологічна повторність при відборі проб, щоб якомога точніше відобразити всю популяцію (сорт), а не яку-небудь її «крайову ділянку». Зазвичай ця повторність повинна бути не менше ніж 3-5-кратною, а в кожному повторенні, крім того, беруться частини рослини (листя або ін.) з декількох рослин. При цьому результати оцінки слід піддавати статистичній обробці.

Для оцінки порівняльної стійкості будь-якими методами треба підбирати такі режими дії стресового чинника, при яких відмінності в стійкості оцінюваних об'єктів між собою мають найбільшу амплітуду (диференційні умови). Нерідко для сортів різних груп стійкості вони бувають різними, що викликає необхідність проводити оцінку паралельно на декількох режимах. Велике значення в цих випадках має включення в оцінюваний набір також сортів-класифікаторів.

Найбільш повне і точне уявлення про стійкість сорту може дати прямий метод оцінки стійкості - оцінка стійкості в польових дослідженнях. При цьому методі враховується депресія врожаю (або ступінь виживання рослин) під впливом прояву стресу в природних умовах середовища. Однак в природній обстановці стресове навантаження змінюється з року в рік, що надовго затягує терміни оцінки. Іноді буває важко або навіть неможливо створити два фони вирощування (оптимальний і екстремальний), що є необхідним для діагностики стійкості.

Значною мірою всі ці труднощі і недоліки можна усунути, застосовуючи для оцінки стійкості рослин вегетаційні дослідження, особливо з використанням вже широко доступною фітотронах техніки.

Для масової діагностики стійкості рослин широко використовуються непрямі методи оцінки стійкості - різноманітні лабораторні методи оцінки, що засновані на врахуванні дії розглянутих вище механізмів адаптації рослин до стресорів. Практична цінність і рамки використання будь-якого лабораторного методу діагностики визначаються тим, якою мірою він відповідає декільком загальним вимогам. Найбільш істотними з них є наступні:

- 1) диференціююча здатність методу визначається тим, наскільки достовірно і чітко вдається при оцінці розділити за рівнем стійкості близько споріднені об'єкти (сортів однієї культури або навіть одного екотипа, рослини з однієї сортової популяції). Нерідко той чи інший прийом оцінки, добре розділяє по стійкості контрастні види рослин, буває не в змозі диференціювати за групами стійкості різні сорти однієї культури, що знижує його придатність для селекційних і рослинницьких робіт;

2) достовірність оцінки за допомогою обраного методу залежить від того, наскільки сильно корелює з істинною стійкістю рослин фізіологічний ознака, що лежить в основі даного діагностичного способу. Від достовірності методу залежить ступінь збігу результатів оцінки одного і того ж набору сортів в повторних циклах діагностики;

3) присутність в методиці кількісного критерію обліку, придатного для точного інструментального вимірювання. Це надає методу об'єктивність на відміну від глазомірної, навіть балової, оцінки, що містить елемент суб'єктивізму.

4) технічна (інструментальна) база методу, від якої часом залежить навіть сама можливість його застосування в тому чи іншому закладі.

4) ступінь трудомісткості, тривалість оцінки і пропускна здатність методу в значній мірі впливають на застосовність того або іншого способу або для масової діагностики великих наборів сортів, або тільки для характеристики невеликого числа оцінюваних об'єктів.

Розглядаючи конкретну сутність тих методичних підходів, які здатні найбільш вірогідно відобразити властиву рослині ступінь стійкості, підкреслимо наступне. Одна з функцій рослини, яка найбільш повно характеризує цю ознаку, - інтенсивність ростових процесів, інтегрально відображає всю сукупність метаболічних змін при будь-якому стресі. Причому зазначений параметр (інтенсивність росту) дуже чітко і швидко реагує на різні зміни умов середовища. Тому не випадково, що багато сучасних методів діагностики стійкості рослин базуються на обліку саме ростових показників. Найчастіше такий підхід використовується при оцінці стійкості рослин в фазу проростків, коли ростові параметри можна легко виміряти, особливо при застосуванні так званого рулонного способу пророщування насіння. Більше того, в подібних умовах принципово цілком можливо здійснити автоматизацію реєстрації та обробки безлічі параметрів для оцінки великого числа об'єктів, що може різко підвищити масштаби і скоротити трудомісткість робіт при масовій діагностиці стійкості.

2.7. Висновки до розділу

Отже, за останній час поруч із морфолого-анатомічними і фізіолого-біохімічними методами оцінки стійкості рослин до стресових чинників широкого поширення набули біотехнологічні підходи.

В будь-якій біосистемі, здатній до гіперкомпенсаційної відповіді, існує нереалізований в нормальних умовах потенціал стійкості, що забезпечується гормезисними ефектами.

Будь-який атом, молекула або більш високоорганізована структура можуть бути мішенню (під мішенями слід розуміти структури біологічного об'єкта, які первинно (в першу чергу) взаємодіють зі стресором). Відповідно, первинні механізми – це процеси, які запускаються первинною взаємодією стресового фактора з мішенню. До наслідків їх роботи слід віднести так звані «шокові» структури, тобто структурно-функціональні утворення, які виникли на всіх рівнях інтеграції біологічних об'єктів, що відповідають за гіперадаптивну відповідь.

Кожен рівень структурно-функціональної організації забезпечує свій «компонент» стійкості. Механізмів адаптації стільки, скільки систем (рівнів) відновлення. Чим вищий рівень організації системи, тим віща її стійкість і, відповідно, більші адаптивні можливості.

Нафта і нафтопродукти відносяться до найбільш поширених поллютантів природного середовища, викликаючи істотні зміни в хімічному складі, властивості та структуру ґрунту. При дослідженні впливу вуглеводневих забруднювачів на життєдіяльність рослин використовують два підходи:

- 1) експериментальний
- 2) спостереження в природних умовах.

Схожість насіння рослин в умовах забруднення є одним з основних показників, оскільки визначає саму можливість існування рослини.

РОЗДІЛ 3.
ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ АДАПТАЦІЙНИХ
ВЛАСТИВОСТЕЙ САЛАТУ ДО ПЕРЕДПОСІВНОЇ ГІПЕРТЕРМООБРОБКИ
ТА ВПЛИВУ НАФТОПРОДУКТІВ

Метою дослідження було встановлення впливу обробки насіння салату за температури 60 С⁰ на ростові показники проростків.

Насіння салату попередньо було термооброблене за температури 60 С. Час обробки – 1 хв, 3 хв. та 5 хв. Після чого було просушене протягом 1 доби. З цією метою, необхідна кількість насіння салату (210 шт.) була загорнута у фільтрувальний папір у вигляді конверту. Далі занурювалась у нагріту до температури 60 С⁰ воду на необхідний проміжок часу. Після завершення термостатування конверти з насінням після термостатування, просушувались за нормальних температурних умов (у розгорнутому вигляді) протягом доби.

Далі насіння салату висівалося в ростильні на зволоженому водою фільтрувальний папір у кількості 210 шт. (рис. 1).

Було підготовлено 4-ри ростильні:

- 1 – контрольна проба (насіння салату без термообробки);
- 2 – насіння салату після термообробки протягом 1 хв.;
- 3 – насіння салату після термообробки протягом 3 хв.;
- 4 - насіння салату після термообробки протягом 5 хв..



Рис. 3.1. Ростильні із підготовленим до пророщування насінням салату.

Після чого ростильні були розміщені у пакеті для збереження необхідного рівня вологості, а потім розміщені у термостаті для пророщування за температури 22 С.



Рис. 3.2. Термостатування досліджуваних зразків

Матеріали та методи: насіння салату, ростильні, дистильована вода, фільтрувальний папір.

Результати: на п'яту добу після пророщування було визначено: схожість, масу сирої речовини пророщених паростків салату, довжину їх стебла та кореню (рис. 2).

Результати вимірювання представлені у табл. 3.1. та на рис. 3.4-3.5.

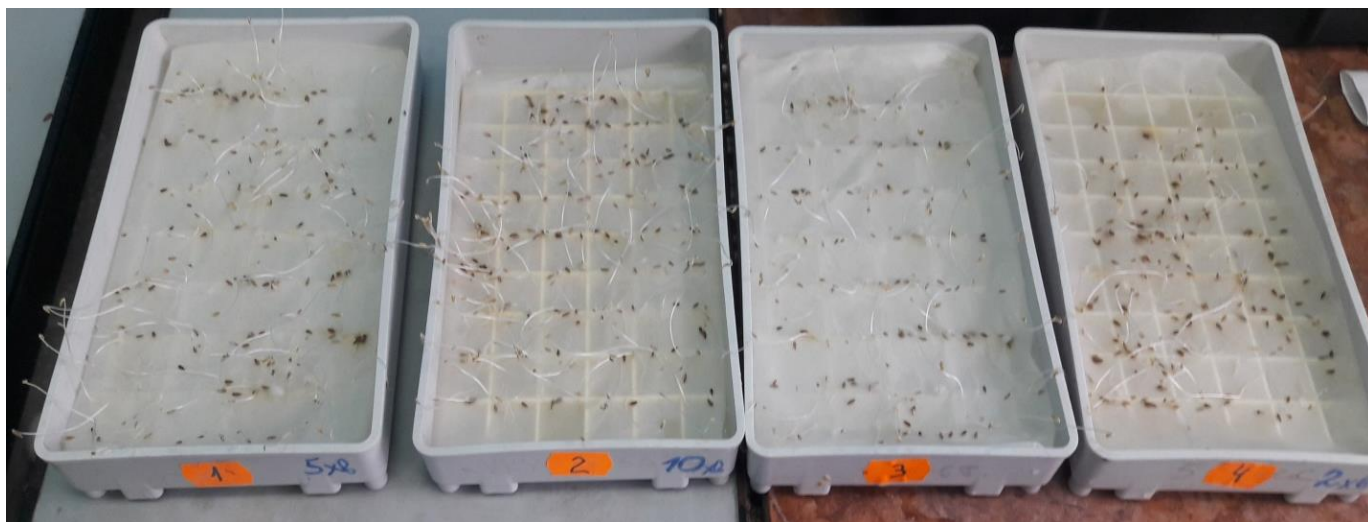


Рис. 3.3. Ростильні на 5-ту добу пророщування насіння салату

Таблиця 3.1

Результати експериментальних досліджень 5-ти добових проростків салату

№ з/п	Час обробки, хв.	Схожість, %	Маса сирої речовини проростка, г	Маса сухої речовини проростка, г	Довжина кореня, см	Довжина стебла, см	Загальна довжина проростка, см
1	0	48	1,511	0,78	2,05	3,9	5,95
2	1	50	1,802	0,86	2,2	4,2	6,4
3	3	34	1,022	0,57	2,0	3,75	5,75
4	5	28	0,865	0,44	2,1	4,6	6,7

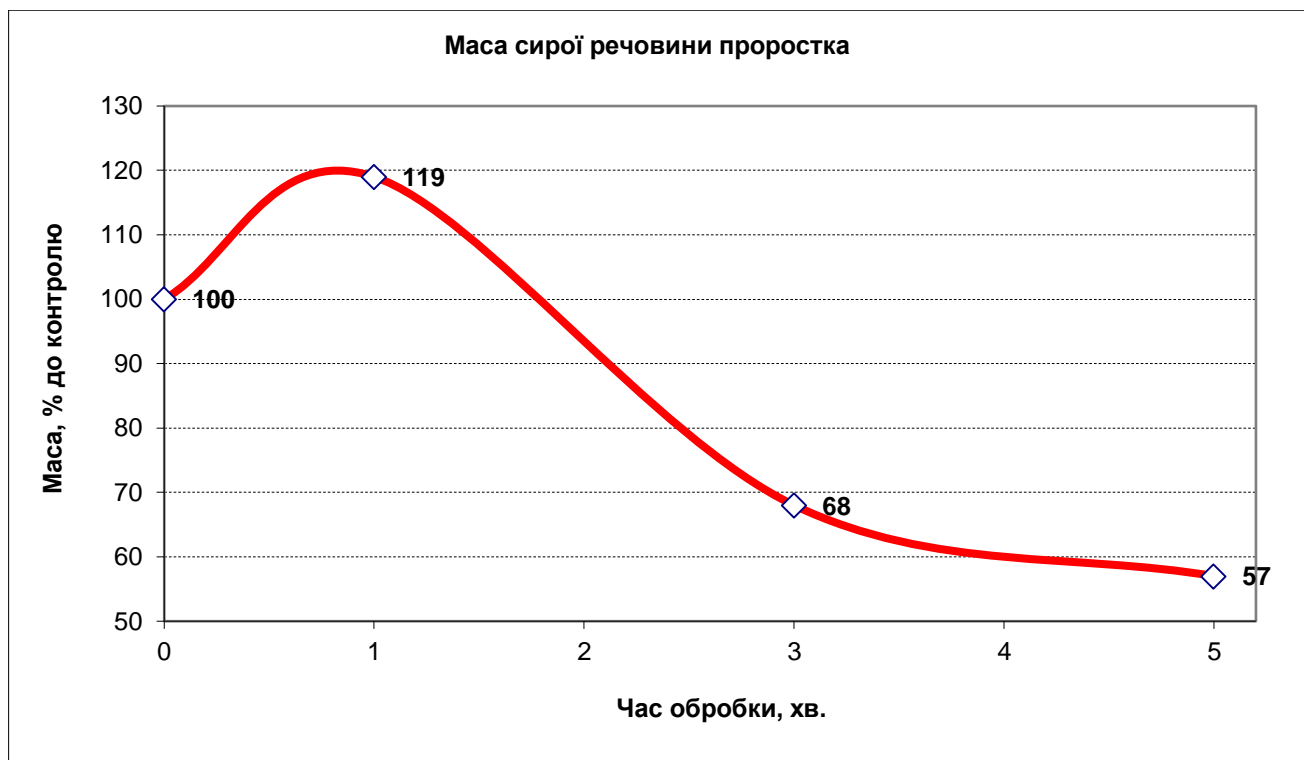


Рис. 3.4. Залежність маси сир'ї речовини 5-ти добових проростків салату

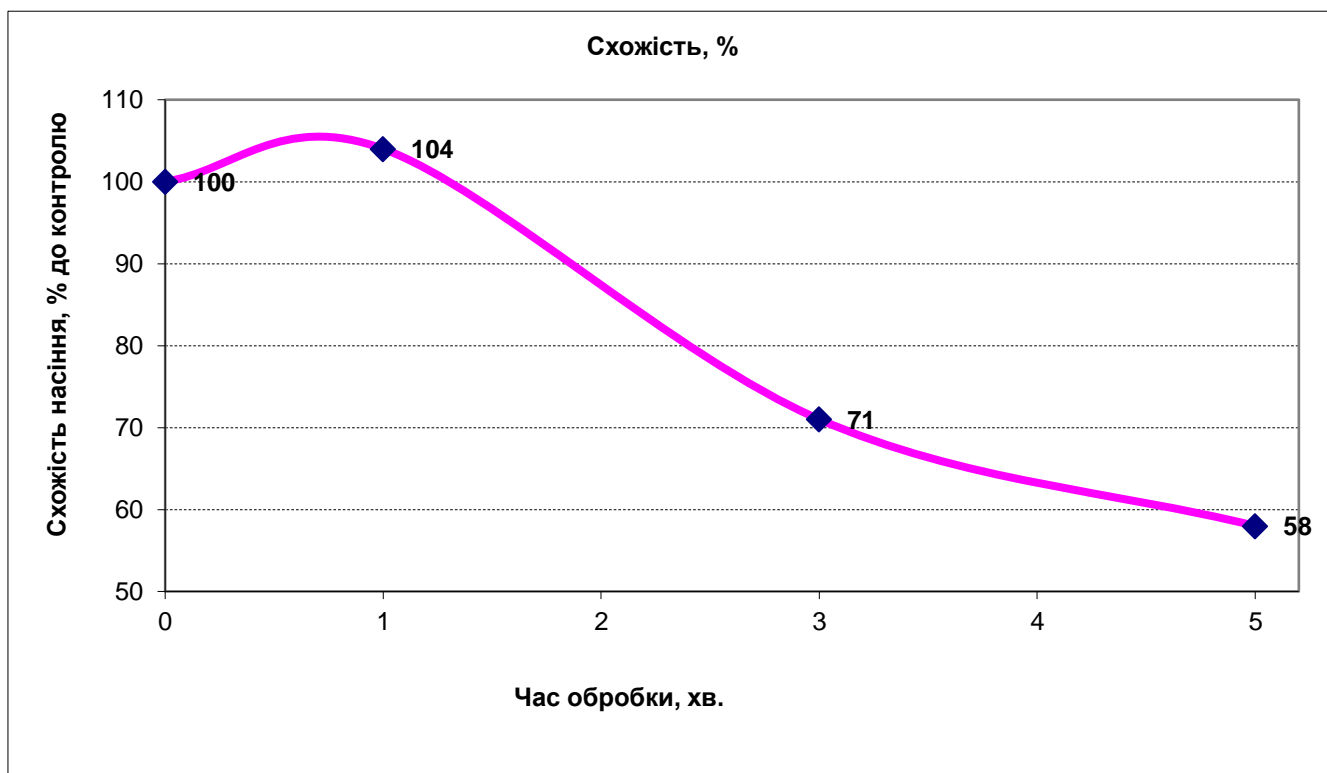


Рис. 3.5. Залежність схожості 5-ти добових проростків салату від часу термообробки

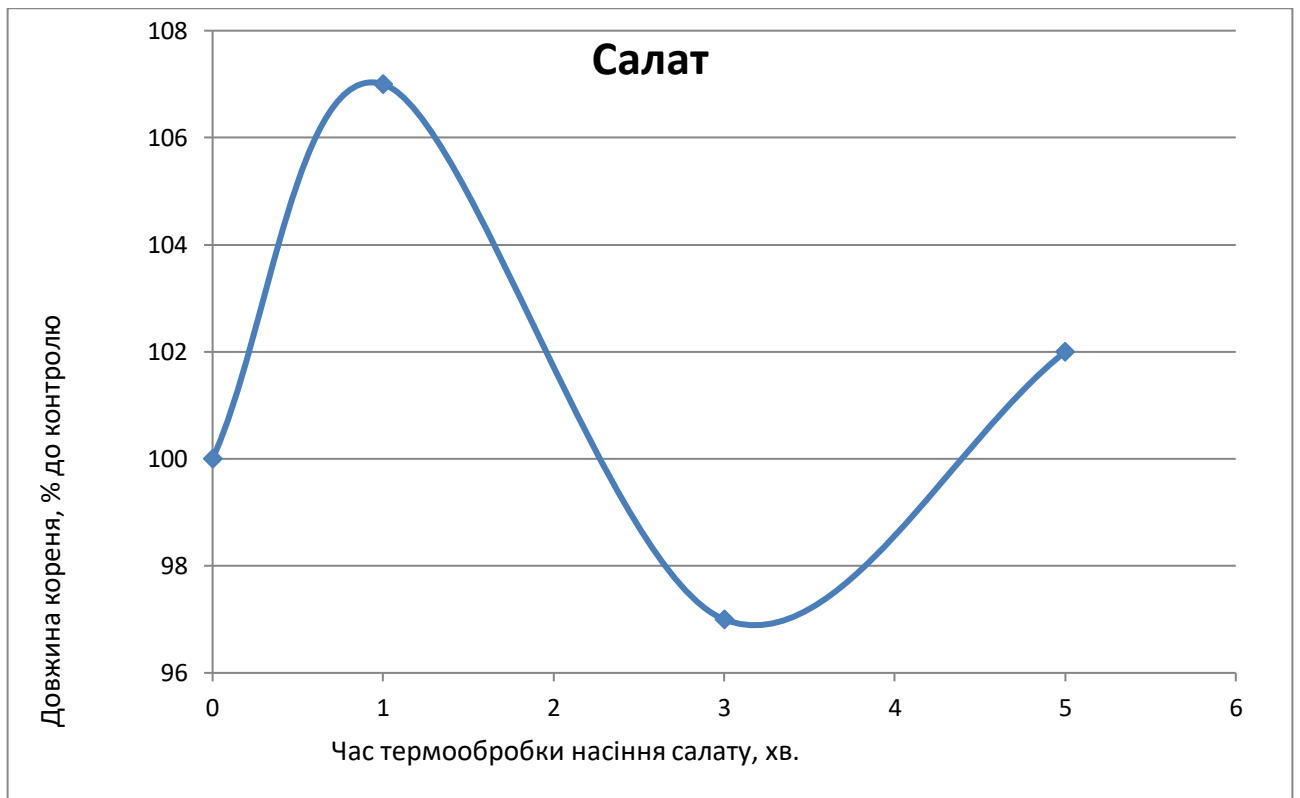


Рис. 3.6. Залежність довжини кореня 5-ти добових проростків салату від часу термообробки

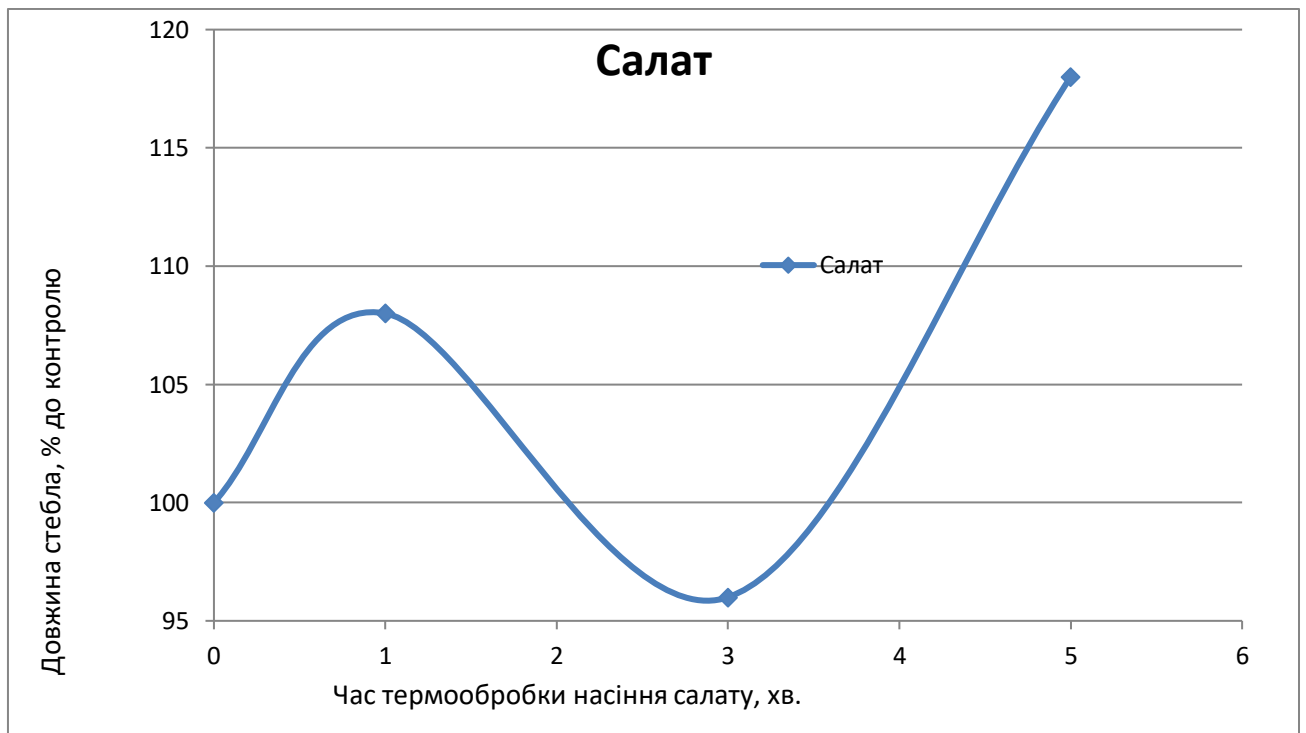


Рис. 3.7. Залежність довжини стебла 5-ти добових проростків салату від часу термообробки

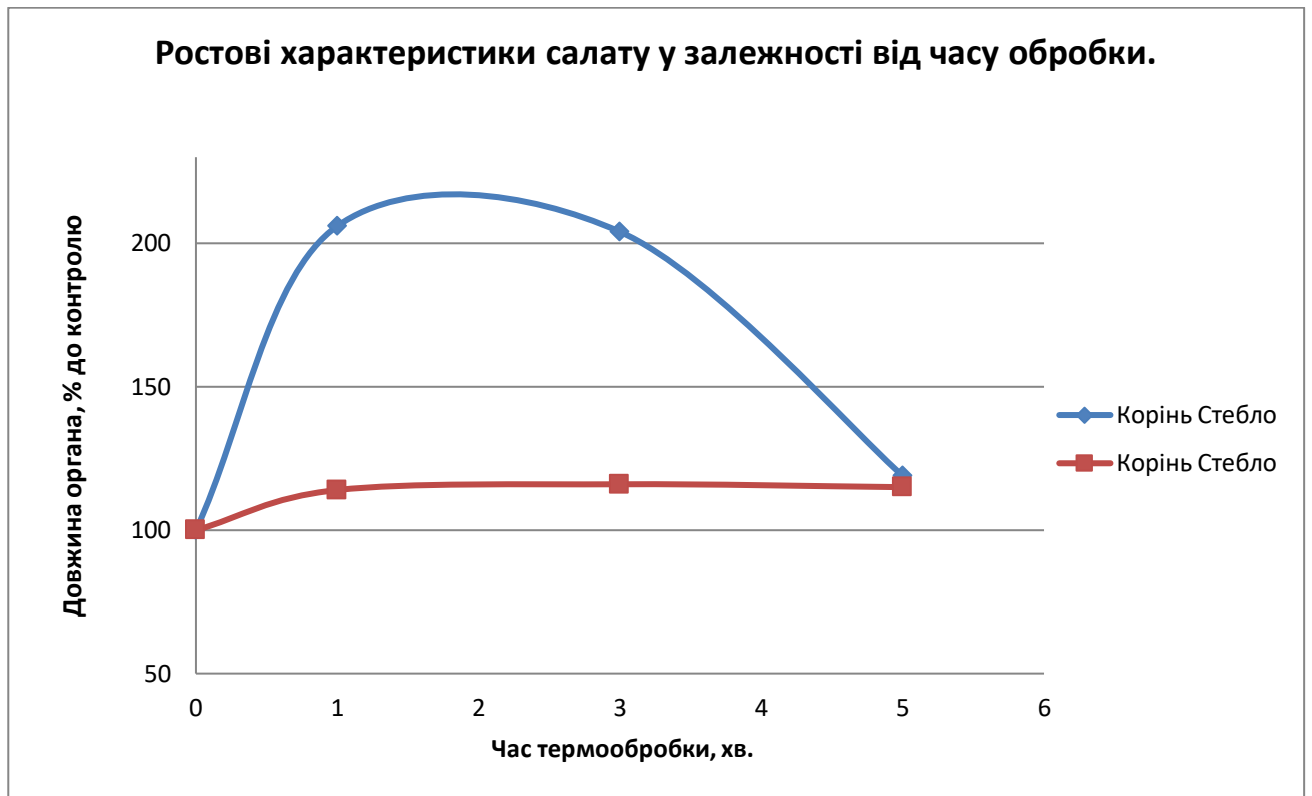
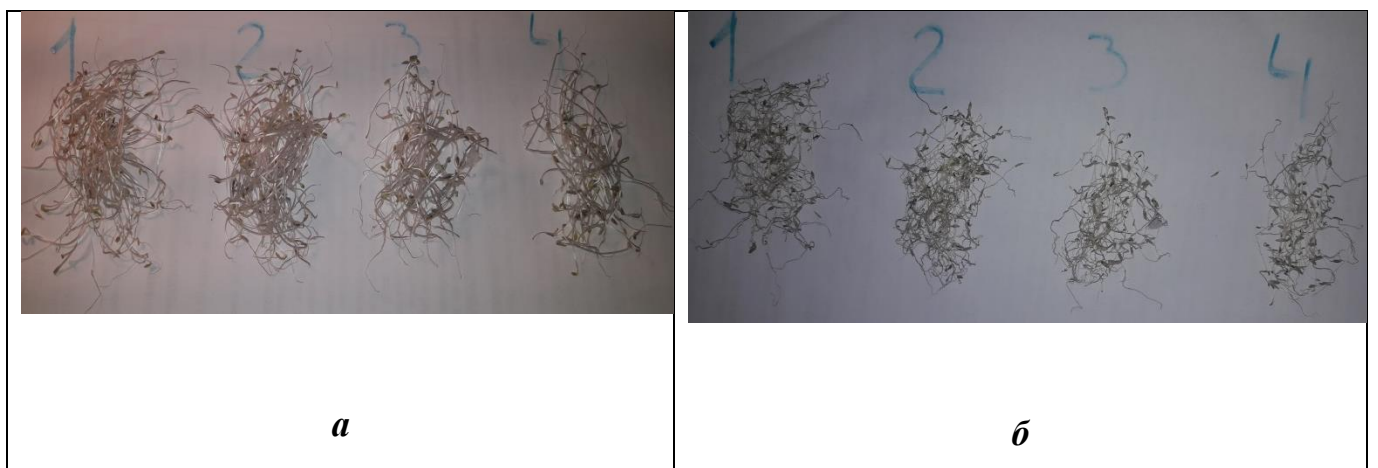


Рис. 3.8. Порівняльна характеристика ростових характеристик салату у залежності від часу обробки

На рис. 3.9 відображено зовнішній вигляд проростків салату до та після висушування.



Рослини до (а) та після висушування (б)

Рис. 3.9. Зовнішній вигляд проростків салату до (а) та після висушування (б)



Рис. 3.10. Залежність маси сухої речовини 5-ти добових проростків салату від часу термообробки

З метою встановлення впливу абіотичних факторів на процес адаптації рослин, нами було проведено аналогічні експериментальні дослідження з використанням у якості субстрату ґрунту, забрудненого нафтопродуктами. Час обробки становив 1 хв, за якої попередні результати наших експериментальних досліджень продемонстрували ефект гормезису.

Таблиця 3.2

Ростові характеристики термостатованих проростків салату, пророщеного на забрудненому нафтопродуктами ґрунті

№ проби	Ростові характеристики, см	
	Довжина кореня	Довжина стебла
Насіння протермостатоване 1 хв. за температури 60 °С		
1 – контроль	1,25	4,9
2 – 1 ОДК	1,44	5,29
3 – 10 ОДК	1,26	4,78
4 – 100 ОДК	0,65	1,67

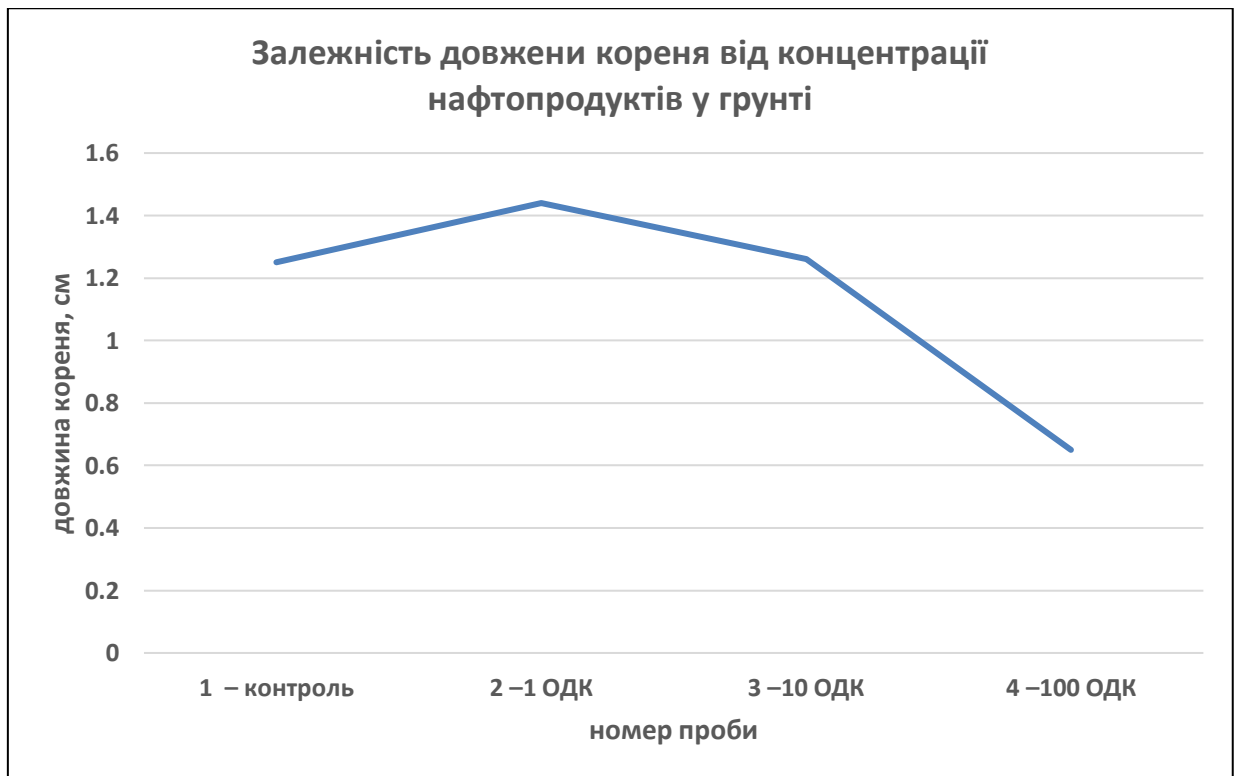


Рис. 3.11. Залежність довжини кореня від концентрації нафтопродуктів у ґрунті

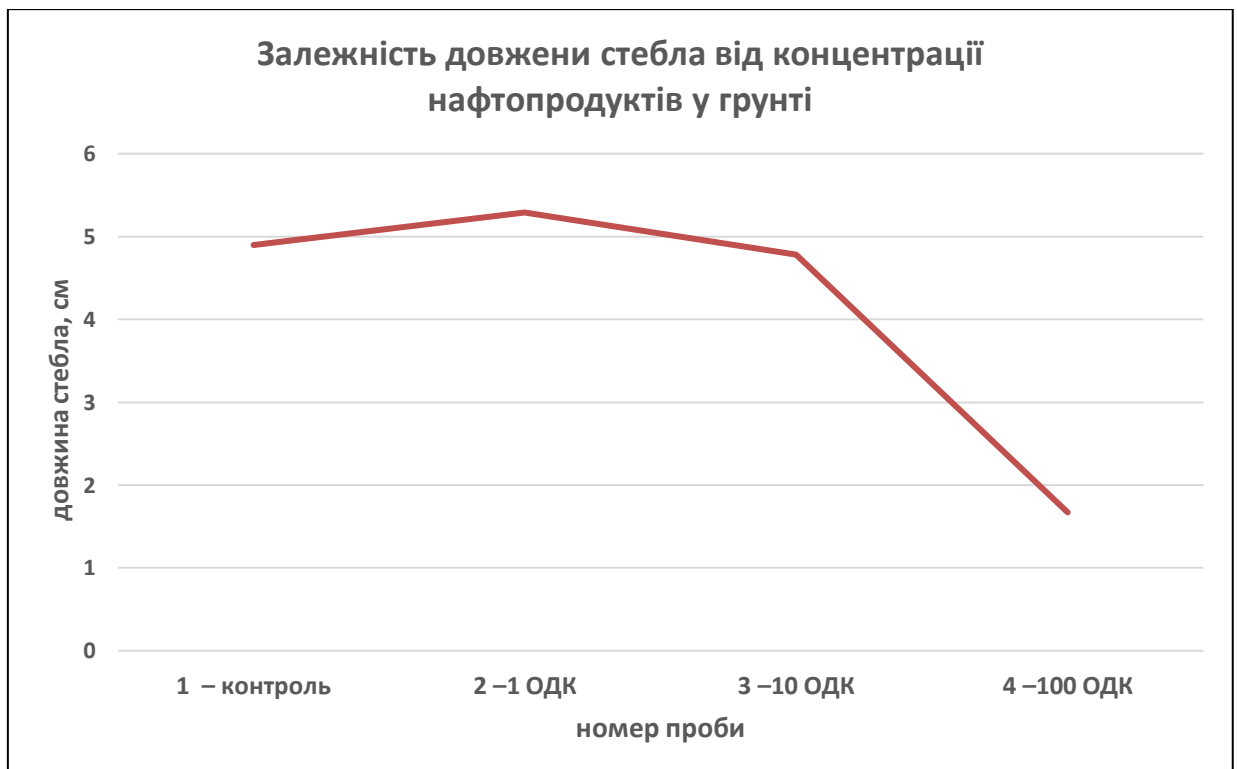


Рис. 3.12. Залежність довжини стебла від концентрації нафтопродуктів у ґрунті

Аналізуючи отримані результати, можемо зробити висновок про те. Що за концентрації 1 ОДК спостерігається стимуляція ростових характеристик салату, пророщеного на забрудненому авіаційним керосином ґрунті.

Висновки до розділу

Відповідно до стандартних параметрів, що фіксуються під час застосування для біотестування салату, а саме, пригнічення росту корінців по відношенню до контролю та відсоток проростання насіння можна зробити висновок, що спостерігається ефект стимуляції росту коренів проростків салату, що отримані з насіння, обробленого протягом 1 хв. за температури 50 С⁰, що свідчить про ефект гормезису. Більший час обробки насіння спричиняв помітне інгібування за вказаними параметрами. Стимуляція стебла при обробці протягом 1 хв. – безпосередня, а при 5 хв. – опосередкована, тобто відбувається за рахунок інгібування кореня.

Аналізуючи отримані результати, можемо зробити висновок про те. Що за концентрації 1 ОДК спостерігається стимуляція ростових характеристик салату, пророщеного на забрудненому авіаційним керосином ґрунті. Тому, важливим при використанні салату з метою біотестування, важливим є врахування можливої адаптації до дії певного типу хімічного забруднення.

ВИСНОВКИ

Отже, вивченням різноманіття проявів адаптації займається наука адаптологія, центральним теоретичним питанням якої є аналіз загальних і індивідуальних (фенотипічних) механізмів перетворення неадаптованого до середовища організму в адаптований до нього. Адаптація рослин до різноманітних, зокрема стресових, умов навколишнього середовища, є однією з центральних проблем сучасної теоретичної і практичної біології.

Стрес — це неспецифічна нейрогуморальна відповідь організму на дію несприятливих факторів навколишнього середовища, які порушують його рівновагу(гомеостаз). Фактори, вплив яких може стати причиною такої відповіді організму, називають стресовими(стресорами). Виокремлення явищ, сукупність яких складає стрес, ускладнюється тим, що за дії стресорів відбуваються, по-перше, пошкодження, що виявляються на різних рівнях структурної і функціональної організації рослини, по-друге, мають місце реакції-відповіді, що дозволяють рослинам пристосовуватися до нових умов.

В даний час нафтопродукти є одним з основних забруднювачів навколишнього середовища антропогенного походження. Небезпека даного забруднювача, перш за все, пов'язана з високою чутливістю до нього вищих рослин, які, до того ж, займають ключове положення практично у всіх наземних екосистемах.

Відповідно до стандартних параметрів, що фіксуються під час застосування для біотестування салату, а саме, пригнічення росту корінців по відношенню до контролю та відсоток проростання насіння можна зробити висновок, що спостерігається ефект стимуляції росту коренів проростків салату, що отримані з насіння, обробленого протягом 1 хв. за температури 60 С⁰, що свідчить про ефект гормезису. Більший час обробки насіння спричиняв помітне інгібування за вказаними параметрами. Стимуляція стебла при обробці протягом 1 хв. — безпосередня, а при 5 хв. — опосередкована, тобто відбувається за рахунок інгібування кореня.

Аналізуючи отримані результати, можемо зробити висновок про те, що за концентрації 1 ОДК спостерігається стимуляція ростових характеристик салату, пророщеного на забрудненому авіаційним керосином ґрунті. Тому, важливим при використанні салату з метою біотестування, важливим є врахування можливої адаптації до дії певного типу хімічного забруднення.

СПИСОК БІБЛІОГРАФІЧНИХ ПОСИЛАНЬ ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Чупахіна Г.Н., П.В. Масленников Адаптація рослин до нафтового стресу . *Екологія*. 2004. №5. С. 330-335.
2. Шілова І.І. Біологічна рекультивация нафтозабруднених земель в умовах тайгової зони. *Відновлення нафтозабруднених ґрунтових екосистем*: зб. ст. М. : Наука, 1988. С. 159-168.
3. Невзоров М.О шкідливий вплив нафти напочве і рослини . *Изв. вузів. Лісовий журнал*. 1976. №2. С. 164-165.
4. Кулагін Н.В., Н.С. Архіпова, І.П. Бреус Оцінка фітотоксичності УВ різної хімічної природи при їх прямому контакті з насінням і опосередковано через ґрунт. *Вісник ТГГПУ*, 2011. №4. С.70-76.
5. Кірсєва Н.А., Е.М. Тарасенко, М.Д. Бакаєва Детоксикація нафтозабруднених ґрунтів під посівами люцерни (*Medicago sativa* L.) *Агрохімія*. 2004. № 10. С 68-72.
6. Колупаєв Ю. Є. Основи фізіології стійкості рослин: Курс лекцій. Харків: Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, 2010. 121 с.
7. Колупаєв Ю. Є., В. Ю. Карепць Активні форми кисню і стресовий сигналінг у рослин. Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, Харків: 2014. (86; 4). С. 1–35.
8. Нестеренко О. Г. Модифікація радіобіологічних реакцій рослин гороху (*pisum sativum* l.) абіотичними стресорами : дис. канд. біол. наук. Київ, 2019. 157 с.
9. Павлов С. Є. Адаптація. М., «Паруса», 2000. 282 с.
10. Кордюм Є. Л. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях.: *Наукова думка*, 2003. 278 с.
11. Генкель П. А. Пути и перспективы развития физиологии жаро-, засухоустойчивости культурных растений. М.: Наука, 1982. 279 с.

12. Генкель П. А. Адаптация растений к экстремальным условиям окружающей среды. *Физиол. раст.*, 1978. 25 №5 С. 889-902.
13. Костюк А. Н., Михеев А.Н. Проблема фенотипического стресса и адаптация у растений. *Физиол. и биохим. культ. раст.* 1997. 29 №2. С. 81-91.
14. Левонтин Р.К. Эволюция. Адаптация. М.:*Мир*, 1981. С. 241-264
15. Гродзинський Д. М. Адаптивна стратегія фізіологічних процесів рослин . К.: *Наукова думка*, 2013. 301 с.
16. Горбань А.Н., Манчук В.Т., Петушкова (Смирнова) Е.В. Динамика корреляций между физиологическими параметрами при адаптации и эколого-эволюционный принцип полифакториальности. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.10 . Л.: *Гидрометеоиздат*, 1987. С. 187-198.
17. Барабой В.А. Механизмы стресса и перекисное окисление липидов / *Успехи современной биологии*. 1991. Т. 111. Вып. 6. С. 923-932.
18. Лекавичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: *«Мокслас»*, 1986. 273 с.
19. Михеев А. Н. Гиперадаптация. Стимулированная онтогенетическая адаптация растений К.: *Фитосоциоцентр*, 2016. 423 с.
20. Михеев А. Н. Малые «дозы» радиобиологии. Моя маленькая радиобиологическая вера. К.: *Фитосоциоцентр*, 2016. 371 с.
21. Веселова Т. В. Стресс у растений (Биофизический подход). М. : Изд-во Моск. ун-та, 1993. 144 с.
22. Полевой В. В. Физиология растений М. : Высш. школа, 1989. 416 с.
23. Филиппович И. В. Феномен адаптивного ответа клеток в радиобиологии / *Радиобиология*. 1991. Т. 31. В. 6. С. 803-813.
24. Альтергот В. Ф. Действие повышенной температуры на растения в эксперименте и природе М. : Наука, 1981. 56 с.
25. Михеев А.Н. Модификация онтогенетической адаптации. К.: *Фитосоциоцентр*, 2018. 369 с.

26. Тарчевский И.А. Процессы деградации у растений / *Соросовский образовательный журнал*, 1996, №6. С. 13-19.

27. Усманов И.Ю. Функциональный анализ типов адаптивных стратегий растений. Автореф. докт.дис., Киев, 1988. 36 с.