

С. С. Руденко, Т. В. Филипчук, член-кореспондент НАН України  
І. Г. Ємельянов

## Деякі особливості перебігу закону толерантності Шелфорда у рослинних організмів

*Показано, що криві толерантності материнських рослин арніки гірської (Arnica montana L.) до різних доз нефундаментальних екологічних чинників підпорядковуються складним залежностям, які описуються регресійними рівняннями, що містять поліноми 4–6-го степенів. Криві росту та розвитку дочірніх рослин в основному мають параболічний симетричний характер.*

Минуло 95 років від дня виходу в світ праці В. Шелфорда “Тваринні угруповання в помірній зоні Америки” [1], де вперше було сформульовано закон толерантності організмів до дії екологічних чинників. З того часу в усіх підручниках з екології, навіть далеко за межами США, як ілюстрація до закону толерантності Шелфорда наводиться крива нормального розподілу. Вона є незмінним атрибутом усіх вітчизняних підручників, навчальних посібників та довідників з екології. Водночас, незважаючи на незаперечність суті самого закону, нами було виявлено певні неузгодженості, які стосуються характеру кривої, що ілюструє закон.

Згідно з висновками роботи [2], нормальна крива симетрична відносно прямої  $x = a$  і при  $x \rightarrow \pm\infty$  необмежено наближається до осі абсцис (ця вісь є асимптотою кривої). Виникає питання, чому переважна більшість авторів, всупереч алгебраїчним правилам, ілюструє толерантність організмів на градації факторів *кривою нормального розподілу, яка своїми кінцями торкається осі абсцис (що є грубою математичною помилкою)*. На нашу думку, причиною цього є незаперечний факт, що за критичними значеннями починається “зона смерті”, тобто врешті-решт в якійсь із точок прояви біологічної активності повинні зовсім припинитися або принаймні знизитися до нуля. Спроба авторів це продемонструвати нашою вважається на відсутність такої властивості у функції нормального розподілу. Натомість, як зазначалося вище, крива нормального розподілу ніколи не набуває нульових значень.

У силу цих неузгодженостей постає питання, який вигляд має крива, що ілюструє закон Шелфорда в інтерпретації самого автора? Аналіз оригіналу праці В. Шелфорда [1] дозволив з'ясувати, що сам автор закону не використовував для його ілюстрації жодної графічної математичної залежності, а обмежився лише такою схемою:

Мінімальна межа стійкості	Зона оптимуму	Максимальна межа стійкості
Відсутність		⇐ Спадання
		Місцепроживання
		Спадання ⇒
		Відсутність
		або центр поширення,
		найбільша ясність

Тоді виникає друге питання, хто з авторів вперше запропонував графічну ілюстрацію до закону Шелфорда у вигляді кривої? Наш пошук засвідчив, що таким автором можна вважати Ф. Рутнера [3], який екстраполював закон Шелфорда на фізіологічні функції організму, такі як інтенсивність росту та розмноження (рис. 1). Для ілюстрації залежності біологічної активності організму від дози чинника Ф. Рутнер вперше запропонував *параболічну криву, гілки якої йдуть стрімко вниз і торкаються осі абсцис*, що не суперечить

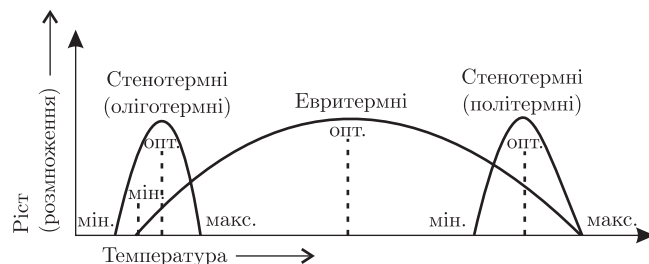


Рис. 1. Порівняння відносних меж толерантності стенотермних і евритермних організмів, за Ф. Рутнером [3]

визнаним математичним правилам. При цьому слід зауважити, що якщо крива нормального розподілу відноситься до умовних функцій, то парабола — до функцій, які описують справжні функціональні залежності.

Водночас парабола є симетричною функцією і через це не може описати дії на організм низки чинників. Можна погодитися, що у випадку фундаментальних факторів крива дійсно може бути симетричною. Адже в даному випадку для організму шкідливим буде як нестача фактора, так і його надлишок. При цьому можна очікувати, що дефіцит або повна відсутність ксенобіотиків, інших шкідливих чи непотрібних, або суто регуляторних чинників, не матиме такої самої ваги, як їхня надпорогова кількість. Лівий кінець кривої толерантності організмів до таких факторів ніколи не торкатиметься осі абсцис. Правий кінець, який відповідає дуже високим значенням чинника, очевидно, може опускатися до осі абсцис.

Отже, вплив на організм чужорідних або інших шкідливих факторів повинен описуватися функціями вищих степенів, ніж друга (тобто параболічна). Найбільш простим і точним способом отримання таких функцій є метод степеневих ортогональних поліномів Чебишева [4]. Останній дозволяє отримати великий арсенал моделей, головна відмінність яких — відсутність асимптот (верхньої і нижньої). Гілки таких функцій продовжуються без поступового наближення до будь-якої межі та без припущення, що вони досягнуть цієї межі (асимптоти) при нескінченному збільшенні аргументу.

Нами висувається гіпотеза: вплив на організм фундаментальних екологічних факторів описується симетричною (параболічною) кривою толерантності, тоді як апроксимація впливу інших чинників матиме характер складних асиметричних кривих, які описуються не лише поліномом другої степені, а й поліномами більш високих степенів.

Для перевірки цієї гіпотези проведено дослідження, метою яких було отримання справжніх функціональних залежностей на основі ортогональних степеневих поліномів Чебишева для ілюстрації впливу на модельний рослинний організм (*Arnica montana* L. у культурі *in vitro*) алюмінію та ультрафіолету — екологічних чинників, які не відносяться до фундаментальних.

Оскільки відтворення *A. montana* в культурі *in vitro* відбувається шляхом мікроклонування, то крім перевірки головної гіпотези досліджувалась специфіка кривих, які віддзеркалюють вплив обраних чинників на материнський та дочірні (мікроклони) організми.

**Матеріали та методи досліджень.** *A. montana* вирощували на модифікованому середовищі Мурасіге-Скуга з додаванням нафтилоцтової кислоти і кінетину в концентраціях 0,01 і 3,00 мг/л відповідно. Рослини утримували в культивацийній кімнаті з 16-годинним фотоперіодом, інтенсивністю освітлення 1000–1500 лк, при 24–25 °С і відносній вологості повітря 69%. Дослідження проводили за планом повного двофакторного експерименту з чинниками, які мають кількісні та рівновіддалені рівні. Нами було вивчено природи мір-

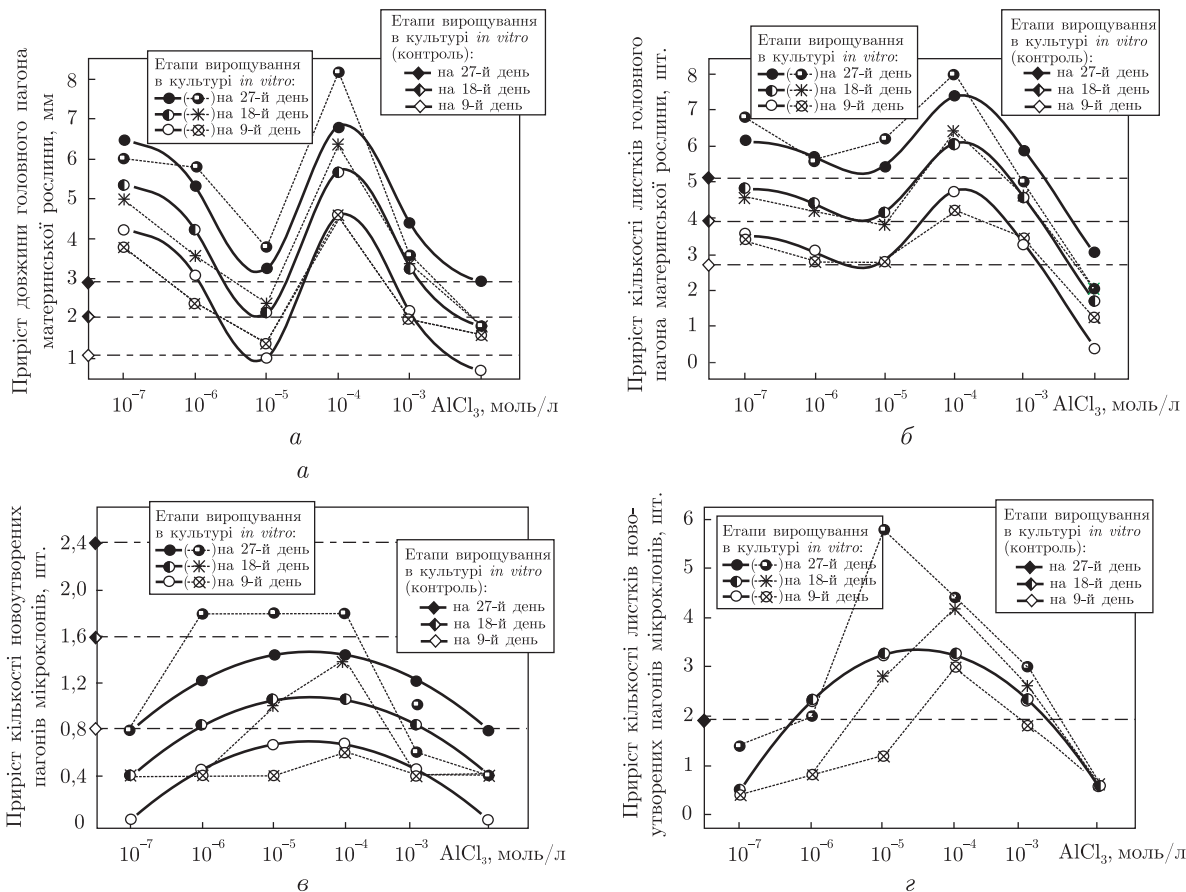


Рис. 2. Прирости показників материнської рослини (а, б) та мікроклонів (в, г) *A. montana* при дії різних концентрацій алюмінію для трьох проміжків часу.

Тут і на рис. 3: ----- — усереднені фактичні прирости для дослідних варіантів; ———— — апроксимовані прирости для дослідних варіантів (95 % рівень вірогідності); ..... — апроксимовані прирости для контрольних варіантів (99% рівень вірогідності)

них і кількісних ознак *A. montana* при дії часу вирощування в умовах *in vitro* ( $T$ , доба) та короткохвильового ультрафіолету ( $R$ , Дж/м<sup>2</sup>) або концентрації алюмінію ( $A$ , моль/л). Вимірювання проводили протягом циклу культивування (27 днів) через кожні дев'ять днів. Опромінення УФ-С діапазону здійснювали короткохвильовою установкою БОД-9 за допомогою лампи ДРБ8-1 ( $E = 0,35$  Вт/м<sup>2</sup>), яка забезпечує стабільність довжини хвилі  $\lambda = 253,7$  нм. Дозу опромінення визначали за формулою  $H = E \cdot t$ , Дж/м<sup>2</sup>. При експозиції протягом однієї хвилини доза опромінення становила 21 Дж/м<sup>2</sup>. Опромінення УФ-С проводили щоденно разовими дозами ( $2^1, 2^2, 2^3, 2^4, 2^5$  і  $2^6$ )·21 Дж/м<sup>2</sup>. Алюміній у вигляді хлориду алюмінію додавали у поживне середовище в концентраціях, моль/л:  $10^{-7}, 10^{-6}, 10^{-5}, 10^{-4}, 10^{-3}$  і  $10^{-2}$ .

Для обчислень використовували комп'ютерні програми обробки даних повних 1- й 2-факторних експериментів. Дисперсійний аналіз виконували за методом, викладеним у роботі Ч. Хікса [5], який базується на ортогональних поліномах Чебишева [4].

**Результати та їх обговорення.** Отримані дані в ході досліджень можна узагальнити у вигляді трьох основних положень.

1. Параболічний характер більшою мірою мають криві, які описують толерантність до градієнта факторів мікроклонів, тобто потомків материнської рослини (рис. 2, в, г;

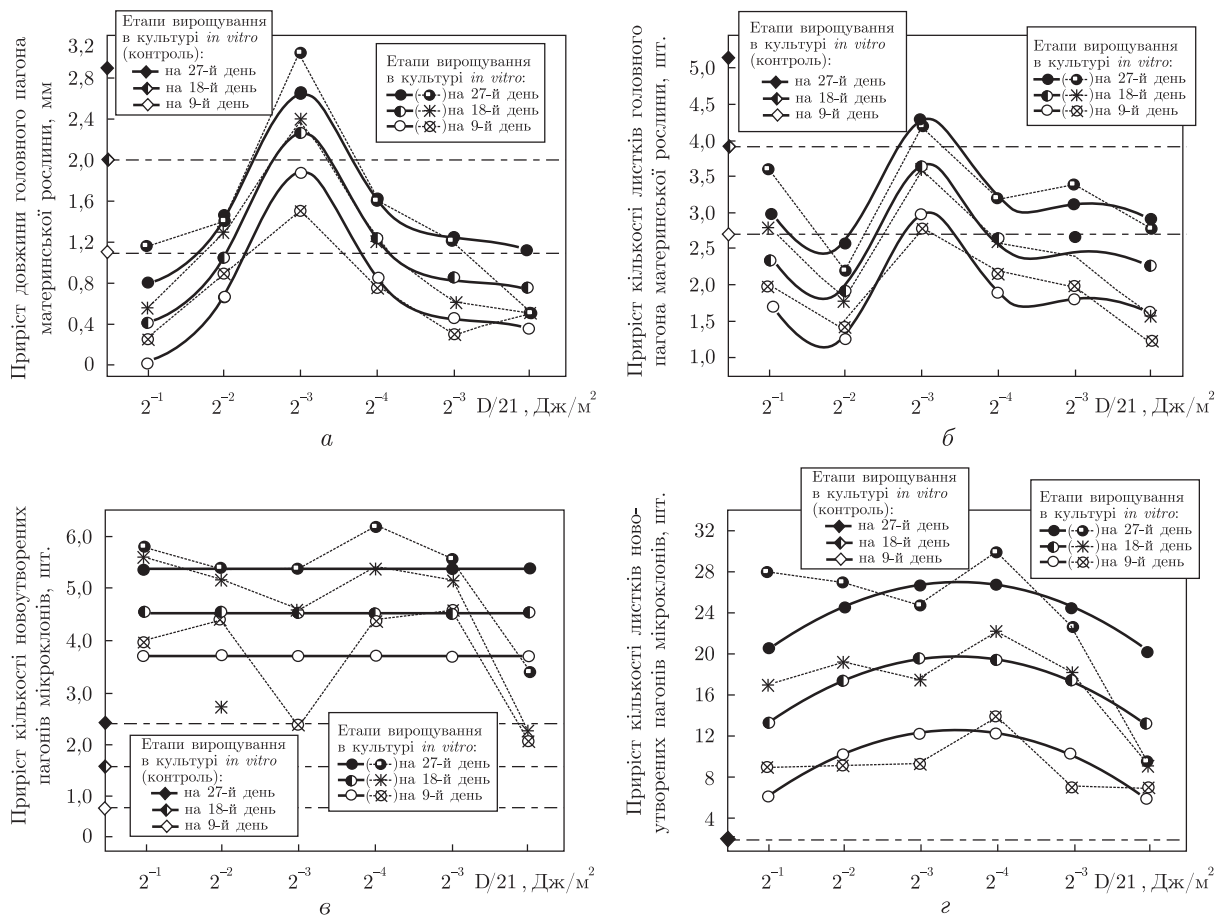


Рис. 3. Прирости показників материнської рослини (а, б) та мікроклонів (в, г) *A. montana* при дії різних доз УФ-С опромінення для трьох проміжків часу

рис. 3, в, г; табл. 1). Показники росту і розвитку самої материнської рослини виявляють значно складніші залежності від дози факторів та описуються поліномами 4–6-го степенів (див. рис. 2, а, б; рис. 3, а, б; табл. 1).

Таблиця 1. Рівняння регресії показників материнської рослини (1, 2) і мікроклонів (3, 4) *A. montana* від часу ( $T$ ) та дози УФ-С ( $R$ ) або концентрації алюмінію ( $A$ )

Показник	$T$ та УФ-С опромінення, $R$	$T$ та $C_{\text{алюмінію}}$ , $A$
1. Приріст довжини головного пагона, $H - H_0$	$H - H_0(T, R) = 1,09 + 0,39P_1(t) - 0,18P_2(r) + 0,07P_3(r) + 0,05P_4(r) - 0,07P_5(r) + \varepsilon$	$H - H_0(T, A) = 3,76 + 1,12P_1(t) - 0,43P_1(a) - 0,23P_3(a) + 0,33P_5(a) + \varepsilon$
2. Приріст кількості листків на пагоні, $Lh - Lh_0$	$Lh - Lh_0(T, R) = 2,54 + 0,65P_1(t) - 0,1P_2(r) + 0,08P_4(r) - 0,11P_5(r) + \varepsilon$	$Lh - Lh_0(T, A) = 4,28 + 1,32P_1(t) - 0,39P_1(a) - 0,3P_2(a) - 0,23P_3(a) + 0,13P_5(a) + \varepsilon$
3. Приріст кількості новоутворених пагонів, $Np - Np_0$	$Np - Np_0(T, R) = 4,54 + 0,83P_1(t) + \varepsilon$	$Np - Np_0(T, A) = 0,77 + 0,38P_1(t) - 0,11P_2(a) + \varepsilon$
4. Приріст кількості листків на новоутворених пагонах, $Nl - Nl_0$	$Nl - Nl_0(T, R) = 16,73 + 7,18P_1(t) - 1,05P_2(r) + \varepsilon$	$Nl - Nl_0(T, A) = 2,02 - 0,46P_2(a) + \varepsilon$

2. Можна виділити три важливі ланки при порівнянні кривих толерантності материнської рослини та мікроклонів. У певному діапазоні низьких доз будь-якого фактора ріст і розвиток материнської рослини знижується, а мікроклонів — зростає (див. рис. 2; 3). Після цього виявляється одна єдина доза ( $10^{-4}$  моль/л;  $2^3 \cdot 21$  Дж/м<sup>2</sup>), яка є оптимальною для росту та розвитку як материнської рослини, так і мікроклонів. І, нарешті, виділяється діапазон високих доз, у межах якого має місце гальмування процесів росту і розвитку материнської рослини та мікроклонів. Отже, встановлено, що криві толерантності показників материнської рослини та мікроклонів специфічно поведуть себе на різних ділянках градієнта доз фактора: на ділянках низьких концентрацій — виявляють альтернативну спрямованість, у певних точках збігаються, і, нарешті, в зоні високих доз — синхронно спадають.

3. Інтенсивність розмноження мікроклонів стимулюється при опроміненні УФ-С діапазоном однаковою мірою незалежно від дози. Як видно з рис. 3, в, криві, що описують приріст кількості новоутворених пагонів залежно від дози УФ-С, мають вигляд прямих, розміщених паралельно осі абсцис. Це свідчить про незалежність даного показника від дози короткохвильового УФ, але про залежність від часу.

Таким чином, проведені дослідження щодо впливу нефундаментальних чинників на ріст і розвиток рослин (на прикладі арніки гірської *A. montana* L.) не підтвердили факту відповідності нормальному розподілу всіх кривих толерантності материнських і дочірніх організмів, а дали змогу виявити специфічність перебігу закону толерантності Шелфорда при вегетативному розмноженні рослин. Встановлено, що криві толерантності материнських рослин до різних доз чинників підпорядковуються складним залежностям, які описуються регресійними рівняннями, що містять поліноми 4–6-го степенів, в той час як криві розвитку мікроклонів в основному мають параболічний характер. З'ясовано, що алюміній стимулює ріст і розвиток як материнської рослини, так і мікроклонів, в той час як доза УФ-С гальмує ростові процеси у материнської рослини, стимулюючи її мікроклональне розмноження.

1. Shelford V. E. Animal communities in temperate America. – Chicago: Univ. of Chicago press, 1913. – 376 p.
2. Пустыльник Е. И. Статистические методы анализа и обработки наблюдений. – Москва: Наука, 1968. – 298 с.
3. Ruttner F. Fundamentals of limnology. – Toronto: Univ. of Toronto press, 1953. – 295 p.
4. Мышкис А. Д. Лекции по высшей математике. – Москва: Наука, 1973. – 640 с.
5. Хикс Ч. Основные принципы планирования эксперимента. – Москва: Мир, 1967. – 406 с.

Чернівецький національний університет

ім. Юрія Федьковича

Національний науково-природничий музей

НАН України, Київ

Надійшло до редакції 06.08.2008

**S. S. Rudenco, T. V. Phylpchuk, Corresponding Member of the NAS of Ukraine  
I. G. Emelyanov**

### **Some peculiarities of the action of the Shelford's law of firmness in plant organisms**

*It is showed that the curves of firmness of maternal plants of Arnica montana L. to different doses of nonfundamental ecological factors show complicated dependences which are described by a regression equation containing the polynomials of power 4–6. The curves of growth and development of microclones have mainly a parabolic shape.*