



ФЕДЕРАЛЬНАЯ ЦЕЛЕВАЯ ПРОГРАММА  
«ГОСУДАРСТВЕННАЯ ПОДДЕРЖКА ИНТЕГРАЦИИ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
И ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ НАУКИ НА 1997-2000 ГОДЫ»

И.Ю.Усманов, З.Ф.Рахманкулова, А.Ю. Кулагин

# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Эта книга была отсканирована

специально для

лаборатории лесоведения

Института биологии УНЦ РАН

[www.forestry.chat.ru](http://www.forestry.chat.ru)

все книги лаборатории на сайте!!!

УДК 58  
ББК 28.57  
У75

**Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю.**

У75 Экологическая физиология растений: Учебник. – М.: Логос, 2001. – 224 с. : ил.

**ISBN 5-94010-082-1**

Рассматривается структура адаптивного потенциала растений. Независимо от конкретных условий среды адаптация включает в себя элементы рефлекса (восприятие и переработка информации), донорно-акцепторные отношения и контролируется типом адаптивной стратегии. Приводятся конкретные примеры физиологической адаптации растений к различным абиотическим и биотическим факторам среды.

Для студентов вузов, обучающихся по направлениям и специальностям «Биология», «Экология и природопользование» и «Экология». Представляет интерес для научных работников, занятых исследованиями в области биологии и экологии растений.

ББК 28.57

*Издание осуществлено при финансовой поддержке Федеральной целевой программы «Государственная поддержка интеграции высшего образования и фундаментальной науки на 1997–2000 годы»*

ISBN 5-94010-082-1

© Центр «Интеграция», 2001

---

## Введение

---

*Экологическая физиология растений — это наука о способах растений адаптации к условиям среды.*

Живая природа адаптивна. Ламарк понимал эволюцию как прямое наследование приобретенных адаптивных признаков. Дарвин движущей силой эволюции считал естественный отбор форм живых существ, наиболее адаптированных к условиям различных сообществ и экосистем. Адаптивность, целесообразность как изначальная движущая сила лежит в основе неदारвиновских теорий эволюции — ортогенеза и номогенеза (Эймер, Берг).

По мнению Дарвина, «адаптация» — термин, наиболее часто употреблявшийся биологами XIX века. Мало что переменялось и в наше время. Адаптация по-прежнему в центре наиболее крупных дискуссий: о природе гена и наследственности, о пределах допустимых переделок природы Земли и о возможности выжить в условиях нарастающего антропогенного экологического стресса.

**Адаптация** (от лат. adaptatio — приспособление) — совокупность морфологических, физиологических и биохимических *первичных приспособительных реакций*, обеспечивающая возможность видоспецифического выживания растений при действии вертикальных и горизонтальных биотических связей, а также при неблагоприятных для данного вида условиях среды.

Цель экологической физиологии растений — выяснить, как именно происходит адаптация, как растения приспособляются к разным и постоянно меняющимся условиям среды. Чтобы подойти к ответам на эти вопросы, необходимо прежде всего оценить тот арсенал способов и механизмов, с помощью которых растениям удастся выжить в различных сообществах и экосистемах. В основе книги лежит анализ структуры адаптации. При всем многообразии условий среды и огромном количестве вариантов частных реакций растений, мы считаем, что любая адаптация может быть описана, исходя из трех фундаментальных концепций.

Первая из них — **теория рефлекса** (от англ. reflex — отраженный, представляющий собой реакцию), созданная в прошлом веке российскими учеными. Основные ее элементы: *восприятие внешнего сигнала, переработка полученной информации*, т.е. перевод на «внут-



ренный» язык биохимии клетки (органа), и *формирование адекватного ответа*, повышающего вероятность выживания в изменившихся условиях. Цепь событий от восприятия внешнего сигнала, через его переработку к передаче на рабочие органы — эффекторы, которые и завершают ответную реакцию на изменения условий среды, можно рассматривать как совокупность, систему из элементарных, первичных приспособительных реакций.

Схема реакции на внешний раздражитель состоит из элементов: «восприятие — обработка информации — адекватный ответ». Она едина для всего живого, и ее работоспособность является обязательным условием выживания любых организмов. Эта схема применима и к описанию реакции отдельной клетки, и к межклеточным взаимодействиям, и к реакции целого растения. Мы видели своей задачей обобщить данные об особенностях этой системы у растений.

Вторая — **концепция донорно-акцепторных отношений (ДАО)**. В отсутствие центральной нервной системы у растений ДАО — основной механизм оперативной интеграции производящих и потребляющих структур при изменении условий. Первичные адаптивные реакции растений интегрируются в донорно-акцепторные системы (ДАС), которые представляют собой полностью самодостаточную систему взаимодействия пространственно и функционально разделенных структур растения. Именно в рамках ДАС происходит сбалансированный обмен ресурсами между производящими и потребляющими частями растений. ДАС очень пластичны и реагируют как на внешние факторы, так и на изменение функциональной активности различных частей растений. Так, растущий лист потребляет фотоассимиляты извне (является акцептором), а полностью развитый лист — экспортирует продукты фотосинтеза и выступает уже как донор. Одна из наиболее простых ДАС — проросток, где надземная часть передает в корень фотоассимиляты, а корень снабжает надземную часть минеральным питанием и водой. Такие самодостаточные донорно-акцепторные системы А.Т. Мокроносов предложил называть донорно-акцепторными единицами. В развитых, дифференцированных растениях, где есть вегетативные и генеративные побеги, корневые отпрыски и другие функционально различающиеся структуры, донорно-акцепторных единиц может одновременно сосуществовать достаточно много. И возникает вопрос об особенностях взаимодействия (конкуренция, синергизм, нейтральные отношения) различных ДАС.

Третья — **концепция типов адаптивных стратегий**. В рамках этой теоретической конструкции анализируются основные направления распределения ресурсов в растении: куда именно, на какие процес-

сы или структуры, каким донорно-акцепторным единицам «выделяются» ресурсы в первую очередь. Три основных типа системы «стратегического поведения» растений (по Раменскому–Грайму): «львы — виоленты — competitors», «верблюды — пациенты — stress-tolerators», и «шакалы — эксплеренты — ruderales» (в настоящее время используются все три приведенных названия для каждого из типов стратегий) — достаточно четко различаются по основным потокам материально-энергетических ресурсов и соответственно внешним проявлениям адаптации. «Животный аналог» в триаде употребляемых названий типов стратегий очень удачно, на наш взгляд, отражает различные способы выживания растений. Адаптивные стратегии растений генетически закрепляют отношения стимулирования и торможения между процессами роста и развития растений.

Несколько слов — об особенностях взаимодействия различных структурных и функциональных элементов в растениях. Отличительной чертой этих взаимодействий является их пластичность. Отсутствие такого интегрирующего органа, как центральная нервная система животных, позволяет рассматривать растения как организмы со специфической децентрализованной системой управления. При такой системе управления координация функций осуществляется не через «центральную диспетчерскую» мозга, а при прямом взаимодействии производящих и потребляющих ресурсы структур. Эти взаимодействия постоянно перенастраиваются: формируются новые донорно-акцепторные единицы, в ходе онтогенеза меняется тип адаптивной стратегии. Элементы децентрализованного управления отчетливо проявляются в формировании гормональных, энергетических (фотосинтез, дыхание) и других ответных физиологических реакций растений на меняющиеся условия среды.

Полнота описания адаптации к любому фактору среды будет определяться соответствием трем перечисленным базовым концепциям или, точнее, тем требованиям (правилам игры), которые сформулированы в рамках этих концепций. Разумеется, указанные концепции — только каркас, вокруг которого мы сочли целесообразным сгруппировать представления о физиологических основах адаптивного потенциала растений.

Эколого-физиологические исследования мы рассматриваем как мостик между собственно физиологией растений и междисциплинарным комплексом «науки о растительности». Синтез физиологии растений и наук «надорганизменного уровня» существовал всегда, однако существует и необходимость обновления представлений: в общей экологии появилась фундаментальная концепция типов адаптивных стратегий, которая активно интерпретируется физиологами. Бурное развитие исследований рецепторов растений

и систем трансдукции сигналов в клетке вызывает интерес у «практических» экологов. Множество вопросов прикладных наук — агроэкологии, интродукции растений, селекции в неблагоприятных условиях среды — решается при взаимодействии наук «организменного» и «надорганизменного» уровней. Точек соприкосновения много, и мы сочли своей задачей обозначить хотя бы некоторые из них.

Вышеизложенное определило логику изложения материала: в первой части рассматривается структура адаптивного потенциала растений, вторая же посвящена реализации этого потенциала в конкретных эколого-ценотических ситуациях.

Подготовка этой книги была бы невозможна без доброжелательной поддержки Б.М. Миркина, О.А. Семихатовой, С.С. Медведева, А.А. Зялалова, В.И. Пьянкова, В.Г. Онипченко, Г.Р. Кудояровой, Ф.М. Шакировой, Д.М. Янбухтиной и многих других. Им всем мы искренне признательны за поддержку.

— Часть I —

# АДАПТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ РАСТЕНИЙ

---

---

— Глава 1 —

## Реакция на внешний раздражитель у растений и животных: сходство и различия

---

Эта глава — вступительная. Цель ее — дать ответ на вопрос о своеобразии адаптивного потенциала растений.

Как растения воспринимают окружающий мир? Как информация об изменениях окружающей среды перерабатывается и усваивается ими? Как формируется ответная реакция?

Лучший способ оценки своеобразия — сравнение. Поэтому здесь и далее будем стараться выделить сходство и различия организации адаптивного потенциала растений и представителей царства животных.

### 1.1. Сравнительная характеристика адаптивных систем растений и животных

Под влиянием различных глобальных процессов — естественных, а в последнее время и антропогенных — меняются условия жизни на Земле. Меняется климат, под влиянием хозяйственной деятельности появляются новые, специфические экосистемы, в которых должны (а иногда и вынуждены) выживать представители разных царств живого. Расширяется список видов, которые полезно культивировать. Постоянно ведутся работы по интродукции различных видов растений в самые разные экотопы. Другими становятся общие требования к способам выращивания растений: на смену технологиям рекордных урожаев идут шадящие методы адаптивного растениеводства. По этой причине на всех направлениях научной и хозяйственной деятельности нарастает потребность оценить адаптивный потенциал растений.

Особенности адаптивного потенциала растений можно выявить, рассматривая представителей разных царств. Наиболее интересным кажется сравнение двух самых высокоорганизованных высших таксономических категорий: царства растений и царства животных. Можно выделить следующие **основные черты сходства**:

- растения и животные обладают примерно равными адаптивными возможностями — ареалы их расселения охватывают все природные зоны, хотя продолжительность жизни у растений, как правило, больше, чем у животных;
- сложность организации и растений, и животных достаточно высока: и те, и другие имеют по 50–100 типов клеток и примерно столько же типов тканей; в организмах координированно функционируют миллионы и миллиарды клеток;
- целостность многоклеточной организации и у растений, и у животных поддерживается посредством взаимодействия отдельных клеток, а также наличием интегрирующих систем передачи информации и обмена ресурсами (гормональной; сосудистой системы переноса веществ; системы электрофизиологических механизмов передачи информации).

Черты сходства не ограничиваются перечисленными. Много общего в биохимии растений и животных, близки структуры клеток, много принципиально близких черт в организации наследственного аппарата.

Выделенные элементы сходства относятся, в первую очередь, к функциональным характеристикам растений и животных. В то же время разительны **отличия** в организации многоклеточных растений и животных. Большинство физиологических и морфологических систем обеспечивают выживание растений на основе следующих основополагающих особенностей:

- **автотрофность растений**, осуществление и поддержание которой делает метаболические пути растений более разнообразными, а биохимические возможности адаптаций более многочисленными;
- **прикрепленный образ жизни** растений не позволяет им изменять свое местоположение, если оно неблагоприятно (нет возможности убежать, спрятаться, догнать и т.д.);
- **существование клеточных стенок**, которые ограничивают пути перемещения клеток внутри растения (в отличие от тока крови или лимфы), а также лишают клетки возможности смещаться относительно друг друга (как это происходит в суставах животных);
- **тотипатентность** — способность растений сохранять многочисленные точки роста, из которых при соответствующих условиях может начаться морфогенез;

**Тотипатентность** (от лат. totus — весь, целый и potentia — сила) — свойство клеток реализовать генетическую информацию дифференцировки и развития целого организма. Тотипатентны оплодотворенные половые клетки. У животных тотипатентность соматических клеток отмечается только у кишечнополостных. У растений имеются множественные инициальные апикальные, латеральные и базальные, интеркалярные, маргинальные и другие меристемы (недифференцированные соматические клетки), которые сохраняют способность клеток к делению и дальнейшей дифференцировке. Возможность активизации, при соответствующих стимулах, любой из меристем обеспечивает относительно независимый рост отдельных органов (побегов) и тканей растения.

- **отсутствие у растений центральной нервной системы** как специализированной ткани, обеспечивающей восприятие, перенос, анализ, переработку и сохранение информации, на основе которой регулируются и координируются функции организма. Многочисленные попытки выделить подобную ткань у растений либо найти аналог в функциональной активности каких-либо других структур растений оказались или неудачными, или неубедительными.

С нашей точки зрения, наиболее удивительной и достойной самого пристального изучения является способность растений и животных решать сходные адаптивные задачи — выживание, воспроизведение, расширение зоны распространения и другие проявления борьбы за существование, используя принципиально различные морфофизиологические структуры и механизмы. Эколого-физиологический анализ множественности, поливариантности механизмов и способов адаптаций справедливо рассматривается как одна из актуальных задач науки XXI века (Raven, 1993).

## 1.2. Обобщенная схема реагирования на внешние воздействия

В ходе адаптации растения, приспосабливаясь к изменяющимся условиям среды, меняются вместе с ними. Ранее отмечалось, что адаптация — это приспособление всего растения как системы.

**Система** (от греч. systema — целое, составленное из частей) — совокупность, объединение взаимосвязанных и расположенных в соответствующем определенном порядке элементов (частей) какого-то целого образования.

Элементы, из которых состоит система, могут быть как одинаковыми, так и совершенно различны между собой; число их может

быть любым — от двух до бесконечности, и соединяться они могут произвольным образом. Такое универсальное определение подходит практически к любому объекту, от атома до экосистемы или любой биологической структуры.

Изменение любой системы, как показал Ю.А. Урманцев (1988), может происходить одним из семи способов, а именно, путем изменения:

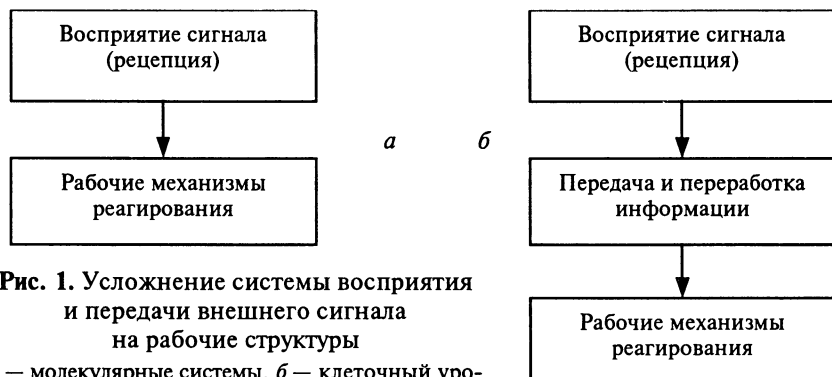
- 1) числа элементов, образующих систему;
- 2) качества элементов, образующих систему, например замена менее производительного элемента более производительным, при том же числе элементов;
- 3) отношений между элементами («законы композиции»);
- 4) числа и качества элементов;
- 5) числа элементов и их отношений;
- 6) качества элементов и их отношений;
- 7) числа, качества и отношений элементов.

Легко представить, что любые изменения в росте и развитии растений могут быть определены в качестве одного из таких преобразований: вегетативный рост побега на каком-то отрезке времени можно рассматривать как увеличение количества листьев — элементов побега; переход к цветению — как появление качественно нового элемента и т.д. Рассмотрим основные элементы цепочки «**восприятие — обработка информации — адекватный ответ**» и их связи между собой, другими элементами и физиологическими системами растений при формировании ответной реакции на изменения условий среды.

### *1.2.1. Молекулярно-биологический уровень*

В наиболее простых системах восприятие внешнего сигнала часто совмещено с системой реагирования. Это относится к молекулярным комплексам ферментов, комплексам фотосинтетических пигментов или системам мембранного переноса веществ. Действительно, фермент в силу специализации воспринимает появление только собственного субстрата и не реагирует на соединения, часто очень близкие к нему по химическим свойствам. Присоединение субстрата (субстратов) приводит к изменениям структуры фермента, в результате чего фермент осуществляет катализируемую реакцию и возвращается в исходное состояние. Пигмент фотосинтеза воспринимает квант света, возбуждается и передает его энергию на фотохимические реакции (фотовосстановление или фотоокисление в зависимости от взаимного расположения молекул хлорофилла).  $H^+$ -АТРаза плазмалеммы «узнает» протон, захватывает его и переносит через мембрану. Для других переносимых веществ есть свои

транспортные каналы, которые в свою очередь не реагируют или реагируют слабо на чужие вещества. При механическом и химическом контактах воспринимающей и рабочей частей реагирующих систем дополнительные, промежуточные структуры только усложняют всю систему и поэтому просто не нужны (рис.1).



**Рис. 1.** Усложнение системы восприятия и передачи внешнего сигнала на рабочие структуры

*a* — молекулярные системы, *б* — клеточный уровень с пространственным разделением элементов системы реагирования

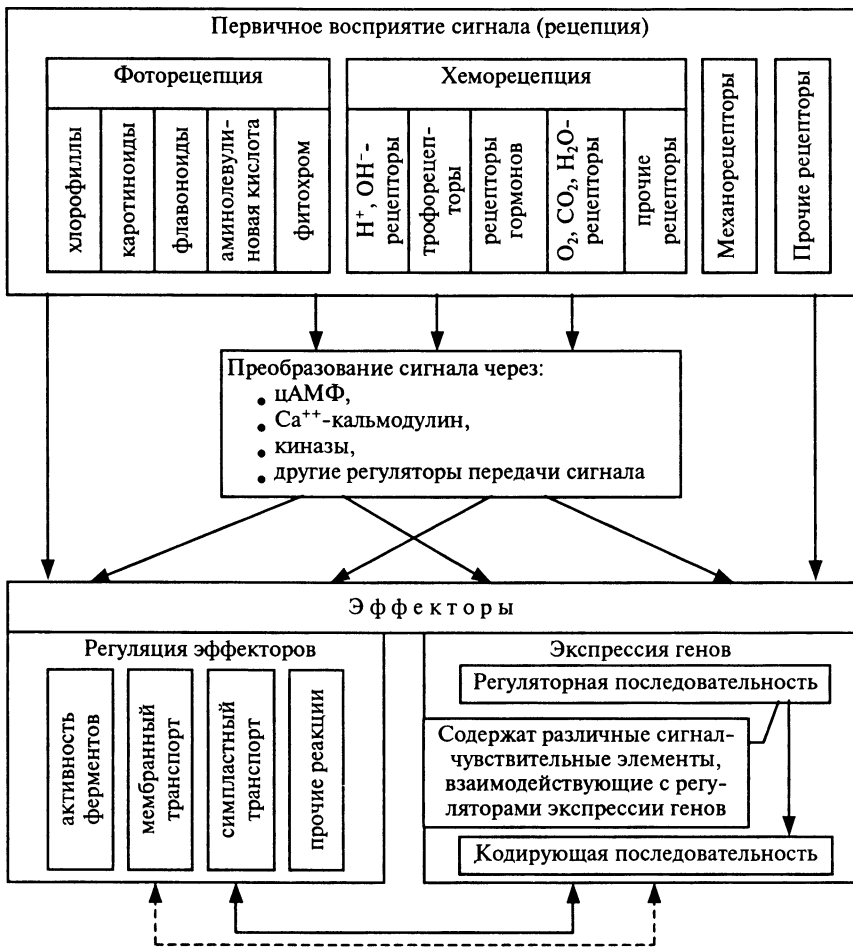
### 1.2.2. Клеточный уровень

В клетке, где существует пространственное и функциональное разделение воспринимающих и реагирующих систем, становится необходимой дополнительная подсистема (новые элементы и связи между ними, по Урманцеву) для передачи информации от воспринимающих к рабочим элементам. Например, сигнал воспринимается рецептором на наружной мембране, а реагирующая система расположена в эндоплазматическом ретикулуме или ядре. В последние годы ведутся интенсивные работы по расшифровке механизмов передачи информации с поверхности клетки на внутриклеточные структуры. Схемы восприятия и переработки информации в растительных и животных клетках в целом весьма близки. У растений и животных имеются поверхностные рецепторы, воспринимающие сигнал, а также несколько независимых систем трансформации внешнего сигнала ( $Ca^{++}$  и кальмодулин, система цАМФ, лектины и др. (рис. 2), см. п. 2.2.1).

### 1.2.3. Целое растение

Если на клеточном уровне между растениями и животными часто больше сходства, чем различий, то у многоклеточных организмов дифференциация способов объединения клеток в единое це-





**Рис. 2.** Формирование реакции на клеточном уровне: система «восприятие сигнала – преобразование информации – адекватный ответ» в растительной клетке

лое, а также механизмов функционирования этих многоклеточных образований становится разительной. Однако и при очевидных различиях комплексов, обеспечивающих выживание у растений и животных, неоднократно формулировались общие подходы к анализу этих систем.

Во второй половине XIX века, время работы И.М. Сеченова и его последователей, развивали учение о рефлексах как о наиболее общей системе реагирования целостного организма на изменения внешних условий. Функциональное сходство растений и животных

выносилось даже в названия фундаментальных статей, например — «Две заключительные лекции о значении так называемых растительных актов в животной жизни» (Сеченов, 1861, цит. по: БСЭ, т. 38). Статьи непосредственно предшествовали знаменитым «Рефлексам головного мозга» (1863), где И.М. Сеченов писал: «Организм без внешней среды невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него»; важнейшим он считал вопрос «о согласовании движений с чувствованием».

Эти взгляды И.М. Сеченова имели огромный общественный резонанс: первое издание этой статьи планировалось не в научной печати, а в знаменитом «Современнике»; после публикации властями даже ставился вопрос о судебном преследовании автора за взгляды, несовместимые с официальной идеологией.

Разумеется, взгляды И.М. Сеченова не могли не влиять на всех современных ему естествоиспытателей. Более 100 лет назад основатель российской физиологии растений А.С. Фаминцын в первом «Учебнике физиологии растений» накопленную к тому времени информацию о процессах, обеспечивающих функционирование растений, излагал в следующей последовательности: раздражимость — рост — питание — размножение. Такая последовательность рассмотрения была в русле самых передовых на то время исследований функциональной активности живого. В настоящее время общеизвестны различия в механизмах «согласования движений с чувствованием», однако сравнение общих схем реагирования весьма полезно. Рассмотрим основные элементы рефлекса у животных (рис. 3).

Механизм комплексной рефлекторной реакции у животных содержит значительно больше элементов, чем у одноклеточных (см. рис. 2). Подавляющее большинство жизненно важных рефлекторных реакций у животных выполняется с помощью центральной нервной системы (ЦНС) — специализированного органа сбора и переработки информации. Кроме того, рецепторы и эффекторы могут быть разнесены на большое расстояние, например, глаз — рецептор и нога — эффектор.

Принципиально важной особенностью рефлекторной дуги у животных является «одноканальность». Основные потоки информации от рецепторов через ЦНС к эффекторам проходят по *нервным волокнам*. Гормональная система также участвует в реакции на сигнал. Это участие проявляется через координацию функционирования эффектора и других систем организма. Так, при стрессе комбинированная нейро-гуморальная реакция осуществляет общую мобилизацию организма, с последующим переходом к адаптации к действующему фактору. Однако еще раз необходимо подчеркнуть,



**Рис. 3.** Основные элементы рефлекторной дуги животных

что информация по рефлекторной дуге проходит только по нервным волокнам, одноканально.

Последовательность таких процессов в растениях, рассматриваемая А.С. Фаминцыным, в целом соответствует представлениям о «согласовании движения с чувствованием»: растения обладают системой «чувствования» и реагируют на сигналы внешней среды. Однако перечисленные выше особенности организации растений неизбежно обуславливают специфику реагирования растений на внешний сигнал.

### 1.3. Особенности системы «восприятие — обработка информации — адекватный ответ» у растений

#### 1.3.1. Рецепция растений

Рецепторы растений можно охарактеризовать, по крайней мере, двумя особенностями. *Во-первых*, они способны реагировать на физические и молекулярные сигналы и могут быть расположены как на поверхности клетки, так и в цитоплазме, органоидах и т.д. Так, рецепторы ауксина обнаружены, по меньшей мере, в трех пространственно разделенных частях клетки: на плазмалемме (влия-

ние на протонные насосы), в ядре (влияние на активность промоторов) и на рибосомах (активность синтеза белка). Также многочисленны места локализации большого числа фото-, хемо- и механорецепторов.

*Во-вторых*, у них есть системы дублирующих, параллельных рецепторов, воспринимающих сходные по природе сигналы, причем каждый из таких рецепторов имеет специфическую точку приложения, куда передается трансформированный сигнал. Так, фотосинтетическое и нефотосинтетическое восприятие света осуществляется большим числом рецепторов: хлорофиллами, флавоноидами, фитохромом и др. В основе положительного геотропизма лежит совместное влияние разных по своей природе факторов: это специфическое влияние ауксина, кальция и электрического потенциала на нижнюю внутреннюю поверхность клетки. Таким образом, у растений рецепция представлена большим числом параллельно действующих рецепторов, локализованных в разных компартментах клетки (рис. 4).

### *1.3.2. Передача сигнала у растений*

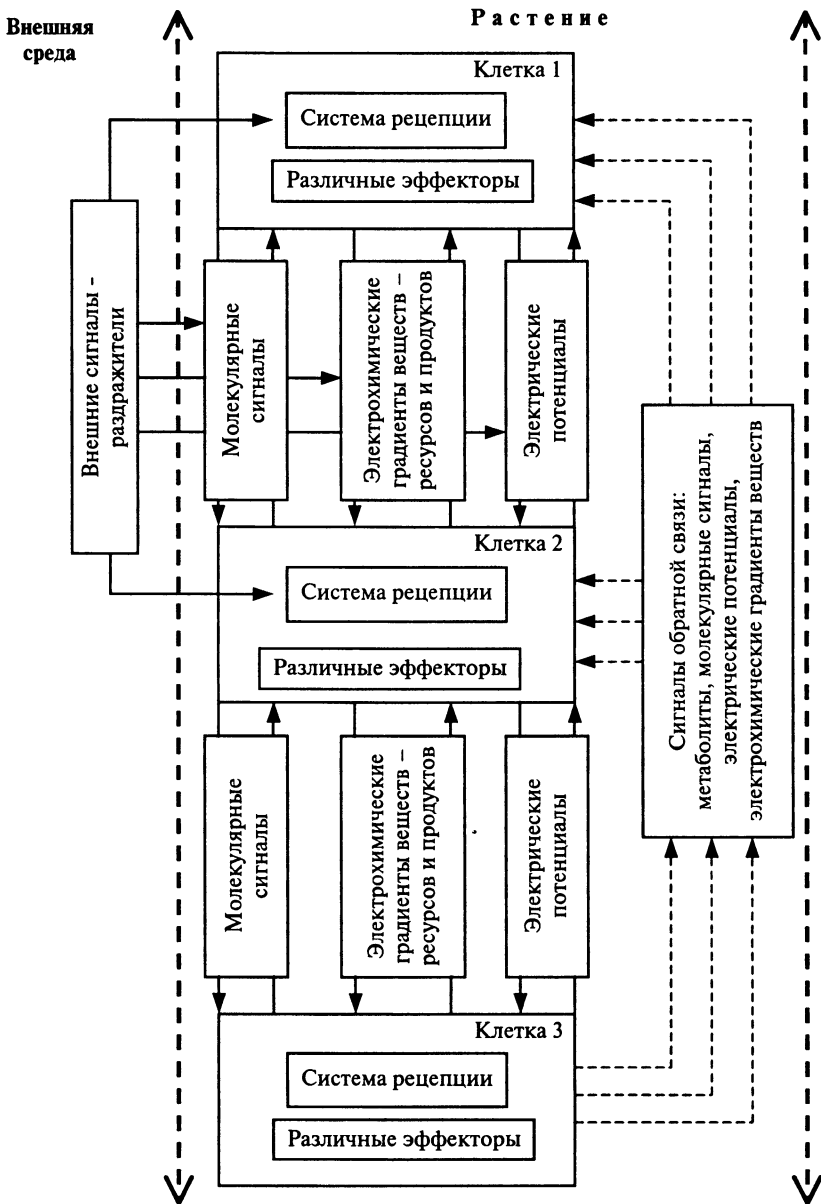
Передача информации в растениях также имеет ряд особенностей, так как проходит она не по одноканальной, а по многоканальной схеме. В растениях нет специализированной нервной ткани, поэтому сигналы передаются по разным тканям: ксилеме, флоэме, тканям коры корня, паренхиме листа и т.д.

В растениях сигнал может быть различной природы: по растениям «на равных» сигнал передается в форме электрического потенциала (аналог животного «потенциала действия»), в форме молекулярного сигнала либо в виде градиента электрохимического потенциала вещества и даже в форме высокомолекулярных соединений (белки и мРНК).

Сигнал может распространяться по всему растению, вызывая ответную реакцию сразу в нескольких пространственно или метаболически разьединенных структурах. Так, ауксин (классический молекулярный сигнал), синтезированный в верхушечной меристеме побега, опускаясь, последовательно обеспечивает:

- а) фототропизм собственного побега,
- б) подавление роста боковых побегов (апикальное доминирование),
- в) рост корня,
- г) геотропизм и т.д.

Негормональные сигналы могут распространяться как вверх, так и вниз по растению, если сигнал воспринят боковым побегом или листом. Каскадно развивается реакция растения на фитопатогены, поглощение растениями азота и т.д.



**Рис. 4.** Особенности системы восприятия, трансформации, передачи сигнала и формирования ответной реакции у растений

Какая из многих мишеней распространяющегося сигнала «срабатывает» сильнее, какая — слабее, определяется характером **донорно-акцепторных отношений (ДАО)** между структурой, от которой сигнал исходит, и воспринимающей структурой. В целом в системе донорно-акцепторных отношений идет интенсивный и достаточно сложный (многокомпонентный) обмен информацией (Мокроносов, 1981).

И, наконец, практически любой сигнал может реализоваться в той же клетке, где он и рецептирован, т.е. реакция может развиваться по типу реакции одноклеточных организмов (см. рис.2). Согласно классической схеме гормональной регуляции синтез гормонов должен происходить в одной части растения, а реакция на данный гормон — в другой. Принципиально важными являются новые данные, согласно которым гормональная регуляция может происходить не только в пространственно разделенных органах растений, но и автономно, внутри индивидуальной клетки через механизмы активации/деактивации гормонов путем синтеза/гидролиза конъюгатов гормонов с различными веществами. Такой внутриклеточный сценарий регуляции активности гормонов и других молекулярных сигналов роста, развития и адаптации растений в ответ на внешний (по отношению к клетке) сигнал справедливо рассматривается как основа тотипатентности. (В целом структура взаимодействия и распространения сигналов рассмотрена ниже в разд. 2.2).

### *1.3.3. Формирование ответной реакции*

Выявлена закономерность, согласно которой адаптация реализуется тем эффективнее, чем больше **первичных приспособительных реакций (ППР)** участвует в ее реализации. В наиболее полной форме эта закономерность была сформулирована В.Н. Новосельцевым (1978) как принцип биологического эпиморфизма.

Этот принцип удобнее было бы назвать: **принцип множественности адаптаций**. Так, реакция на повышение концентрации почвенного раствора (засоление) может включать в себя изменение толщины и химического состава клеточных стенок, изменение количества и изоферментного состава мембранных транспортных насосов и каналов, увеличение низкомолекулярных органических и неорганических осмопротекторов, торможение роста, изменение соотношения надземная часть/корень; для обозначения этого важного параметра в дальнейшем будем пользоваться аббревиатурой английского shoot/root ratio (SRR).

Однако одновременное включение всех ППР в ответ на внешнее воздействие ограничивается энергетическими возможностями

растений. По образному выражению А.А. Жученко (1988), адаптация — энергетически самое дорогое удовольствие. Это высказывание можно развить: чем больше первичных приспособительных реакций участвует в формировании адаптации, тем эта адаптация энергетически дороже. Поэтому перед растением при формировании адаптации «стоит задача» распределения ресурсов по «статьям расходов». В настоящее время ведутся многочисленные и интенсивные исследования этой важнейшей в теоретическом и практическом отношении проблемы (см. разд. 3.2). Основные направления этих исследований: а) оценка распределения дыхательных затрат на «дыхание роста», «дыхание поддержания», «мембранный транспорт» и другие нужды растения (см. п. 3.2.2); б) выявление типа адаптивной стратегии растений, поскольку в зависимости от стратегической цели адаптации может кардинально различаться набор первичных приспособительных реакций (см. гл. 4).

#### *1.3.4. Система обратной связи*

Информация об изменениях, происходящих в растении (или части растения) в процессе реализации адаптивного комплекса, может распространяться также в виде электрического и молекулярного сигнала и/или как результат изменения градиентов электрохимических потенциалов. Этот сигнал обратной связи может передаваться как по той же структуре, по которой пришел «прямой» сигнал, так и каким-то другим способом. Таким образом, и на стадии формирования обратной связи у растений наблюдается большая поливариантность механизмов передачи сигнала.

#### **1.4. Централизованная и децентрализованная системы управления у растений и животных**

Оценивая в целом различия между ответной реакцией одноклеточных организмов, животных и растений, можно выделить общую тенденцию к дивергенции способов реагирования на внешний, по отношению к системе, сигнал.

У животных подавляющее большинство реакций осуществляется при посредничестве центральной нервной системы. В реакции участвует весь организм, поэтому необходимо тончайшее координирование возбуждения и торможения различных подсистем организма. У растений реакция координируется, но не через «центральную диспетчерскую» мозга, а путем формирования систем прямого взаимодействия между производящими и потребляющими ресурсы структурами.

### *1.4.1. Качество информации*

Другая особенность растений — система реагирования поддерживается сравнительно небольшим количеством передаваемой по каждому из каналов информации. Так, электрический сигнал, подобный потенциалу действия, проходит через точку на растении (на стебле, корне и т.д.) в течение нескольких минут. Средняя скорость прохождения электрического сигнала по растению составляет 20–40 м/ч (около 1 см/с). Потенциал же действия на нервном волокне высших животных длится 1–3 мс. А скорость его распространения равна 100 м/с. С учетом того, что нервный импульс проходит по каждому аксону, входящему в нервные пучки, независимо от сигналов на другом аксоне, и что число аксонов во много раз больше, чем проводящих пучков у растений, становится очевидно, что количество информации, передаваемое с нервной системой, на много порядков выше, чем у растений.

Аналогичны различия между гормональными системами растений и животных. Так, общее число гормонов, вырабатываемое в организме высших животных, очень велико. Только в гипофизе вырабатывается более 20 гормонов. Много гормонотропных желез в надпочечниках, половой системе, желудочном тракте. У растений число гормонов на порядок меньше — существует пять «классических» гормонов: ауксины, цитокинины, гиббереллины, абсцизовая кислота и этилен, а также несколько соединений являются «кандидатами на возведение в ранг» гормонов. Объем информации, передаваемой по градиентам электрохимического потенциала, также несопоставим с потоком, проходящим по нервным волокнам (Медведев, 1998).

Кроме того, у растений каждый из передающих сигналы каналов не защищен от различных, внешних по отношению к каналу влияний, тогда как нервные волокна животных защищены соответствующими оболочками (миелиновая у аксонов и др.). В связи с этим даже тот относительно небольшой поток информации, которым обмениваются органы растений, становится не очень надежным.

### *1.4.2. Надежность механизмов интеграции у растений и животных*

Растения заслужили то, чтобы их рассматривали как системы с очень высокой надежностью. В технике под надежностью понимают продолжительность безотказной работы системы. Период безотказной работы у растений, как известно, очень велик и может достигать нескольких тысяч лет (секвойя, мамонтовое дерево и др.), что на много больше, чем у любого вида животных. Еще раз под-



черкнем, что безотказное функционирование растений протекает на фоне самых разных и часто непредсказуемых изменений внешней среды.

В связи с перечисленными отличиями растений от животных возникает вопрос: каким образом весьма эффективная система регуляции и координации, действующая в целом растении, обходится без центральной нервной системы и функционирует при передаче существенно меньшего объема регулирующей информации, чем у животных?

Разрабатывая теорию компьютеров, отец кибернетики Дж. фон Нейман высказал следующую фундаментальную мысль: «При построении сложных вычислительных машин не следует бороться с ненадежными компонентами путем увеличения их надежности, а нужно добиться такой организации, при которой надежность всего компьютера будет больше, чем надежность его отдельных частей».

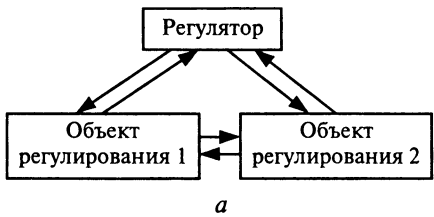
**Надежность биологической системы** — это ее способность сохранять свою структуру и функциональные особенности в меняющихся условиях внешней среды (изменение температуры или влагообеспеченности, появление фитопатогена и т.п.), а также под воздействием внутренних факторов (накопление продуктов обмена, дефицит энергоресурсов и т.п.).

Понятие «надежность» в приложении к биологическим системам близко к понятиям «стабильность», «устойчивость».

Используя подходы основоположника теории управления крупномасштабными системами Д. Шильяка (Шильяк, 1994), проанализируем с позиций теории систем различия в системах регуляции растений и животных. Д. Шильяк различает два варианта взаимодействия элементов в регуляторных системах: последовательное (централизованное) и параллельное (децентрализованное) соединение (рис. 5).

При последовательном соединении регуляторов и объектов регулирования надежность всей системы зависит от надежности самого слабого звена. При отказе в любом из элементов (регулятора или объекта регулирования) или какого-либо канала связи функционирование всей системы дает сбой. При такой системе регулирования основной способ повышения надежности — это повышение надежности каждого из элементов системы регулирования, т.е. повышение качества каждого из этих элементов.

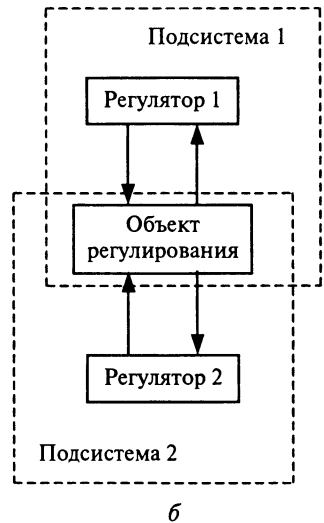
При параллельной системе регулирования сбой в одной из подсистем еще не означает отказа всей системы, так как регулирующую функцию берет на себя другая подсистема. Как отмечает Д. Шильяк, децентрализованная многокомпонентная схема позволяет достичь



**Рис. 5.** Централизованная (а) и децентрализованная (б) системы управления

В централизованной нарушение в любом элементе: в регуляторе, объекте регулирования или в связях между элементами — приводит к отказу всей системы.

В децентрализованной многокомпонентной системе отказ одного из нескольких регуляторов или какой-либо связи не приводит к такому разрушению (для удобства приведено два регулятора и один объект регулирования)



высокой надежности системы управления, используя достаточно малое число регуляторов невысокого качества.

Как видно из приведенных выше аргументов, система регулирования у животных ближе к централизованной схеме управления, а для растений больше подходит децентрализованная многокомпонентная система управления.

У животных надежность централизованной системы управления обеспечивается целым рядом структурно-функциональных особенностей организации. Они имеют центральную нервную систему, надежность функционирования которой обеспечивается структурной, энергетической и информационной насыщенностью.

Известно, что в передаче сигналов в нервной системе участвует лишь около 10% нервных клеток. Существует множество гипотез о причинах этого явления, а также множество предположений об условиях «включения» всех нервных клеток. Однако в любом случае очевидно структурное резервирование части клеток «на всякий случай».

### *1.4.3. Энергетическая цена передачи информации*

Высокий уровень энергетического обеспечения нервной системы подтверждается несколькими обстоятельствами. Так, в целом энергетический обмен у животных, по крайней мере, на порядок выше, чем у растений. Из общей экологии известно, что для создания единицы животной биомассы необходимы как минимум 10 единиц растительной биомассы (см. «коэффициент биоконверсии» в

описаниях пищевых пирамид в природных и искусственных экосистемах: Одум, 1986; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Уровень потребления энергии, если судить по интенсивности дыхания, у животных также выше, чем у растений.

Данные по интенсивности энергообмена растений и животных приведены в табл. 1. Эти данные характерны в отношении организмов, находящихся в комфортных условиях: для животных — это температурный оптимум и отсутствие работы, для растений — условия steady state, при которых обеспечен оптимальный уровень минерального и водного питания, освещения и отсутствие стрессов (Мурей, Рахманкулова, 1990, а, б). Необходимо также иметь в виду, что при интенсивной физической нагрузке энергозатраты животных возрастают на порядок и более.

Т а б л и ц а 1

Показатели	Интенсивность энергообмена	
	животные	растения
Интенсивность основного обмена, ккал/кг в час	1	0,2
Поглощение кислорода в комфортных условиях при отсутствии работы, мл O <sub>2</sub> /кг в час	200	50
Потребление энергии ЦНС от основного обмена всего организма, %	18–20 (11–12 ккал/ч)	–

И, наконец, у животных по волокнам периферической и центральной нервной системы передается на несколько порядков больше информации, чем по растительным структурам. Как известно, информация является мерой разнообразия («отражение разнообразия, т.е. воспроизведение разнообразия одного объекта в другом объекте в результате их взаимодействия»: Кондаков, 1975, с. 211). Поэтому чем больше передается информации, тем больше в ней содержится сведений о разнообразии, специфичности объекта (процесса) и, следовательно, качество информации выше. Очевидно, что **качество информации**, передаваемой в организме животных, выше, чем у растений.

\*\*\*

Итак, исходя из вышеизложенного можно считать, что в отношении сравнительного исследования растений и животных применимы схемы децентрализованного и централизованного управле-

ния Д. Шильяка, которые ранее разрабатывались специально для макроэкономических систем, а затем были использованы в других областях исследований, рассматривающих сложные системы. Разумеется, здесь, как и в большинстве сравнительно-биологических исследований, целесообразно использовать градации «в большей степени» и «в меньшей степени», нежели категоричные «да» и «нет». Поэтому будем исходить из того, что система управления в организме животных «более централизована», а у растений «в значительной степени децентрализована».

Использование схем Д. Шильяка позволяет сделать вывод, который может быть полезным при дальнейшем анализе отдельных систем регуляции и управления в растениях, а также в ходе других исследований. Для децентрализованных многокомпонентных схем характерно наличие более чем одного регулятора. В силу этого можно предполагать, что в растительных системах каждый жизненно важный процесс или функция управляется более чем одной системой. Исследуя, например, гормональную регуляцию, нужно иметь в виду, что вероятно существование, по крайней мере, еще одного канала управления, который может усиливать, ослаблять или даже заменять влияние первого (гормонального) канала. Поэтому в каждом случае исследования растений следует рассматривать альтернативные (более одного) каналы связи и объекты регулирования.

## Структура адаптивной реакции: элементы и взаимодействия

---

Цель главы – рассмотреть этапы, на которых сигнал от внешней среды воспринимается (рецептируется) растением, трансформируется (синоним – трансдукция) в удобную для передачи форму и вызывает в нем формирование адекватной воздействию реакции.

### 2.1. Рецепция изменений условий среды

Адекватная реакция организма на внешнее воздействие – условие его выживания. Так сложилось, что в физиологии растений лучше всего изучены рабочие структуры – эффекторы. Системы же рецепции и передачи сигнала у растений – вероятно, наиболее бурно развивающиеся области изучения физиологии растений. И в силу незавершенности процесса развития представлений о рецепторах общую эколого-физиологическую картину восприятия растениями внешних сигналов нельзя считать полной. Нет даже единых критериев для выделения рецепторов. Для одних рецепторов, например, гормонов они очень жесткие (Кулаева, 1994), по сравнению с критериями в отношении рецепторов других сигналов. Более того, сложно провести четкую границу между ферментами и рецепторами: оба типа структур обратимо и специфично связывают определенные молекулы «на выходе» такого взаимодействия вещества, которое может влиять на функциональное состояние клетки. Вероятно, ферменты и молекулярные рецепторы связаны эволюционно. Поэтому мы приводим далее некоторые данные о регуляции ферментов.

**Рецепторы** (от лат. *gessertor* – принимающий) – специфические чувствительные образования у животных и человека, воспринимающие и преобразующие раздражения из внешней и внутренней среды в специфическую активность нервной системы.

В биохимии – это молекулы и молекулярные комплексы на поверхности клеток, способные распознавать молекулы или другие клетки, связывать их и реагировать либо конформационными изменениями мембраны, либо передачей сигналов внутрь клетки.

Следует учитывать, что каждый день появляются новые сведения об интимных механизмах восприятия сигналов растениями. В

то же время уже обнаружено большое число специализированных систем восприятия сигналов, более или менее ясно, как искать те рецепторы, которые еще только должны быть выделены. Очевидно, что знание механизмов рецепции существенно расширяет возможности управления реакциями растений.

### *2.1.1. Рецепторы у растений. Общие свойства*

Структуры, воспринимающие внешний сигнал, имеют различную природу. Рецепторы различаются как по структуре, так и по локализации в воспринимающей сигнал клетке. Рецепторные функции могут выполнять как целые клетки, так и внутриклеточные молекулярные комплексы, включающие в себя от одной-двух до сотен молекул.

Можно выделить несколько уровней организации рецепции. Так, у высших животных рецепторная функция осуществляется специализированными клетками, в которых последовательно выполняются следующие процессы: восприятие сигнала молекулами на поверхности мембраны → преобразование сигнала в рецепторный электрический трансмембранный потенциал → преобразование рецепторного сигнала в серию биоэлектрических потенциалов действия, число которых пропорционально величине рецепторного потенциала. У животных специализированные рецепторные клетки распространены очень широко. У растений таких клеток, выполняющих только рецепторные функции, нет. Элементы таких систем есть лишь в системе механо- и сейсморецепции (см. п. 2.1.5).

Весьма широко у растений и животных распространены мембранные системы рецепции, причем рецепторы могут находиться как с наружной поверхности мембран (в этом случае они сходны с гликокаликсом животных клеток), так и с внутренней. В последнем случае рецепторы воспринимают молекулярный или физический сигнал после его проникновения в клетку, а затем передают его в трансформированном виде на внутриклеточные исполнительные, эффекторные структуры. Наружные рецепторные структуры у растительных клеток развиты в различной степени в зависимости от расположения клеток и их функциональной ориентации. Наиболее значимы надмембранные рецепторные комплексы для поверхностных клеток (система узнавания фитопатогенов и фитофагов, а также клеток пестика цветка — распознавание своей и чужой пыльцы).

Рецепторные системы, расположенные с внутренней стороны мембраны, распознают фитогормоны и другие сигналы и передают их в аденилат-циклазную (цАМФ-мессенджерную),  $Ca^{++}$ -кальмодулиновую систему, лектины и др. Последние воспринимают различные изменения экологических факторов: засуху, тепловой и ос-

мотический шок, изменения уровня минерального питания (Шакирова и др., 1993; 1998).

Предполагается, что в растительных клетках распространены рецепторы, расположенные непосредственно в геноме. Речь идет о том, что геном растений не просто воспринимает информацию, полученную мембранными рецепторами, а осуществляет «собственную» рецепцию. Так, имеются сведения о специализированных рецепторах фитогормонов, связанных с аппаратом транскрипции (цитокнины, ауксины). Через инициацию транскрипции регулируются (NADH и NAD (P) H)-зависимые формы адаптивного фермента нитратредуктазы, локализованной преимущественно в цитозоле.

Локализация некоторых рецепторных систем уточняется. Вероятно, это комбинированные системы, которые интегрируют сигналы, поступающие из клетки и из внешней среды: например, система ориентации роста корней, в которой обеспечивается взаимодействие хеморецепторов, рецепторов содержания  $O_2$  и  $CO_2$ , рецепция положительного гравитропизма (Медведев, 1998) и др.

И, наконец, к наиболее простым реакциям рецепторного типа следует отнести различные формы ферментативной регуляции: активация/инактивация ферментов в присутствии субстратов, кофакторов и продуктов реакции. Включение ферментов в один ряд с другими рецепторами представляется оправданным для растительных систем, где часто возникают ситуации, когда клетки становятся изолированными от растения. Для изолированной клетки может стать проблематичным приход извне специализированного молекулярного сигнала, и для «включения» какого-либо метаболического пути или варианта развития клетки в целом, достаточно поступления простых веществ, активизирующих ферментативную реакцию.

К таким субстрат-ферментным системам может быть отнесен адаптивный фермент нитратредуктаза, который повышает концентрацию доступного азота в клетке и «запускает» морфогенетические реакции. Сюда же следует отнести и системы прямой активизации/инактивации мембранных каналов, регулирующих потоки веществ между клеткой и средой, и другие значимые для клетки эффекты (табл. 2).

В настоящее время сложилась ситуация, когда для разных рецепторных систем предъявляются различные требования. Наиболее жестки они в отношении молекул, которые рассматриваются в качестве претендентов на роль рецепторов фитогормонов. О.Н. Кулаева (1994) считает, что рецепторы гормонов должны удовлетворять следующим критериям:

1. Высокоспецифичность (высокоафинное связывание) взаимодействия гормона с рецептором.

## Рецепторные системы растений и животных

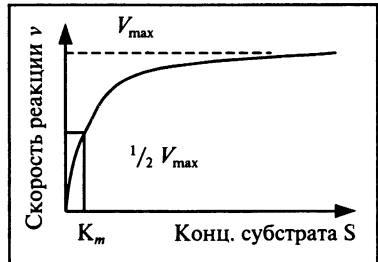
Рецепторная система	Растения	Животные
Специализированные рецепторные клетки	нет	есть
Гликокаликс на внешней поверхности клетки	есть	есть
Рецепторы, расположенные внутри или на внутренней стороне мембраны	есть	есть
Цитоплазматические рецепторы	есть	есть
Рецепторы, связанные с геномом	есть	есть

2. Обратимость связывания гормона рецептором.
3. Насыщаемость процесса связывания.
4. Соответствие между насыщающей концентрацией и концентрацией, вызывающей физиологический эффект.
5. Связывание гормона должно происходить в ткани (клетке), чувствительной (компетентной) к данному гормону.
6. Гормон-рецепторное взаимодействие должно инициировать типичный для данной клетки физиологический ответ.

Последнее обстоятельство, по мнению О.Н. Кулаевой, наиболее важно, поскольку этот признак является доказательством, что данное гормон-рецепторное взаимодействие является необходимым звеном в гормональной реакции клетки. Значение этого требования тем более велико, что строго идентифицированных молекул-рецепторов фитогормонов еще очень мало.

В качестве общей рецепторной характеристики можно рассматривать их специфичность, т.е. способность отличить субстрат от

**Константа Михаэлиса** — характеристика зависимости скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата (чувствительности); численно равна концентрации субстрата, при которой скорость реакции составляет половину максимально возможной.  $V_{\max}$  — максимальная скорость реакции;  $K_m$  — константа Михаэлиса. Уравнение Михаэлиса–Ментен:  $v = \frac{V_{\max} [S]}{K_m + [S]}$ , где  $v$  — скорость реакции при концентрации субстрата  $[S]$ , если  $V_{\max}$  и  $K_m$  даны.



**Аффинность** — характеристика специфичности связывания молекул (фермент-субстрат, антиген-антитело), выражается константой равновесия реакции.



сходного соединения или вещества (афинность), а также сродство ферментов и субстрата, т.е. способность фермента катализировать реакцию в зависимости от концентрации субстрата. Мерой сродства фермента и субстрата принято считать константу Михаэлиса. Эта мера широко распространена для оценки способности корней захватывать элементы минерального питания, находящиеся в дефиците при сравнительном анализе конкурентоспособности растений или при сравнениях  $C_3$ - и  $C_4$ -типов фотосинтеза.

**Рецепторы растений** — молекулы или молекулярные комплексы, воспринимающие внешние или внутренние сигналы физической, механической, химической, электрохимической, осмотической или иной природы, трансформирующие эти сигналы и передающие их структуре, обеспечивающей формирование реакции и расположенной в той же или иной клетке.

В целом рецепторную систему растений можно считать весьма развитой, что позволяет растениям адекватно реагировать на все основные факторы среды и использовать ресурсы, необходимые для их выживания и нормального развития. В то же время рецепция у растений заметно отличается от рецепции животных.

### *2.1.2. Хеморецепция*

Хеморецепторы – эволюционно наиболее древний вид рецепции, свойственный всему живому. На примере хеморецепции видно, что граница между рецепторами и ферментами довольно условна. Ферментативная реакция во многом совпадает с требованиями, предъявляемыми к рецепторам вообще (см. разд. 2.1). Первичный процесс хеморецепции – взаимодействие молекул химического раздражителя с белком-хеморецептором. Эти рецепторы бывают двух типов: связанные с мембраной и растворимые белки, локализованные в цитоплазме или ядре. У растений к хеморецепторам относятся системы восприятия самых разных химических веществ – от низкомолекулярных элементов минерального питания до гормонов и гормоноподобных соединений.

Восприятие химических веществ и формирование адекватной реакции на их присутствие/отсутствие является важнейшим каналом связи растения с внешней средой. В этом качестве исследования хеморецепторов необычайно важны и для общей теории, и для решения прикладных задач. В то же время трудности выделения и идентификации рецепторов настолько велики (Кулаева, 1994), что в настоящее время достоверно идентифицировано лишь несколько рецепторов.

Самые распространенные хеморецепторы воспринимают градиенты химических веществ. Воспринимается реакция на  $H^+$  и  $OH^-$ , трофические факторы (минеральные соединения и органические вещества), у корней наблюдается рецепция  $O_2$  и  $CO_2$ , а также восприятие градиента увлажненности.

Чувствительность хеморецепторов может быть очень разной. Средство хеморецепторов с раздражителем определяется через константу Михаэлиса. Способность рецептировать все более слабые сигналы характеризует повышение качества воспринимаемой информации, так как позволяет растению реагировать на небольшие колебания концентрации полезных или вредных веществ.

Особое внимание при рассмотрении уделяется рецепции фитогормонов и других физиологически активных соединений. Такие химические раздражители, вызывающие комплексные биохимические и морфогенетические реакции, воспринимаются в микро- и наномолярных концентрациях.

Исследования рецепторов молекулярных сигналов – возможно, наиболее бурно развивающаяся область общей и теоретической физиологии растений. В этой области пока идет анализ общих принципов рецепции: пора сравнительных эколого-физиологических исследований еще просто не наступила. В то же время это направление рассматривается мировым сообществом биологов растений как одно из самых перспективных: на 15-м Международном ботаническом конгрессе в Йокогаме (Япония), где собралось более 5 тыс. участников из 84 стран мира и сделано более 3,5 тыс. докладов, пленарная лекция (а их было всего две, остальные доклады делались по секциям) посвящена была этой проблеме.

**Реакция на ауксин.** Наиболее полной можно считать информацию о реакциях на ауксины, однако и в этом вопросе много неизвестного. Возможно, ауксинсвязывающий гликопротеин, локализованный в эндоплазматическом ретикулуме (endoplasmic reticulum + auxin-binding glycoprotein = ERabp1), может локализоваться и на клеточной поверхности, играя роль первичного рецептора ауксина. В русскоязычной литературе используется аббревиатура АСБ (ауксинсвязывающий белок).

В исследованиях АСБ большую роль сыграли иммунохимические методы исследований, поскольку специфические антитела блокируют АСБ, в результате чего можно наблюдать, какие функции клетки при этом меняются. Так, было показано, что антитела против АСБ подавляют индуцируемую ауксином гиперполяризацию мембран. АСБ обнаружены в калеоптилях кукурузы, протопластах табака; гомологичные АСБ найдены в других видах однодольных и двудольных растений. Однако по-прежнему неясно, является ли

АСБ, связанный с поверхностной мембраной, рецептором ауксина или этот белок всего лишь переносчик гормона в клетку, где на этот случай имеются другие рецепторы, которые, в свою очередь, блокируются антителами против АСБ и отключают некоторые киназы (фосфолипазы).

**Реакция на цитокинины.** Цитокининсвязывающие белки (ЦСБ) обнаружены и активно исследовались в 80–90-е годы. В результате многолетних трудов группы О.Н. Кулаевой (Институт физиологии растений РАН) из листьев ячменя выделен и очищен белок, связывающий основной естественный цитокинин – зеатин, весом 67 килоДальтон (кД), локализованный внутри клетки и обладающий высокой аффинностью к цитокинину ( $10^{-8}$  М). Этот белок удовлетворял всем требованиям к рецепторам фитогормонов. Вероятно, ЦСБ весом 67 кД участвует в регуляции активности генетического аппарата цитокинином. Эта регуляция предположительно носит многоступенчатый характер: цитокинины высокоспецифично активизируют протеинкиназу, ассоциированную с РНК-полимеразой. РНК-полимераза, в свою очередь, активизируется ЦСБ, вероятно, при условии ее предварительного фосфорилирования протеинкиназой. Образно говоря, для активации РНК-полимеразы нужно одновременно два золотых ключика – ЦСБ и протеинкиназа, только такая цепочка вызывает регуляцию транскрипции.

Из листьев табака *Nicotiana glauca* в Японии (Wakasugi) выделен ЦСБ, состоящий из двух субъединиц (57 и 36 кД). Этот ЦСБ реагирует на высокие концентрации цитокининов (аффинность  $10^{-5}$  М), т.е. разные ЦСБ могут взаимодополнять друг друга. Напомним, что фитогормоны, как и другие физиологически активные вещества, при одних (оптимальных) концентрациях активизируют процессы, а при более высоких концентрациях могут подавлять этот же процесс (т.е. соответствуют типу реакции доза–эффект). Сложность отношений активации/ингибирования в том, что активации роста цитокинином предшествует подавление экспрессии двух генов. Дальнейшее развитие этих исследований может привести к открытию репрессоров роста, чей синтез блокируется цитокининами. Может быть, именно эти гипотетические репрессоры роста и определяют размеры очень красивых и дорогих минидеревьев – бонсаи. В этом случае прикладной успех открытия таких репрессоров роста неизбежен.

**Реакция на этилен.** На классическом биотест-объекте – проростках *Arabidopsis* – в темноте наблюдается «тройной ответ – triple response (TR)»: 1) укорочение и утолщение гипокотыля; 2) подавление удлинения корня; 3) усиление изгиба апекса.

По усилению/подавлению этих реакций были идентифицированы и выделены гены протеинов, обеспечивающих взаимодействие

гена с этиленом: ETR1 – взаимодействие и CTR1 – ингибирование этиленового ответа. Этилен-связывающие белки (ЭСБ) могут регулироваться протеинкиназами.

Исследования этиленовых рецепторов начали приносить и практические результаты. Так, блокируя рецептор этилена, можно снизить и чувствительность к этому гормону. Как известно, этилен ускоряет созревание и старение побегов (цветов). Подавляя чувствительность к этилену, можно резко замедлить и старение цветов. А это уже чисто практический результат тонких молекулярно-биологических исследований.

**Рецепция биологических объектов: распознавание носителей чужеродной генетической информации.** Распознавание – главная проблема рецепции непосредственного, контактного взаимодействия двух биологических объектов: растений и фитопатогенов, растений и грибов при формировании микоризы, растений и растений-паразитов и др.

Распознавание пыльцы пестиком является одним из наиболее четких примеров способности растительной ткани отличить свое от чужого. Показано, что определяющая роль в этом процессе принадлежит поверхностным белкам гликопротеидной природы, так называемым S-белкам, которые являются продуктами S-генов.

Присутствие патогенов выявляют элиситоры – поверхностные, либо выделяемые, либо расположенные на поверхности паразита вещества, которые первыми соприкасаются с поверхностью растения. Эти вещества распознаются растением, сигнализируя о необходимости включения системы защитных реакций. (Вначале их называли индукторами, поскольку они индуцируют устойчивость. Впоследствии термин индуктор предложили заменить на элиситор, от англ. to elicit – извлекать, вызывать).

Элиситорами могут быть такие соединения, как хитин, хитозан, глюканы, гликопротеины, липополисахариды, липогликопротеиды, пектолитические и протеолитические ферменты. Как правило, большинство элиситоров содержат в своем составе углеводы, хотя бывают и исключения. Так, элиситор фитоалексина гороха – мониликолин А, выделенный из паразита, вызывающего плодовую гниль яблок и груш (*Monilia fructigena*), представляет собой полипептид с молекулярной массой около 8000 Д.

Процесс распознавания патогенов становится возможным благодаря специальным поверхностным рецепторам. Поверхность каждой клетки представляет собой мозаику из таких рецепторов. Рецепторы, в большинстве своем имеющие гликопротеидную природу (но встречаются и просто белки), представляют собой специализированные участки, которые могут избирательно связываться с оп-

ределенными молекулами, находящимися либо в свободном состоянии, либо на поверхности других клеток. С одними молекулами рецепторы реагируют, другие — игнорируют. Обо всех событиях, происходящих на границе, поверхность клетки быстро сообщает в центр, где и принимается соответствующее решение — принять либо отторгнуть. Таким образом, исход от соприкосновения растительной клетки с клеткой патогена будет зависеть от взаимодействия поверхностных молекул, синтезируемых одним организмом, с макромолекулами на поверхности другого.

К настоящему времени описано не менее 40 типов поверхностей взаимодействия. В частности, поверхность взаимодействия между клетками хозяина и клетками паразита будет различаться в зависимости от того, проникает паразит внутрь клетки или развивается в межклетниках. Иногда протопласт паразита непосредственно соприкасается с протопластом хозяина, и тогда взаимное распознавание предполагает взаимодействие молекул на поверхности цитоплазматических мембран партнеров (см. гл. 6). Логика узнавания распространяется на разные типы взаимодействий, как «враждебные» — с фитофагами и фитопатогенами, так и «дружественные» — симбиотические отношения с азотофиксаторами и микоризообразующими грибами.

Итак, проблема восприятия химического сигнала для растений является жизненно важной задачей. Исследования в этой области ведутся давно, но с развитием техники эксперимента, с одной стороны, и расширением общебиологических представлений о взаимодействии растений с другими биологическими объектами и влиянии на них абиотических факторов — с другой, получают все новые импульсы. Теория ставит новые проблемы, практика требует их решения.

### *2.1.3. Фоторецепция*

Фоторецепторы делятся на две группы: а) *рецепторы-пигменты*, обеспечивающие становление и функционирование системы восприятия света фотосистемами и включения энергии фотона в процессы фотосинтеза; б) *фотоморфогенные рецепторы*, участвующие в трансформации светового сигнала в фотоморфологические реакции, в том числе рецепторный контроль фототропизмов.

*Рецепторы-пигменты* представляют собой молекулы, селективно воспринимающие разные участки фотосинтетически активной радиации в диапазоне 350–800 нм. Общее число различных пигментов в растениях велико — несколько сотен, причем пигменты различаются по широте распространения в растительном мире — одни присущи всем растениям, другие могут быть видоспецифичными

или появляться при определенных экологических условиях. Вклад этих пигментов в суммарный процесс фотосинтетического накопления энергии растением также неодинаков. Поэтому рассмотрим пигменты в ряду их универсальности и роли в фотосинтезе.

**Хлорофиллы** — это основные пигменты, которые определяют зеленый цвет растений и обеспечивают основное поглощение солнечной энергии.

Хлорофиллы хорошо растворимы в этиловом эфире, бензоле, хлороформе, ацетоне, этиловом спирте, не растворимы в воде. Очень слабо поглощают оранжевый и желтый свет, не поглощают зеленые и ИК лучи. Раствор хлорофилла *a* в этиловом эфире имеет сине-зеленый цвет, хлорофилла *b* — желто-зеленый.

Характеристика	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>
Макс. поглощение в красной части спектра, нм	650–680	642–644
Макс. поглощение в синей части спектра, нм	428–430	452–455

Основные химические формы хлорофилла — хлорофилл *a* ( $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ ) и хлорофилл *b* ( $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ ). Кроме того, хлорофиллы образуют «спектральные формы» с различающимися максимумами поглощения: хлорофилл *a* в разных фотосистемах может иметь максимумы 650, 663, 669, 673, 677, 680, 684 нм. Эти ряды пигментов обеспечивают передачу энергии от «коротковолновых» к «длинноволновым» в антенных комплексах фотосистем I и II (ФС I и ФС II).

Синтез хлорофиллов — светозависимый многоступенчатый процесс. Выделяют следующие светозависимые этапы синтеза хлорофиллов:

- синтез  $\delta$ -аминолеволиновой кислоты (АЛК) из  $\delta$ -кетоглутаровой или глутаминовой кислот стимулируется красным светом (КС — 660 нм), при участии фитохрома. Образование АЛК начинается практически сразу после включения света. Это дает основание полагать, что ферменты синтеза АЛК не синтезируются *de novo*, а активизируются на свету из неактивного белка. Затем две молекулы АЛК комплексуются в молекулу порфобилиногена, четыре молекулы которого, в свою очередь, в серии реакций образуют протохлорофиллид;

- протохлорофиллид на свету образует хлорофиллид, из которого, в свою очередь, синтезируется хлорофилл *a*, который может перейти в хлорофилл *b*.

Весь процесс от  $\delta$ -кетоглутаровой и/или глутаминовой кислот до хлорофиллов называется «зеленение» и протекает в течение не-

скольких часов. Даже краткое перечисление реакций формирования хлорофиллов указывает на большое число точек, в которых может осуществляться регулирование (стимуляция или ингибирование) реакции биосинтеза хлорофиллов. Этот процесс еще далеко не изучен, что косвенно подтверждается и проведением международной конференции «Зеленение растений» в 1995 г.

**Каротиноиды** выполняют две основных функции в процессе фотосинтеза: а) участвуют в поглощении света как дополнительные пигменты в сине-фиолетовой и сине-зеленой части спектра (400–550 нм); б) защищают молекулы хлорофиллов от фотоокисления.

Каротиноиды – жирорастворимые пигменты желтого, оранжевого и красного цвета. Образуют следующие группы:

- **каротины** –  $C_{40}H_{56}$ , оранжевые и красные, хорошо растворимы в хлороформе, бензоле, сероуглероде, ацетоне, петролейном и диэтиловом эфире. Не растворимы в метиловом и этиловом спирте;
- **ксантофиллы** –  $C_{40}H_{56}O_2$  и  $C_{40}H_{56}O_4$ , желтые, хорошо растворимы в хлороформе, бензоле, сероуглероде, ацетоне, метиловом и этиловом спирте. Плохо растворимы в петролейном эфире;
- **каротиновые кислоты** – продукты окисления каротиноидов.

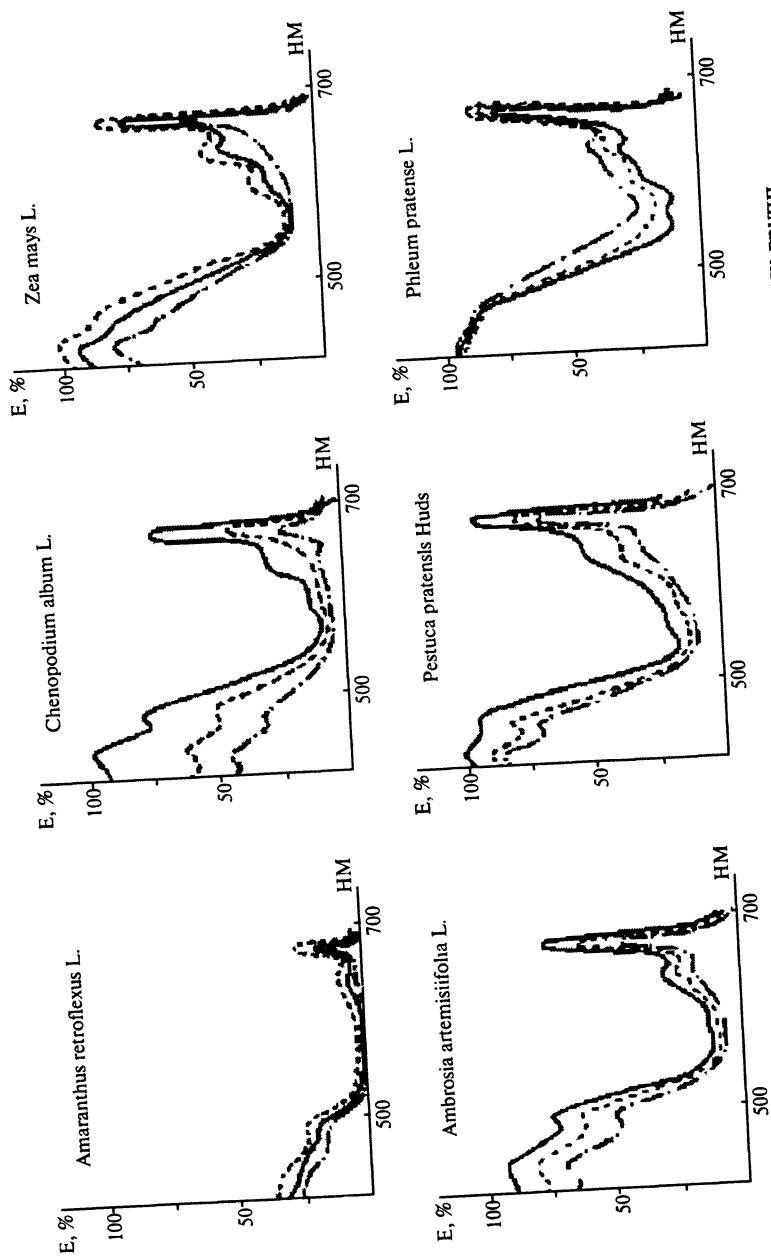
Каротиноиды (от лат. *carota* – морковь) входят в состав нефотосинтезирующих частей растений, а также синтезируются бактериями и грибами. Не синтезируются животными. Производным каротиноидов является витамин А, а также АБК-подобное соединение ксантоксин и другие физиологически активные соединения.

Защитная фотопротекторная функция каротиноидов заключается в том, что они улавливают активизированный  $O_2$ , а также снимают возбуждение с молекул хлорофилла. Таким образом, каротиноиды проявляют антиоксидантную активность.

К группе **фенольных соединений** относятся флавоноидные пигменты – антоцианы, флавоны и флавонолы.

Спектр поглощения антоцианов из различных растений охватывает коротковолновую часть спектра – сине-фиолетовую (400–420 нм) и зеленую (510–550 нм), поэтому предполагается, что спектр поглощения антоцианов является дополнительным к спектру поглощения хлорофиллов и каротиноидов.

Считается, что 12–30% общей суммы радиации, поглощенной листьями антоциансодержащих растений, приходится на долю антоцианов. Как указывает А.А. Шахов (1993), антоцианы, поглощающие и преобразующие энергию сине-фиолетовых и зеленых лучей, влияют на световой внутриклеточный режим и способствуют более производительному использованию солнечной энергии в ус-



**Рис. 6.** Спектры пигментов фотосинтеза растений разных адаптивных групп при разной обеспеченности элементами минерального питания (виды растений различаются как соотношением пигментов в разных частях спектра, так и изменчивостью содержания пигментов в зависимости от условий среды)



ловиях пониженной температуры. Установлено также, что антоцианы предохраняют растения не только от пониженных, но и от повышенных температур. На примере гречихи с бордовыми листьями показано, что высокоантоциановые сорта обладают высокой устойчивостью к повышенной температуре воздуха: даже в самые знойные часы их листья увядают крайне слабо.

В последние годы антоцианы рассматриваются как эндогенные регуляторы энергетического обмена хлоропластов. Показано, что антоцианы стимулируют электронный транспорт в хлоропластах. Исследования участия антоцианов в фотосинтезе и, шире, в фотохимической регуляции в растениях далеко не закончено. Представляет интерес анализ внутриклеточных процессов, связывающих антоцианы, которые синтезируются вне хлоропластов, и фотосинтез в пластидах. Наиболее перспективны эти исследования в области повышения устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды.

В целом система рецепторов-пигментов очень лабильна и зависит от вида растений, условий минерального питания, водного режима, спектра освещенности, общего количества света, падающего на растения, и других параметров. На рис. 6 приведен пример динамичности спектров поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР) в зависимости от минерального питания у видов с разными типами адаптивных стратегий.

**Фотоморфогенные рецепторы.** К этой группе рецепторов относятся фитохром (рецептирует красный (660 нм) и дальний красный (730 нм) свет), криптохром (рецептирует синий (320–490 нм) свет), а также фоторецептор УФ излучения (290–320 нм).

**Фитохром** – хромопротеид, который может образовывать две взаимобратимые формы, поглощающие красный свет (КС- $\Phi_{660}$ ) и дальний красный свет (ДКС- $\Phi_{730}$ ). Для перехода из одной формы в другую достаточно освещения светом низкой интенсивности, что приводит к переходу из неактивной формы  $\Phi_{660}$  в активную форму  $\Phi_{730}$ , которая вызывает фотоморфогенез. Обратный переход  $\Phi_{730}$  в  $\Phi_{660}$  происходит в темноте или при ДКС. На уровне клетки фитохром регулирует некоторые быстрые процессы: движения устьиц, хлоропластов, настии, уровень мембранного электрического потенциала и проницаемость мембран и более медленные: синтез пигментов – хлорофиллов и каротиноидов, синтез de novo ферментов и гормонов (гибберелины и цитокинины и, возможно, ауксины). Фитохром стимулирует прорастание семян, рост листьев, растяжение междоузлий, переход к цветению и другие эффекты. Имеются данные об участии в регуляции дыхания и окислительного фосфорилирования.

Одной из первых реакций, индуцируемых красным светом, является возрастание концентрации  $\text{Ca}^{++}$  в цитоплазме растительных клеток при участии фитохрома. Никтинастические движения листьев контролируются фитохромом через регуляцию мембранного транспорта  $\text{Ca}^{++}$  и его уровня в цитоплазме.

Множественные эффекты, вызываемые фитохромом, могут определяться также влиянием на биосинтез новых молекул (ферментов, гормонов) через активизацию генетического аппарата или через постсинтетическую активацию существующих молекул либо сочетанием этих процессов.

**Криптохром** – группа фоточувствительных веществ, в которую входят специфические производные флавинов и каротиноиды (обсуждаются рибофлавин и  $\beta$ -каротин), возможно, функционально связанные с цитохромом  $b_5$ . До последнего времени вопрос о существовании конкретной специфической молекулы криптохрома (подобно детально описанному фитохрому) остается открытым (Шахов, 1993). Считается, однако, что синий свет (СС) рецептируется флавиновым компонентом окислительно-восстановительных реакций (редокс-цепей) на мембранах. СС влияет на ионные потоки (в частности,  $\text{Ca}^{++}$ ) и величину мембранного потенциала. Далее, СС вызывает фототаксисы, перегруппировку хлоропластов, а также биосинтез хлорофиллов, каротиноидов и антоцианов. На уровне целого растения криптохром может влиять на транспирацию, в том числе и раскрытие устьиц, сдвиги циркадных ритмов, различные фотоморфогенетические изменения: положительные и отрицательные ростовые изгибы, торможение или стимуляцию роста корней, фотоконтроль цветения.

Фоторецептор ультрафиолетового света (УФС) также может влиять на биосинтез пигментов (антоцианов) и ряд морфогенетических процессов, связанных, в частности, с выживанием растений в высокогорьях, где спектральный состав света содержит значительно больше УФС, чем на равнинах.

Фитохром и криптохром достаточно сложно взаимодействуют. Описание комплексных фитохром+криптохром-стимулируемых реакций еще далеко не закончено.

#### *2.1.4. Гравирецепция*

Гравирецепция определяет направление роста растений по отношению к силе тяжести, т.е. направление основной оси дифференциации растений, в результате которой верхки оказываются наверху, а корешки – внизу. Как показал детальный анализ С.С. Медведева (1998), полярная дифференциация растений в наибольшей степени зависит от полярного базипетального транспорта гормона

ауксина, возникновения электрических градиентов и полярных потоков ионов кальция.

У большинства растений восприятие гравитропического сигнала корнями сопровождается перемещением крахмальных зерен – статолитов – в специализированных клетках корневого чехлика, а в надземных органах – в клетках, окружающих сосудистые пучки. Согласно статолитной теории, возникшей еще в начале века, восприятие силы тяжести связано с давлением статолитов на плазмалемму или иные внутриклеточные структуры. Главная особенность статолитов заключается в том, что они «тонут» в цитоплазме и давят на лежащие ниже структуры. В связи с этим в роли статолитов могут выступать самые разные клеточные структуры: амилопласты, хлоропласты, митохондрии, аппарат Гольджи, включения типа друз щавелево-кислых солей, сульфата бария, карбонатов и т.д.

Однако дальнейшие исследования показали, что гравитропический сигнал может рецептироваться и без статолитов и, наоборот, при наличии статолитов гравитационное поле может клетками не восприниматься. Много данных получено в условиях переменной гравитации, когда растения с разной частотой и в разных плоскостях вращаются в специальных устройствах – клиностагах, поэтому более тяжелые статолиты перекатываются внутри клетки и реакция на них фиксируется тонкими цитологическими и гистохимическими методами. В результате в конце 80-х – начале 90-х годов констатировалось, что взаимодействие статолитов и/или статолитоподобных структур не может служить первичным механизмом в рецепции и трансдукции гравитационного воздействия (Медведев, 1998). Таким образом, просуществовав почти век, статолитная гипотеза была «закрыта».

В 20-е годы индийский ученый Джагеш Чандра Бос отметил, что под влиянием силы тяжести нижняя часть осевого органа приобретает положительный заряд. Позже, независимо друг от друга, Холодный и Вент предположили, что анион индолилуксусной кислоты (ИУК) должен перемещаться в сторону положительно заряженной части растения, т.е. вниз. Затем было показано, что ионы кальция играют самую важную роль в восприятии и передаче гравитационного сигнала, а также в формировании ответной ростовой реакции (Медведев, 1998), рис. 7.

Однако под влиянием гравитационного стимула вовлекается в реакцию и целый ряд других механизмов. Так, при гравистимуляции синтезируется один из гормонов стресса – этилен, а ингибиторы синтеза и действия этилена (кобальт, аминоэтоксивинилглицерин, углекислый газ, ионы серебра) подавляют гравитропическую реакцию.



**Рис. 7.** Основные факторы восприятия гравитропического стимула, полярной дифференциации и роста осевых органов растений

Гравичувствительность корней зависит от освещения красным светом (КС). У некоторых растений в полной темноте корни не обладают способностью к гравирецепции и растут горизонтально. Освещение КС вызывает способность к формированию гравитропической реакции. Этот эффект не покажется странным (ведь семена часто прорастают под землей, в темноте), если учесть, что растительные ткани проявляют свойства световода и освещение какой-либо части проростка приводит к передаче света в другие его части.

Весьма распространенной является ситуация, когда положительный гравитропизм сталкивается с физическими или химическими стимулами, требующими отклонения от вертикального роста. Например, плотные почвенные слои или засоление, или переувлажнение, или иные комбинации неблагоприятных факторов. В каждом случае развиваются специфические реакции, о которых С.С. Медведев (1998) пишет: «Однако при этом остаются открытыми вопросы о том, как важнейшие факторы поляризации ... суммируются в процессе формирования осей симметрии в целом растении. Неясны также первичные механизмы восприятия поляризирующего сигнала, их трансформация в конкретную морфологическую структуру».

### *2.1.5. Другие рецепторы*

**Механорецепция.** Эта форма восприятия связана с механическими воздействиями на чувствительные клетки. Механические воздействия, воспринимаемые растениями, бывают двух типов: воспринимающие касание к какой-либо поверхности (тигморецепция) и воспринимающие сотрясение (сейсморецепция). Результатом механорецепции бывает, как правило, какое-либо движение растений. Двигательную активность трудно отнести к основным для растений, однако такие движения происходят при вынужденных изменениях грави- и фототропизма у насекомоядных растений, скорость

движения которых должна быть сопоставима со скоростями движения их жертв — насекомых (иначе добыча ускользнет), а также у мимозы (*Mimosa pubica*) и некоторых бобовых, «схлопывающих» молодые верхушки листьев.

**Тигморецепцию** начал изучать Ч. Дарвин на насекомоядных растениях. Он выяснил, что клетки насекомоядных очень чувствительны: они реагируют на давление массы 0,00025 мг. Восприятие происходит на кончике клетки, а двигательная активность развивается в ее базальной части. Рецепторы при этом пространственно отдалены от эффекторов, т.е. развивается классическая реакция по типу рефлекторной. Более того, было выявлено, что прикосновение вызывает в клетке нераспространяющийся рецепторный потенциал подобно тому, как это происходит в рецепторных клетках животных (см. п. 2.1.1). Однако в случае с насекомоядными и рецептор, и эффектор могут быть расположены в одной клетке, поэтому потенциал действия при слабых раздражениях может и не развиваться. При усилении силы раздражения может развиваться и потенциал действия (ПД), который передается в другие клетки. Таким образом, в растениях существуют аналоги системы биоэлектрической интеграции рецептора и эффектора. Однако эта система не специализирована и не сопоставима даже с системой передачи сигналов по нервным волокнам низкоорганизованных червей и т.п.

**Сейсмочувствительность** рецептируется иначе, чем касание: усики растений, воспринимающие касание, не реагируют на раздражение сотрясением.

У насекомоядной мухоловки удар, производимый насекомым при посадке, воспринимается механорецепторами чувствительных волосков, локализованными в эпидермальных клетках у основания волоска. Рецепторные клетки отвечают на раздражение изменением мембранного потенциала, который через 0,06 с после достижения максимальной величины, индуцирует первый распространяющийся потенциал действия (ПД) величиной около 100 мВ. Скорость его распространения равна 5–10 см/с, продолжительность ПД составляет 1–2 с. После рефрактерного периода (до 4 с), за первым ПД следует второй, со скоростью 25 см/с. Захлопывание обеих лопастей ловушки происходит практически синхронно после начала второго ПД. Оба ПД передают раздражение в моторные клетки, расположенные в эпидермисе нижней стороны листа.

Таким образом, быстрые двигательные реакции у растений построены по той же схеме, что и у животных. Разумеется, движения — это не главная магистраль, по которой развивался адаптивный потенциал растений. Однако рефлекторный принцип построения реакции на внешний раздражитель просматривается очень четко.

**Восприятие времени: биологические часы.** Выделить структуры, напрямую рецептирующие время, подобно тому, как можно зарегистрировать структуры, непосредственно реагирующие на гравитационное поле и химические вещества, пока нельзя. Однако проблема биологических часов, несомненно, существует: зарегистрированы процессы, при постоянных условиях поддерживающие циркадные ритмы, также при постоянных условиях регистрируется сезонная ритмика развития многих растений.

Гипотез относительно природы биологических часов высказано много. Можно выделить две группы таких гипотез. В рамках первой ведется поиск колебательной структуры, осциллятора, который колебался бы со строгой периодичностью. Таких осциллирующих молекул, вообще говоря, много. Однако, кроме жесткой периодичности колебаний, для таких молекул необходимо:

а) доказать полную независимость этих колебаний от физических, химических или биологических условий (например, как естественный распад радиоактивных изотопов, независимый от условий среды);

б) показать связь осциллятора со структурами, формирующими циркадную или сезонную ритмику, и доказать, что без исходной молекулы-осциллятора эта цепочка не инициируется и ритмика пропадает.

Другая группа гипотез связана с функционированием надмолекулярных комплексов, в которых происходит либо независимый от условий среды расход (накопление) какого-то ресурса, либо взаимопревращение структур из активной формы в неактивную и обратно. Во втором случае также требуются доказательства обязательности инициирующей роли этих молекул в цепочке событий.

Кроме того, можно предположить, что «встроенных» биологических часов вообще нет, а растения воспринимают какой-то внешний периодический сигнал, по которому можно отсчитывать время. Здесь открывается широчайшее поле для самых смелых построений, так как поиски рецептора времени – биологических часов – еще далеки от завершения.

**Экзотические рецепторы.** Как видно из приведенных материалов по рецепторам, эта проблема относительно нова для физиологии растений, а потому содержит значительные области неизведанного. Поиск новых рецепторов часто захватывает достаточно экзотические виды взаимодействий.

Г.С. Розенберг (1984) цитирует работу, где периодические колебания роста одного из видов кедра на Тянь-Шане регулируются колебаниями излучения космического объекта пульсара P5010/16, расположенного за миллионы световых лет от нашей галактики и

различаемого на всех участках электромагнитного спектра только с помощью мощнейшей техники.

В конце 60-х все научно-популярные журналы обошло описание «эффекта Бакстера». Н. Бакстером были проведены следующие процедуры. В комнату, где находилось как минимум два растения, входил некто и причинял вред одному из растений: жег зажигалкой, обрывал листья и совершал прочие негодяйства. Затем подключали датчики биоэлектрических потенциалов к «растениям-свидетелям», которых злоумышленник не трогал. После этого перед растениями проходили сотрудники лаборатории, среди которых был и «злодей». При прохождении «невинных» сотрудников мимо «жертвы» и «свидетелей» биоэлектрические потенциалы были спокойны. Появление «злодея» вызывало волны потенциалов действия. Эти опыты позволили думать, что между растениями существует что-то вроде телепатической системы оповещения друг друга об опасности. Разумеется, взбудораженные физиологи стали проверять данные, полученные Бакстером. Но, к сожалению, эти сенсационные эффекты воспроизводились только в его лаборатории. Может быть, Бакстер так шутил.

Вполне серьезно обсуждается влияние музыкальных стилей на рост растений: высказано мнение, что Бах и Вивальди влияют положительно, а рок, попса и прочие современные ритмы угнетают растения.

Список таких «рецепторов» можно продолжить. Однако и перечисленного достаточно, чтобы убедиться, что вышеприведенные многочисленные требования к идентификации рецепторов являются единственным путем доказательства существования той или иной рецепторной системы. Только полные и однозначные ответы на условия, перечисленные О.Н. Кулаевой (см. п. 2.1.1), могут подтвердить, что мы имеем дело с реально существующей рецепторной системой.

## 2.2. Системы передачи сигнала

У высших растений, как и у любого многоклеточного организма, внешние сигналы передаются на двух иерархических уровнях: внутриклеточном и межклеточном (организменном). Развитая внутриклеточная система передачи информации осуществляется по нескольким каналам и передает сигналы на основные клеточные исполнительные структуры-эффекторы: на ферментативный аппарат, мембрану, мембранные транспортные системы и генетический аппарат клетки. Кроме того, существует межклеточная система, по которой происходит взаимодействие пространственно разделенных

органов растений. После прохождения по растению межклеточные сигналы достигают клетки-мишени, которая компетентна для реализации физиологически адекватного ответа. В клетке экстраклеточный сигнал рецептируется, а затем по внутриклеточным каналам передается на эффекторы.

Внутриклеточная система передачи информации у растений во многом схожа с аналогичной системой животных. Это сходство проявляется и в общей структурной организации передачи информации, и в существовании биохимически близких механизмов. На уровне многоклеточного организма системы передачи сигналов у животных и растений кардинально различаются (см. разд. 1.2). В процессе передачи сигнала в растениях в полной мере реализуется схема децентрализованного многокомпонентного управления.

### *2.2.1. Внутриклеточные системы передачи информации*

В клетке растения существует несколько систем передачи информации. Как и система рецепции, в настоящее время они активно исследуются. Общая картина передачи информации внутри клетки от экстраклеточного сигнала к эффектору еще очень далека от завершения. В то же время можно выделить следующие системы.

**Система передачи молекулярного сигнала** гормональной или гормоноподобной природы. Среди уже открытых передатчиков такого рода сигналов можно выделить гормон-связывающие белки (ГСБ) (см. п. 2.1.2), которые могут быть локализованы как на мембране, так и внутри клетки, в ядре и цитоплазме. Соединяясь с гормоном, ГСБ активизируются. В активной форме они могут прямо влиять на различные геномные, мембранные и ферментативные эффекторы либо опосредованно, через вторичные мессенджеры (от англ. messenger – вестник, курьер), которые активизируют внутриклеточные системы. Таким образом, гормоны через ГСБ, активизируют многочисленные клеточные ферментативные системы. Такой каскадный механизм действия объясняет, как небольшое количество гормона может вызвать очень сильную и разветвленную реакцию, способную охватить все стороны жизнедеятельности клетки.

**Аденилатциклазная система.** цАМФ-мессенджерная (цАМФ — циклический аденозинмонофосфат) система передает экстраклеточный сигнал в клетку, усиливает этот сигнал и активизирует ряд универсальных клеточных процессов, в результате которых инициируется фосфорилирование пептидов. Экстраклеточный сигнал может быть гормональной, метаболической или физической природы. Активизированный экстраклеточным гормоном рецепторный гормон-связывающий мембранный белок меняет конфигурацию так



называемого G-белка, который активизирует аденилатциклазу (Каримова, 1994), рис. 8. Аденилатциклаза синтезирует цАМФ, которая в свою очередь активизирует цАМФ-зависимые киназы, фосфорилирующие белки. Процесс фосфорилирования зависит от концентрации цАМФ – при низких концентрациях (1 мкМ) фосфорилируются преимущественно низкомолекулярные пептиды, при высоких (1 мМ) – средне- и высокомолекулярные пептиды. Это указывает на то, что эффекты, вызываемые цАМФ, опосредованы цАМФ-зависимыми протеинкиназами.

Существование цАМФ-мессенджерной системы у растений показывает глубокое биохимическое сродство растений и животных. Общие характеристики этой системы у растений и животных схожи. Более того, и растительный гормон индолилуксусная кислота, и пептидный гормон животного происхождения вазопрессин (регулятор водно-солевого баланса животных клеток) оказывали на цАМФ-систему сходное действие, несмотря на очевидные химические различия ИУК и вазопрессина.

Активизация протеинкиназ цАМФ находится под контролем нескольких систем, существенное влияние на этот процесс оказывают температура, фитогормоны, низкомолекулярные регуляторы (детергенты, соли тяжелых металлов), фитогормоны, ионы кальция, ферменты фосфопроteinфосфатазы, которые дефосфорилируют ранее фосфорилированные белки, т.е. инактивируют их. Еще более усложняет картину взаимодействие цАМФ-системы с други-

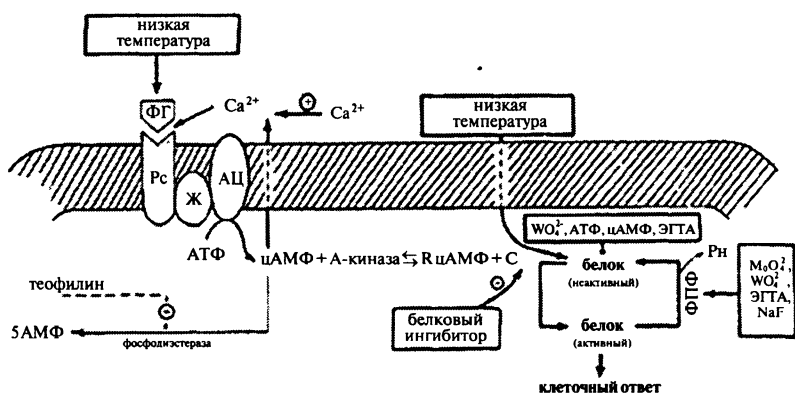


Рис. 8. Аденилатциклазная система передачи экстраклеточного сигнала в клетку

ФГ – фитогормоны; Рс – рецептор; АЦ – аденилатциклаза; цАМФ – циклический аденозинмонофосфат; ФПФ – фосфопроteinфосфатаза (катализирует дефосфорилирование белков, т.е. инактивирует их); Ж – G-белок

ми сигнальными системами, в том числе кальция как вторичного мессенджера (см. ниже).

Нужно отметить, что анализ функционирования аденилатциклазной системы в растениях ведется с начала 80-х годов. Однако из-за больших методических сложностей, дороговизны анализов и отсутствия экспресс-методов пока получена лишь общая схема функционирования этой системы и отдельные примеры ее эколого-физиологической регуляции. Выведение общих закономерностей активации/инактивации аденилатциклазной системы – дело будущего.

**Ca<sup>2+</sup>: кальмодулиновая система.** Са – один из немногих, если не единственный макроэлемент, концентрация которого в цитозоле поддерживается на уровне, сопоставимом с содержанием фитогормонов: 10<sup>-6</sup>–10<sup>-7</sup> М, в то время как наружная концентрация вблизи мембраны составляет около 10<sup>-3</sup> М. Такая низкая концентрация в клетке уже предполагает возможную высокую биологическую активность кальция. Концентрация кальция более высока в митохондриях, эндоплазматическом ретикулуме и, вероятно, в хлоропластах. Другим «способом» хранения связанного кальция являются друзы оксалата кальция в вакуолях и др.

Перемещение даже небольших количеств кальция через мембрану выступает в качестве триггера, переключающего реакции. В силу этого кальций также относят к вторичным мессенджерам. Кальций, проникая в клетку через специфические Са-канал, соединяется с белком кальмодулином, который в комплексе с кальцием образует Са: кальмодулиновый комплекс. Кальмодулин (аббревиатура от англ. **calcium modulator** – кальциевый модулятор) – протеин молекулярной массой 16,7–18 кД, он практически одинаков у микроорганизмов, растений и животных, что можно рассматривать как эволюционно закрепленную систему функционирования кальция как вторичного мессенджера. Этот комплекс (Leshem et al., 1992, с дополнениями), см. рис. 9, может взаимодействовать с большим числом ферментативных систем, что, в свою очередь, может приводить к изменению метаболических процессов в клетке вплоть до полной их переориентации.

Система Са: кальмодулин, как и аденилатциклазная система, контролируется различными активаторами и ингибиторами. В первую очередь таким регулятором является собственно концентрация кальция, которая находится под строгим контролем различных механизмов поддержания его концентрации: Na/Ca-обменника, Са-каналов (Са-АТРазы), локализованных на плазмалемме и внутри клеточных компартментов или химической модификации связанных форм кальция. Система кальциевых каналов в клетке очень сложна. Известно, что существует несколько типов Са-каналов,

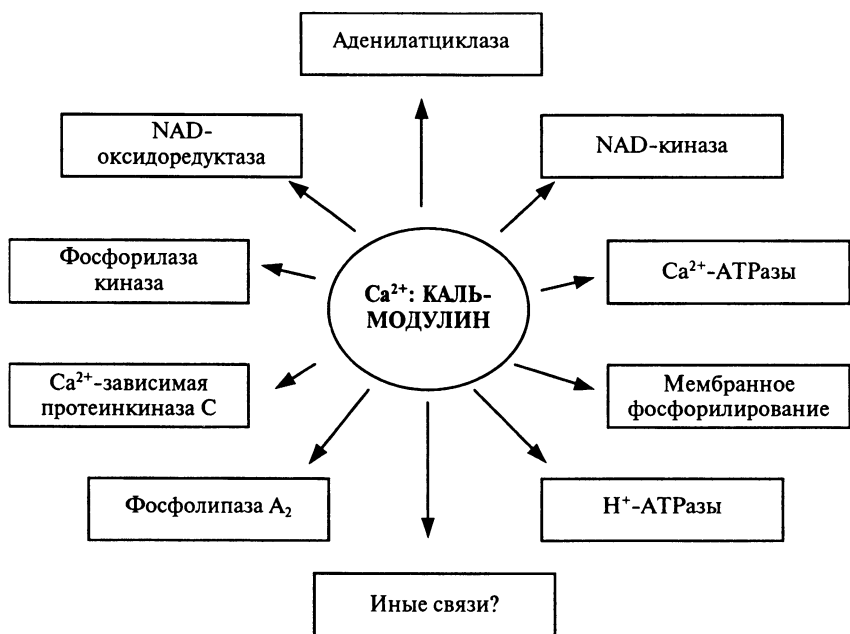


Рис. 9.  $\text{Ca}$ -кальмодулин активируемые ферменты и ферментативные комплексы

которые контролируются уровнем электрического потенциала на мембране, рН, содержанием гормонов и других экстраклеточных и внутриклеточных факторов.

Выделено несколько систем антагонистов  $\text{Ca}$ : кальмодулина. Первая группа – фенотиазины, из которых трифлуоперазин (ТФП), антидепрессант в фармакологии, связан с регуляцией неспецифических мембранных эффектов. Другая группа –  $\beta$ -эндорфин и калмидазолиум – более специфичны и, предположительно, могут ингибировать связанное с  $\text{Ca}$ : кальмодулином старение листьев. Велико влияние кальция на регуляцию метаболизма, в том числе на фотосинтетические процессы:  $\text{Ca}$  влияет на фруктозо-1,6-бисфосфатазу, возможными мишенями кальция является сахарофосфатсинтетаза, а также неорганический пирофосфат. Эти исследования ведутся очень активно.

**Продукты катаболизма.** В последние годы интенсивно разрабатывается весьма остроумная гипотеза о регуляторной роли продуктов катаболизма, возникающих при стрессе (Тарчевский, 1993). Суть ее заключается в том, что продукты распада веществ, которые возникают под влиянием стресса, являются регуляторами синтети-

ческих процессов в клетке. Действительно, разрушение молекул под влиянием внешних факторов должно быть сигналом о неблагоприятии, и ответом на этот сигнал должна быть коррекция синтетических процессов. К таким веществам относятся продукты деградации биополимеров – олигонуклеотиды, олигопептиды, олигосахара, а также оксигенированные продукты метаболизма липидов. Кроме того, в условиях стресса регуляторное влияние могут оказывать аминокислоты, ацетилхолин, катехоламины, серотонин, гистамин, фенольные соединения, некоторые жирные кислоты, янтарная и траматининовая кислоты, а также продукты катаболизма фитогормонов.

Продукты катаболизма оказывают как активизирующее, так и ингибирующее действие. Именно через активизацию анаболизма в клетке реализуются механизмы выхода из стресса. Ингибирование выполняет следующие биологически значимые функции. Снижение интенсивности катаболических превращений реально уменьшает последствия стресса. Действуя по механизму ретроингибирования, эти продукты тормозят стресс-индуцируемую биодеградацию. Другая роль ингибиторов катаболической природы заключается в переводе клетки в состояние физиологической депрессии. В последние годы активно разрабатывается концепция защитно-адаптивной роли снижения функциональной активности клетки на первом этапе стресса. Согласно данным В.М. Пахомовой (1998), катаболические реакции стресса должны таким образом сбалансировать метаболизм, чтобы, с одной стороны, отключить лишние в изменившихся условиях реакции, а с другой – удержать клетку в границах допустимых изменений гомеостаза.

Таким образом, продукты катаболизма играют важную роль в формировании неспецифического адаптационного синдрома у растений. С одной стороны, это полупродукты для будущих реакций синтеза, с другой – разветвленная система физиологически активных веществ с выраженным полифункциональным действием.

**Лектины.** Лектины – белки, состоящие из 4-х и более идентичных мономеров и имеющие точки специфического связывания с сахарами. Эта связь с выступающими из клетки полисахарами определяет участие лектинов в узнавании чужих клеток. Взаимодействуя с олигосахаридными участками гликопротеинов клеточных мембран, лектины участвуют в регуляции метаболизма. В растениях число лектинов неизвестно. Так, в пшенице обнаружено два типа лектинов, в картофеле – три. Вероятно, эти различия связаны с тем, что в картофеле в ответ на внедрение фитопатогена вырабатываются защитные фитоалексины, а в пшенице – нет. В целом существуют несколько типов лектинов.

Лектины в последние годы рассматривают и как маркеров, и как «участников» системы формирования устойчивости растений (Shakirova et. al., 1998). Содержание одного из наиболее изученных лектинов – аглютинина зародыша пшеницы (АЗП) – повышается в ответ на засуху, осмотический шок, грибной патогенез, засоление, тепловой шок. Повышение содержания этого белка связано с абсцизовой кислотой (АБК), что указывает на зависимость лектинов от формирования реакции на стресс. Лектины связаны и с другими гормонами и гормоноподобными веществами – цитокининами, brassinosterоидами и др.

\*\*\*

В целом сигналы, воспринятые рецепторами через систему мессенджеров, распределяются по основным «адресам» клетки, т.е. по управляемым структурам.

Через систему рецепции внешних сигналов и перечисленные внутриклеточные мессенджеры осуществляется регуляция мембранной транспортной системы. Барьерная функция и избирательный транспорт через мембрану регулируется по многочисленным каналам (Н-АТРаза, Са-АТПаза, ионные каналы, каналы водной проницаемости – аквапорины и др.). Каждый из основных мембранных насосов и каналов может иметь несколько изоферментов, характеристики которых различаются. В частности, максимальная активность изоферментов мембранных АТРаз может находиться в зоне высокого или низкого трансмембранного электрического потенциала.

Вторичные мессенджеры регулируют метаболизм клетки через активизацию или ингибирование ферментативных систем, а также через активизацию или ингибирование поступления веществ через наружную мембрану или компартментов клетки.

Вторичными мессенджерами сигнал может быть трансформирован и «переадресован» в другую клетку (например, полярный транспорт ауксина по флоэме).

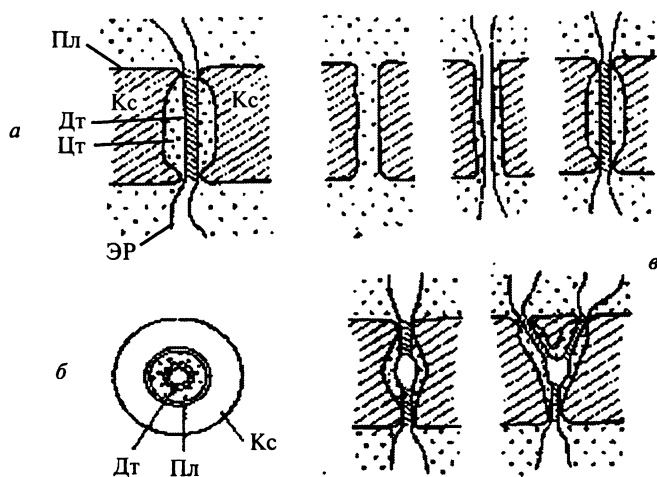
### *2.2.2. Трансформация и передача сигнала между пространственно разделенными органами растений*

Передача информации между пространственно разделенными органами растений осуществляется тремя основными способами (см. п. 1.3.2): передача молекулярного (гормонального) сигнала, распространение электрического потенциала (потенциал действия) и по электрохимическим градиентам веществ (элементы минерального питания, продукты фотосинтеза, вода).

**Морфологические структуры передачи сигналов.** Морфологически у растений имеются достаточно большие возможности для передачи сигнала, поскольку в растениях существует, по крайней мере, четыре системы, анатомически объединенные и приспособленные к передаче сигналов.

Передача сигналов может происходить как по связанным между собой клеточным стенкам соседних клеток – **апопласту**, так и по связанному между собой плазматесмами внутреннему содержимому клеток – **симпласту**. Существуют доказательства, что в том и другом случае вещество может быть перенесено из любой точки растения в любую другую точку (симпластическая теория Арица). В то же время появились факты, свидетельствующие о высокой сложности и неоднозначности систем передачи информации по плазматесмам (рис. 10).

Так, по наблюдениям Ю.В. Гамалея (1998), плазматесмы являются нестабильными структурами, которые могут формироваться или распадаться в ходе онтогенеза, в зависимости от сезона или действия экологических факторов. Эти наблюдения имеют общебиологическое значение, поскольку показывают, что само понятие «целостность» растительного организма весьма относительно. Действительно, если клетки, связанные плазматесмами, могут рассматриваться как некое целое, то разделенное наружными мембранами и клеточными стенками растение следует рассматривать скорее как популяцию



**Рис. 10.** Структура плазматесм (ПД)

*а* – продольный разрез ПД (Пл – плазмалемма, КС – клеточная стенка, Дт – десмотрубочка, Цт – цитоплазма, ЭР – эннеплазматический ретикулум); *б* – поперечный разрез ПД; *в* – варианты морфологии ПД

проживающих рядом отдельных клеток. Как подчеркивает Ю. Гамалей, нам придется еще не раз возвращаться к понятию «интегрированность растения» по мере накопления знаний о механизмах координации функционирования пространственно разделенных частей растений.

В целом же плазматесмы выполняют функцию связи между соседними клетками. По данным Д.Б. Вахмистрова (1985), число плазматесм пропорционально потокам веществ между частями растения (рис. 11). Поэтому плазматесмы являются основным транспортным каналом в тех структурах, где система каналов дальнего

транспорта (флоэма и ксилема) отсутствуют.

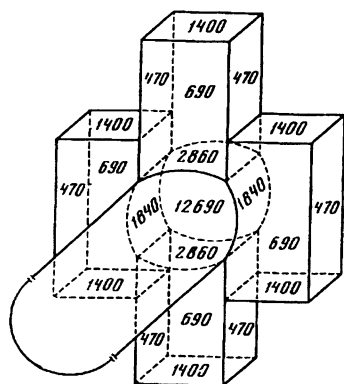
Далее приведен рисунок конфигурации плазматесм в клетках коры корня (Вахмистров, 1985), рис. 12. Функционально сходна картина распределения плазматесм в листьях, где потоки фотоассимилятов направлены от фотосинтезирующих клеток к тонким окончаниям флоэмы, выполняющей функции коллектора для продуктов фотосинтеза.

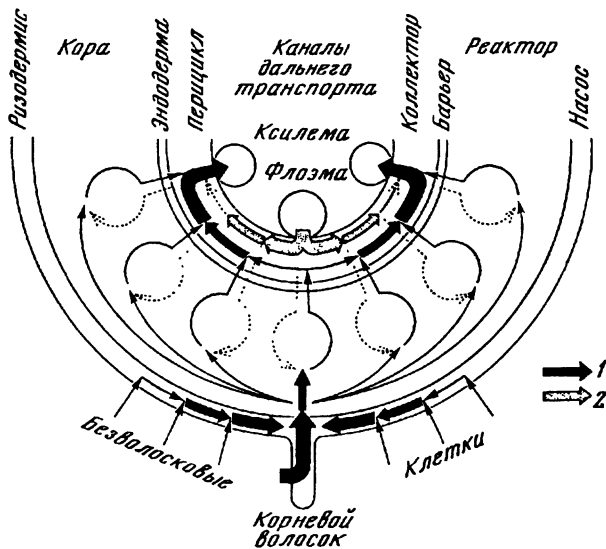
Подчеркнем, что плазматесмы могут передавать не только потоки веществ. По плазматесмам распространяются и биоэлектрические сигналы. Действительно, плазматесмы образованы сросшимися мембранами плазмалеммы и эндоплазматического ретикулаума соседних клеток.

**Рис. 11.** Трехмерная реконструкция распределения плазматесм в клеточных стенках волосковой и четырех окружающих ее безволосковых клетках ризодермы водоросли *Tranea bogotensis*.

Цифрами указано число ПД на одну межклеточную границу

мазматесмы образованы сросшимися мембранами плазмалеммы и эндоплазматического ретикулаума соседних клеток. В биофизике мембраны справедливо сравнивают с конденсатором, где прослойка-изолятор (фосфолипидный слой) разделяет две электропроводящие структуры (в клетках – водные фазы внутри- и межклеточного пространства). Поэтому разность электрических сигналов распространяется по мембране достаточно хорошо. Есть гипотеза об электрической эквипотенциальности симпласта (Аритц), согласно которой, в силу указанных свойств мембраны, у соседних клеток должен быть одинаковый трансмембранный электрический потенциал. Однако существующее мнение о сложности регуляции функционирования плазматесм (Гамалей, 1998) и результаты прямых





**Рис. 12.** Встречные потоки веществ при радиальном транспорте через корень

1 – потоки ионов и продуктов их ассимиляции, 2 – потоки органических веществ из флоэмы. В коре происходит основное взаимодействие потоков 1 и 2 (кора как «метаболический реактор»)

микроэлектродных исследований указывают на то, что передача электрического сигнала по симпласту может регулироваться многими факторами. Тем не менее возможность передачи по симпласту электрического сигнала бесспорна. Более того, отказ от эквипотенциальной схемы формирования электрического сигнала в симпласте делает информацию, передаваемую от клетке к клетке, более дифференцированной, а значит, и качественной.

Транспорт по плазмодесмам определяется как ближний и эффективно обслуживает несколько близлежащих клеток. Дальний транспорт веществ осуществляется в системе восходящих (ксилемных) и нисходящих (флоэмных) потоков.

**Ксилема.** Из общих курсов морфологии и физиологии растений известно, что восходящий транспорт по ксилеме является пассивным процессом (протекает без затрат энергии), поскольку осуществляется по градиенту водного потенциала в системе корнеобитаемая среда — растение — атмосфера. Вещества, переправляемые из корня, переносятся вместе с водой в общем потоке (mass flow) и могут содержать как широко распространенные элементы минерального питания и продуктов «метаболического реактора», так и



высокоактивные молекулярные сигналы (цитокинины, АБК и др.). Кроме того, по ксилеме сигнал может передаваться в форме гидродинамического удара. Такой удар может возникнуть при резких колебаниях градиента водного потенциала, например, при срезке цветов или поедании надземной части растений животными. Гидродинамическая волна распространяется по всему растению. Электрический потенциал также может распространяться по сосудам ксилемы в форме «пристеночного потенциала» (Медведев, 1998). Такой потенциал возникает как результат разной силы связывания катионов и анионов клеточной стенкой ксилемного пучка: более связанные катионы «притормаживаются» у электроотрицательной стенки, а анионы свободно текут с общим массовым переносом. Возникающая динамическая разность потенциалов и формирует «пристеночный потенциал». Напомним, что передача классического трансмембранного потенциала (подобно нервному импульсу животных) в ксилеме невозможна, так как развитые ксилемные пучки образованы отмершими клетками, в которых распались органоиды и в том числе — мембраны.

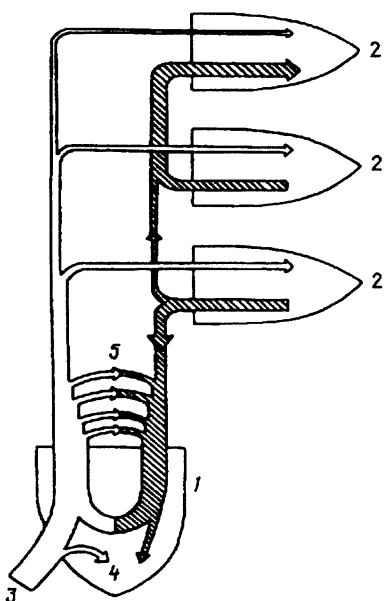
**Флоэма.** Флоэмный транспорт энергозависим, поскольку закачка веществ (прежде всего фотоассимилятов) в тонкие окончания флоэмы в листьях происходит с затратами энергии против их градиента электрохимического потенциала. Энергозависим и транспорт ассимилятов по флоэме. На мембранах клеток флоэмных пучков формируются нормальные трансмембранные потенциалы, которые, в частности, играют важную роль в полярном транспорте ауксинов.

**Циркуляция веществ по растению.** Важной особенностью транспортных потоков в растениях является «перетекание» веществ из флоэмы в ксилему по всей длине растения. На рис. 13 представле-

на схема циркуляции калия в целом растении. Калий поступает в корни (1), затем транспортируется в зону роста корней (4) и переносится во флоэму в стебле (5). Из флоэмы калий поступает в листья (2).

**Рис. 13.** Схема рециркуляции калия в целом растении

1 — корень; 2 — листья; 3 — поглощение калия корнем; 4 — транспорт калия в зону роста корней; 5 — перенос калия во флоэму в стебле. (Ширина полос пропорциональна потокам веществ. Светлые стрелки — потоки калия; заштрихованные — флоэмные потоки)

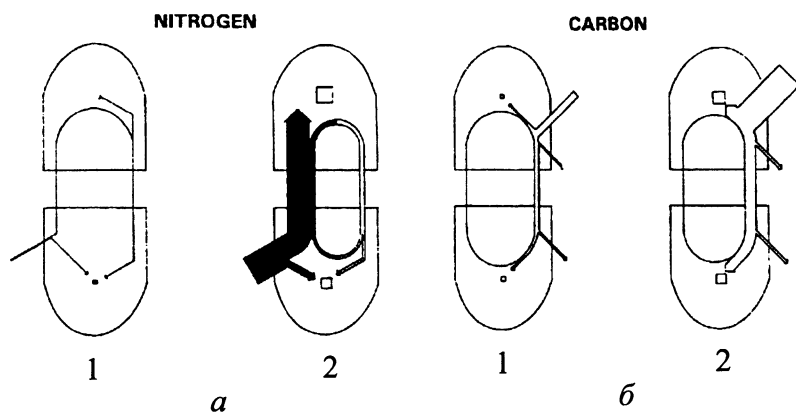


ны потоки калия, которые формируют систему рециркуляции этого элемента в растении. По данным А.А. Зялалова (1989), около 40% калия рециркулирует по растению. В состав транспортируемых по флоэме веществ, кроме продуктов, синтезируемых в надземных частях (фотоассимиляты, фитогормоны), могут входить и вещества, транспортируемые по ксилеме и переместившиеся во флоэму.

Различия в энергетическом обеспечении флоэмного и ксилемного транспорта накладывают существенный отпечаток на механизмы регуляции восходящего и нисходящего потоков веществ. Восходящий ксилемный поток в значительной степени зависит от разности водных потенциалов и водной проводимости системы и в меньшей степени – от энергообеспеченности растения, температуры или освещенности. Флоэмный нисходящий поток нарушается дыхательными ядами и другими регуляторами дыхания, как источника энергии для активного транспорта. Зависимость флоэмного транспорта от температуры выше, чем у ксилемного.

Таким образом, каждая из транспортных систем: симпластная, флоэмная, ксилемная и в несколько меньшей степени апопластная — могут передавать основные виды информации, включая биоэлектрические сигналы.

На рис. 14 показано, что величины потоков веществ и интенсивность их рециркуляции существенно зависят от содержания ресурса в среде (содержание азота), потоки других соединений (фотоассимиляты) также существенно зависят от уровня первого со-



**Рис. 14.** Потоки N и C в растениях при разных уровнях питанием азотом:

1 – 0,2 mmol NO<sub>3</sub>, 2 – 4,0 mmol NO<sub>3</sub>; а – потоки азота, б – потоки углерода. Обозначения стрелок и полос — как на рис. 13

единения. Поэтому, наблюдая изменение потоков какого-либо из веществ, необходимо учитывать и другие жизненно важные параметры.

В противном случае могут быть сделаны неверные выводы. Еще раз отметим, что связи между параметрами могут быть неустойчивыми и даже меняться по знаку, поэтому при эколого-физиологических исследованиях растений целесообразно делать все возможные морфологические и физиолого-биохимические замеры.

### *2.2.3. Основные виды межклеточных сигналов*

Межклеточные сигналы распространяются в виде молекулярных (гормональных) сигналов, электрического сигнала, в том числе потенциала действия, и по электрохимическим градиентам веществ — элементов минерального питания, продуктов фотосинтеза, воды и многих других.

**Молекулярные сигналы.** С открытием ауксина стало ясно, что в растениях существуют специфические молекулы, которые, попадая в клетку или орган, вызывают множественный функциональный ответ. Множественный ответ стал одним из критериев выделения фитогормонов из всего многообразия молекул, которые вызывают ответную реакцию, попадая в клетку или ткань. Мы уже отмечали, что полностью критериям фитогормонов соответствовало всего пять групп молекул: ауксины, цитокинины, гиббереллины, абсцизовая кислота и этилен. Эта группа молекул противопоставлялась всем остальным. Однако по мере накопления знаний выяснилось, что существуют молекулы, сходные по функциям с фитогормонами или выполняющие часть из функций фитогормонов (т.е. неполный набор реакций, вызываемых «классическим» фитогормоном). Как правило, это органические соединения. Однако формальный анализ функциональных ответов, вызываемых анионами азотной кислоты (нитраты), также позволил отнести их к фитогормонам (Кудоярова, Усманов, 1991). В итоге были сформулированы представления о функциональном континууме молекулярных сигналов, множественность эффектов и широта распространения которых в растительном мире различна. Однако все эти молекулярные сигналы вызывают различные морфогенетические и функциональные эффекты.

Приведенный в табл. 3 перечень типов молекул может быть расширен за счет молекулярных сигналов с более узким спектром действия, а также за счет еще не открытых новых молекулярных сигналов. Яркий пример последних — гормон цветения флориген, предсказанный в 30-е годы М.Х. Чайлахяном. Поиски этого гормона все еще продолжаются в различных лабораториях мира.

**Молекулярные сигналы регуляции роста,  
развития и реакции на внешние факторы**

<i>Регулятор</i>	<i>Функции</i>
Ауксины	Рост клеток растяжением, деление и дифференциация клеток, апикальное доминирование, реакция на стресс (?)
Цитокинины	Контроль дифференциации, деление клеток, созревание и поддержание активности хлоропластов, метаболизация элементов питания
Нитраты (NO <sub>3</sub> )	Деление и рост клеток, поддержание активности хлоропластов, регуляция сексуализации
Гиббереллины	Удлинение стебля, индукция закладка плодов, созревание семян
Абсцизовая кислота	Покой почек и семян, реакция на стресс (в том числе на засуху), опадание листьев и плодов
Этилен	Реакция на стресс, созревание плодов, старение
Брассинолиды (стероиды)	Эффекты, сходные с ауксинами
Липоолиго-сахариды	Фактор образования клубеньков у <i>Rhizobium</i> , индуцирует образование клубеньков у представителей семейства бобовых
Жасмоновая кислота	Стимуляция старения, ингибирование зелена хлоропластов, ответ на поранение
Салициловая кислота	Сигнал в составе системы повышения устойчивости
Системин	Пептид, выделенный из томатов. Энергично индуцирует гены раневого ответа. Быстро перемещается по растению. Вызывает системную реакцию
Фузикоцин	Эффекты, схожие с ауксинами
Элиситоры	Различные вещества из патогенов, вызывающие основную реакцию

**Электрические потенциалы.** Растительные клетки, как и любые другие, могут генерировать электрические токи. Основным генератором электрической активности клетки является клеточная мембрана, на которой формируется мембранный потенциал. Мембранный потенциал – это аддитивная величина, которая имеет две основных составляющих: а) потенциал Нернста как отражение ранее сформировавшейся разности электрохимических потенциалов ве-

шеств по обе стороны мембраны и б) электрогенную, которая формируется в результате быстрого несимметричного перераспределения ионов электрогенными ионными насосами. Мембранный потенциал определяет все типы электрической активности живых организмов (Медведев, 1998). Градиенты электрических потенциалов между пространственно разделенными частями растений (регистрируются экстраклеточными методами – один электрод, например, на листе, другой – на корне) отражают различия в величинах мембранных потенциалов сравниваемых участков.

**Разность электрохимических потенциалов вещества** – уравнение, описывающее взаимодействие основных сил, определяющих направление пассивного перемещения молекул (ионов).

$\Delta\mu = RT \cdot \ln a_{in} / a_{out} + z; F\Delta\psi$ , где первое слагаемое – логарифм отношения концентраций данного вещества внутри (in) и вне (out) клетки; второе слагаемое – разность электрических потенциалов на мембране.  $R$  (универсальная газовая постоянная),  $T$  (температура, К),  $z$  (валентность и заряд частицы),  $F$  (число Фарадея) – коэффициенты, выравнивающие размерность для концентрационных и электрических величин.

Для незаряженных веществ (сахаров, воды и т.п.) второе слагаемое уравнения сводится к нулю, и их пассивное перемещение определяется только разностью концентраций. Так, вода движется из раствора, где больше воды (и соответственно меньше растворенных веществ), в раствор, где доля воды меньше (а растворенных веществ больше).

В растениях зарегистрированы потенциалы действия, функционально сходные с потенциалом действия у животных и представляющие собой распространяющуюся волну изменений потенциала. Причиной распространения потенциала действия является потенциал повреждения (демаркационный потенциал), который возникает при резком изменении функционального состояния части растения или повреждении растения.

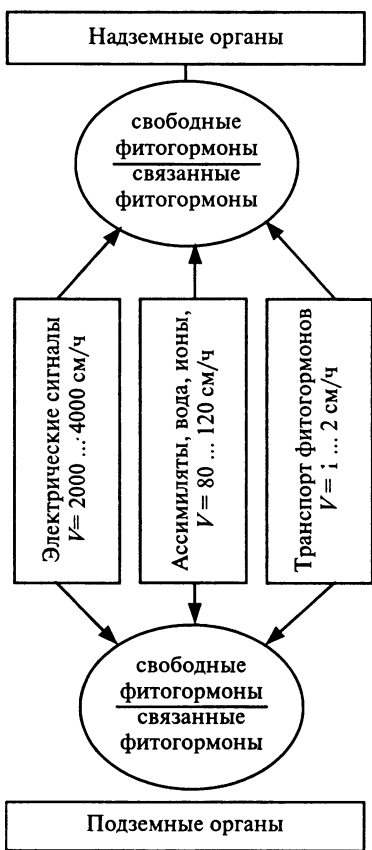
**Электрохимические градиенты веществ.** Как видно из приведенного определения, на заряженные молекулы действуют и электрическая, и концентрационная разности потенциалов, а на нейтральные молекулы – только концентрационная. В силу этого пассивное перемещение молекул может стимулироваться и тормозиться под влиянием электрических сил и разности концентраций. Примерами такого торможения может служить снижение интенсивности фотосинтеза при снижении потребления фотоассимилятов. В этом случае наблюдается эффект ретроингибирования.

**Взаимодействие сигналов.** Поскольку сигналы разной природы передаются по одним и тем же структурам, возникает интерферен-

ция, взаимовлияние сигналов. Рассмотрим один из механизмов связи между биоэлектрическими потенциалами и транспортом фитогормонов (рис. 15).

Известно, что экзогенные фитогормоны влияют на уровень мембранного потенциала. Кроме того, обработка экзогенными гормонами может влиять на формирование и проведение электрического потенциала по стеблю (Медведев, 1998). Считалось возможным и обратное — влияние электрического сигнала на продукцию и транспорт гормонов. Однако широкомасштабная экспериментальная проверка стала возможной с развитием высокоточного и продуктивного метода иммуноферментного анализа фитогормонов.

Вопрос о целесообразности исследования взаимовлияния гормональных и электрических процессов возник не случайно. Дело в том, что и гормональная, и биоэлектрическая системы передачи информации обладают характеристиками, которые ставят под воп-



**Рис. 15.** Взаимодействие биоэлектрического и гормонального сигналов.

(Биоэлектрический сигнал перемещается быстрее, чем гормоны. Достигнув клетки-мишени, потенциал вызывает изменение соотношения свободных и связанных гормонов)

рос их роль в формировании растения как целостной функциональной системы. В качестве одного из аргументов против регуляторной роли гормонов рассматривается низкая скорость их дальнего транспорта. Так, ауксины по флоэме передаются со скоростью около 1 см/ч. В исследованиях же биоэлектрических потенциалов подчеркивается скорость передачи сигнала, но отмечается его низкая информативность. Часто очень разные воздействия (перепад температуры, включение–выключение света, гравитропический стимул) вызывают сходные по конфигурации колебания электрического потенциала. Отсутствие выраженного физиологического смысла распространяющегося сигнала вызвало снижение интереса к исследованиям потенциала действия (ПД). Возникает вопрос, существует ли такой механизм сопряжения, который позволял бы сочетать полифункциональность гормонального действия и быстроту передачи электрического сигнала.

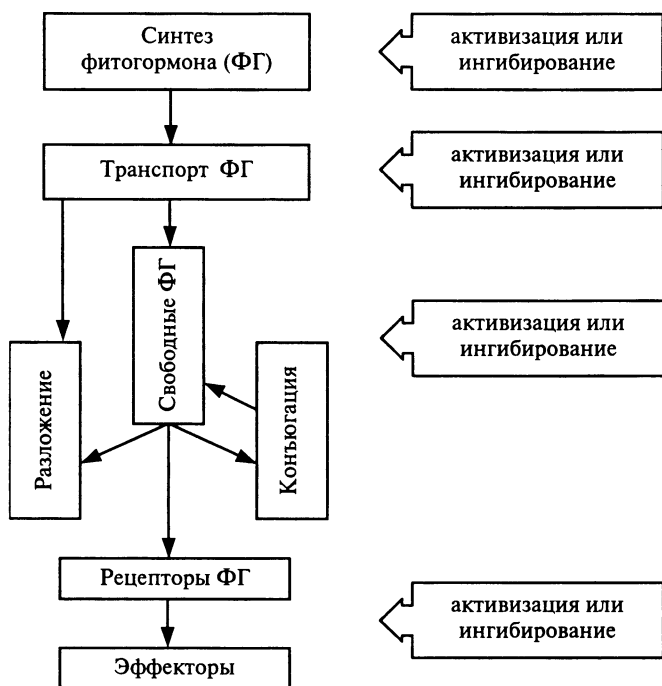
Краткосрочное освещение части листа этиолированного проростка кукурузы вызвало распространение ПД вниз по растению (рис. 16). На фоне еще не завершившегося ПД, сразу после пика электрического потенциала в корнях произошло перераспределение свободных и связанных форм: содержание свободных ауксинов возросло, а связанных – снизилось. При этом сумма фитогормонов (свободные+связанные) осталась практически неизменной.

Аналогичные эффекты были зарегистрированы и при стимуляции корней: в листьях также менялось соотношение свободных и связанных фитогормонов (Кудоярова, Усманов и др., 1991). Эти опыты показали, что:

1) под влиянием электрического сигнала, который пришел из пространственно удаленного органа, происходит перераспределение свободных и связанных гормонов. Напомним, что связанные формы гормонов неактивны. Полифункциональное действие на клетку оказывают только свободные формы фитогормонов;

2) возрастание активности свободных гормонов происходит раньше, чем этого органа достиг бы вновь синтезированный гормон.

Важнейшим положением гормональной теории является постулат о том, что регуляция осуществляется через изменение концентрации гормонов. В соответствии с классическими представлениями концентрация гормонов определяется скоростью синтеза гормона в одном органе и скоростью его транспортировки в другой, где гормон активен. Действительно, ауксины синтезируются в апикальной меристеме, а действуют в различных частях растения, расположенных ниже (боковые меристемы, корни). Однако было показано, что в какой-либо части растения связанных фитогормонов может быть во много раз больше, чем свободных. Поскольку суще-



**Рис. 16.** Пункты регуляции концентрации и активности фитогормонов

На концентрацию активных фитогормонов оказывает влияние большое число факторов на каждом этапе прохождения гормона по органам растений и метаболическим путям. На каждом из этапов может быть свой набор активаторов и ингибиторов. Вся схема находится под влиянием экологических факторов. (Здесь указана лишь часть возможных переходов к разложению ФГ, так как оксидазы ферментов распространены достаточно широко)

свуют механизмы, обеспечивающие обратимые переходы между свободными и связанными формами, в каждой конкретной клетке могут происходить гормон-стимулируемые процессы уже вне зависимости от синтеза гормона *de novo* и транспорта этого синтезированного гормона к месту событий. Такая возможность, как уже отмечалось, связана с реализацией свойства тотипатентности. Каждая клетка, при наличии собственной «законсервированной» гормональной системы, может, при соответствующих обстоятельствах, реализовать все гормон-зависимые процессы, к которым относятся и стимуляция деления, и рост растяжением, и активация/ингибирование различных метаболических путей и органоидов.

В свете изложенного раскрывается и информационное значение обратного процесса – распространения электрического сигнала



ла при изменении гормонального статуса какой-либо части растения. Резкое изменение физиологического состояния какого-либо органа может через систему взаимодействия гормон+ПД изменить всю систему взаимоотношений между частями растений (см. разд. 3.1).

И, наконец, о взаимодействиях между фитогормонами и, шире, между молекулярными сигналами. Фитогормоны являются очень активными соединениями, вызывающими множественные морфофизиологические и биохимические эффекты. В силу этого все этапы существования фитогормонов в растениях от синтеза в одном месте до распада в другом находятся под постоянным контролем со стороны различных систем клетки, в том числе других гормонов, определяются наличием/отсутствием предшественников, активностью ферментов, синтезирующих и разлагающих (окисляющих) гормоны, наличием или отсутствием рецепторов, действием внешних факторов (см. рис. 16). Многоуровневая регуляция перемещения и метаболизма каждого из фитогормонов, а также система их взаимного влияния привела к тому, что гормональные эффекты могут самым причудливым образом комбинироваться.

Анализируя динамику фитогормонов, следует учитывать некоторые эмпирические закономерности, которые могут проявляться в суммарной картине эксперимента и которые, к сожалению, могут маскировать ожидаемые результаты.

1. Концентрация и активность гормонов меняется очень быстро. На рис. 15 были приведены результаты наблюдения изменений концентрации, происшедших в течение нескольких минут. Такие динамические изменения – скорее правило, чем исключение. Поэтому следует с осторожностью относиться к утверждениям типа: «в проростках много гормонов роста – значит, урожай будет большой».

2. Концентрация гормонов в растениях контролируется множеством систем, поэтому в растениях гормонов столько, сколько нужно самому растению. Лишнее инактивируется, недостающее синтезируется или транспортируется. Именно поэтому обработка экзогенными гормонами растений на практике часто разочаровывает.

3. Возможных комбинаций гормонов с учетом концентрации и динамики очень много. Поэтому, оценивая фитогормоны на универсальность их действия, следует быть готовым, что обнаружатся следующие корреляции между гормональной комбинацией и эффектом (Кудоярова и др., 1989):

- реакции могут быть невидоспецифичными и мало зависящими от условий проведения эксперимента (градации минерального питания с целью оптимизации или другие неэкстремальные воздействия на растения);

- реакция может быть невидоспецифичной, но зависеть от условий выращивания растений;
- реакция может быть видоспецифичной и зависимой от условий выращивания.

Итак, мы рассмотрели основные элементы рецепции, трансформации и передачи сигнала в растениях. Приведенный материал показывает: систем получения и переработки внешнего сигнала в клетке много, а изучение этих систем далеко не закончено. Несколько лучше обстоит дело с изученностью собственно механизмов реакции растения на изменения условий среды – эффлекторов.

### 2.3. Эффлекторы

Важнейшей частью комплексной реакции растения на внешний сигнал является формирование адекватного ответа, который может осуществляться самыми различными структурами, обобщенно называемыми эффлекторами.

**Эффлекторы** (от лат. effector) – создатель, творец. **В физиологии** – органы, обеспечивающие ответные реакции организма на раздражители; **в биохимии** – продукты обмена веществ, которые, действуя на ферменты, повышают или понижают их активность; **в генетике** – вещества, часто низкомолекулярные, которые, соединяясь с репрессором, влияют на его взаимодействие с оператором.

Эффлектор называют индуктором, если, соединяясь с репрессором, он лишает его способности подавлять транскрипцию: так, ионы  $\text{NO}_3^-$  являются индуктором адаптивного фермента нитратредуктазы, и т.п. (БЭС, 1986).

Таким образом, к эффлекторам можно отнести все многообразие функциональных структур растения – от фермента до системы органов. По ходу рассмотрения адаптивных реакций растений на изменения условий среды мы будем постоянно обращаться к анализу функционирования различных эффлекторов.

Итак, структура адаптивной реакции растений может быть охарактеризована как очень сложная, в которой велико число воспринимающих, трансформирующих и передающих сигнал элементов. Выделение элементов этой системы далеко до завершения: не все рецепторы описаны, мало сведений о механизмах их регуляции внутри клетки, еще меньше – о распределении тех или иных рецепторов или систем мессенджеров в таксономических, синтаксономических и экологических группах видов. Именно комбинации из множества эффлекторов определяют способность растений. Однако уже ясно, что общее число связей между этими элемента-

ми чрезвычайно велико: все влияет на все, если не прямо, то почти обязательно – опосредованно. Поэтому число комбинаций элементов первичных адаптивных реакций и связей между этими элементами практически бесконечно. Именно здесь – прочная основа *принципа экологической индивидуальности видов Раменского-Глизна*, согласно которому адаптивный потенциал каждого вида неповторим. В то же время на уровне целого растения можно предположить существование механизмов, которые координируют активность различных элементов структуры первичной адаптивной реакции с тем, чтобы сформировалась целостная реакция растения. Сам факт многообразия типов эффекторов позволяет выделить несколько «групповых характеристик» совокупности эффекторов.

### *2.3.1. Множественность первичных адаптивных реакций*

Самостоятельным является вопрос об оптимальном числе первичных адаптивных реакций (ПАР), при котором процесс общего приспособления растения к тому или иному режиму неблагоприятствования будет оптимален как с позиций собственно выживания, так и с точки зрения продуктивности и распределения ресурсов в растении. Если в режиме действия постоянного стресс-фактора (первый тип «режима неблагоприятствования» условий среды – см. разд. 4.2) можно искать какую-либо отдельную реакцию, в достаточной степени компенсирующую этот стресс-фактор (например, накопление экзогенных осмопротекторов у галофитов или накопление сахаров у озимых перед уходом под снег), то вопрос о минимальном, но достаточном числе адаптаций в условиях стохастического флуктуирования условий среды (второй тип «режима неблагоприятствования» условий среды) так однозначно не решается. При непредсказуемых флуктуациях интенсивности разных стресс-факторов адаптации необходимы к каждому из них, а сами первичные адаптивные реакции должны, с одной стороны, обеспечивать быстрое реагирование на внезапную смену стрессов, а с другой — поддерживать выживание растений при длительном действии данного фактора. Однако известно, что «быстрые» и «медленные» реакции на один и тот же фактор могут иметь разную природу. Например, если на изменение засоления почвы быстрая реакция может протекать на плазмалемме и будет выражаться в изменении активности протонных насосов, то медленная – будет протекать в биосинтезе более толстой клеточной стенки с измененными характеристиками компонент. Число быстрых и медленных ответов может быть достаточно велико. В том случае, если по каким-то причинам какие-то

ПАР отсутствуют (ингибированы), комплексная адаптация будет неполноценной.

Достаточно простой и убедительный выход предложен в «принципе множественности адаптаций», согласно которому выживаемость растений тем выше, чем больше число параллельных механизмов адаптации может быть задействовано под влиянием неблагоприятных условий среды. Дублирование механизмов, обеспечивающих сходные процессы в биосистемах, повышает надежность функции в целом (Гродзинский, 1973).

Нами были получены экспериментальные подтверждения повышения адаптивности растений с увеличением числа частных адаптивных реакций, участвующих в приспособлении к разным эколого-ценотическим условиям. Так, с увеличением количества сходных (параллельных) ПАР, активно реагирующих в градиенте засоления на солончаках Башкирского Зауралья, общая адаптивность растений повышается (Усманов, Мартынова 1990). Аналогичные результаты получены при оценке общей адаптированности и ширине экологической ниши для целого ряда видов олиготрофных местообитаний заповедных территорий Южного Урала (Усманов и др., 1995). Таким образом, для выживания растений оптимальным является как можно более высокое число ПАР.

Можно перефразировать уже цитировавшийся афоризм А.А. Жученко «адаптация – самое дорогое удовольствие» следующим образом: «чем больше адаптаций, тем их комплекс дороже». В связи с этим множественность первичных адаптивных реакций должна выступать как «потенциальная энергия адаптации», в то время как реальное вовлечение отдельных ПАР в общую реакцию должно подчиняться неким правилам, по которым выстраивается «очередь эффлекторов».

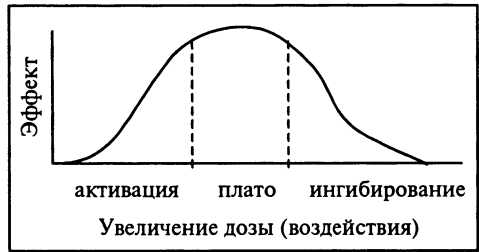
### *2.3.2. Дифференциация морфофизиологических оптимумов*

Адаптация растений к изменениям значений того или иного параметра внешней среды (освещенности, минерального питания и др.) определяется в первую очередь нормой реакции (пластичностью) элементов, формирующих эту реакцию. В связи с этим дублирование ответных реакций первичных механизмов может повышать надежность адаптивной перестройки функции в целом.

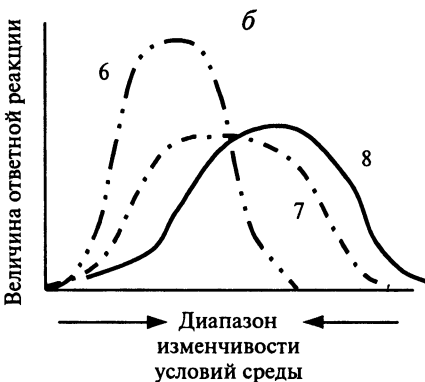
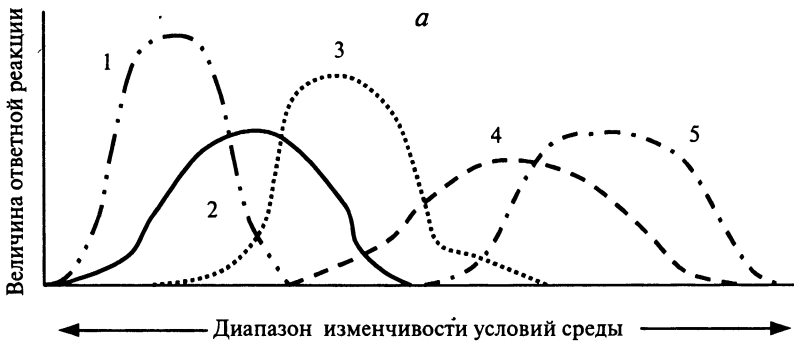
Каждый элемент адаптации может принимать оптимальные значения на градиенте экологических факторов. При этом возможны ситуации, когда оптимумы совпадают и когда оптимумы расходятся.

В реальных условиях растения часто не имеют достаточных ресурсов для одновременной реализации всех генетически заложен-

**Кривая «доза-эффект»** — характеристика количественной реакции живых систем практически на любое воздействие физической или химической природы. Имеет три принципиально важных части: *зона активации*, где эффект усиливается с увеличением дозы; *плато*, где увеличение дозы слабо влияет на величину ответного эффекта; *зона ингибирования*, где подавление процесса усиливается с дозой.



ных адаптаций к тому или иному стресс-фактору. В связи с этим возникает вопрос об очередности «востребования», экспрессии потенциальных адаптаций. В работе Ф.Р. Ильясова (Усманов и др., 1995) было показано, что в растениях, адаптированных к постоянным



**Рис. 17.** Дифференциация оптимумов первичных адаптивных реакций:

*а* — эврибионты, оптимумы отдельных реакций сильно дифференцированы, на каждом участке эколого-ценотического градиента функционируют свои адаптивные системы; *б* — стенобионты, оптимумы дифференцированы слабо, однако на узком участке градиента сосредоточено несколько адаптивных механизмов; 1–8 — первичные адаптивные реакции

но действующему сильному стрессу, одновременно активизируется максимальное число наблюдаемых ПАР, при этом для растений эвритопов и стенотопов характерна разная дифференцированность оптимумов морфофизиологических реакций (рис. 17).

Эта закономерность – дифференциация оптимумов – проявляется на всех уровнях организации живого. В физиологии растений практически все реакции также подчиняются зависимости «доза–эффект». Однако, разумеется, в каждом конкретном случае все характеристики кривой «доза–эффект» – положение на оси интенсивности фактора, «ширина» и «высота» кривой – могут быть специфичными. Так, самые разные ферменты имеют свою, характерную для них кривую «доза–эффект» и в соответствии с внутренними свойствами оказываются на соответствующем участке этой кривой при том или ином уровне воздействия. Дифференциация ферментов по оси «доза» зависит от набора изоферментов, т.е. ферментов, которые катализируют одну и ту же реакцию при различных условиях среды (в том числе разном количестве субстрата, см. п. 2.1.2). Дифференцированно активизируются и мембранные транспортные насосы, и каналы, в зависимости от соотношения концентраций веществ по обе стороны мембраны, величины трансмембранного электрического потенциала, степени сжатия мембраны в результате тургора и т.д. Дифференцируются и более комплексные системы, включающие целые функции: рост, фотосинтез и т.д.

### *2.3.3. Независимое формирование адаптаций*

Разные ПАР могут обладать различной пластичностью – в зависимости от эволюционных причин (гетеробатмии), онтогенетической динамики развития этих элементов, комбинации стимулирующих и ингибирующих воздействий, складывающихся в каждый конкретный отрезок времени.

Каждая ПАР может принимать оптимальные значения на градиенте экологических факторов. При этом возможны ситуации, когда оптимумы совпадают и когда оптимумы расходятся. В том случае, если оптимумы нескольких процессов совпадают (близки между собой), возможно возникновение ситуации, когда растению «все равно», какая конкретно комбинация элементов мезоструктуры адаптации будет реализована. Возможно, в этом случае доминирование какого-либо первичного механизма адаптации будет определяться стохастической комбинацией эндогенных и экзогенных процессов, т.е. ответ растения может случайным образом реализовываться через один из альтернативных путей (Usmanov, 1994).

Стохастичность проявляется под влиянием как экзогенных, так и эндогенных процессов. Существует достаточно большое число

описаний микрофлуктуаций условий среды, как в пространстве, так и во времени; такие флуктуации в почве отмечаются на расстояниях в несколько сантиметров и могут иметь период в несколько часов. Разумеется, существуют и более длительные колебания, связанные со сменой сухих и влажных периодов и т.п. Другой источник появления стохастических процессов формируется на уровне взаимодействия элементарных функциональных и физиологических процессов. Это проявляется в результате стохастического, и следовательно, непредсказуемого взаимовлияния различных сигналов, быстрых изменений концентрации фитогормонов под влиянием эндо- и экзогенных микрофлуктуаций и т.д. Таким образом, на уровне интеграции элементарных физиологических процессов может возникнуть неопределенность в силу того, что на каждый из элементов первичной адаптивной реакции будет действовать большое число самых разных, часто противоположно направленных стимулов. В результате число комбинаций активизированных или ингибированных эффекторов может быть велико. Следствием этого может стать поливариантность развития растений (Жукова, 1986). В том случае, если в оптимуме остается какой-либо один процесс, адаптация может идти одноканально и возможности поливариантного развития резко сужаются.

Независимое формирование первичных адаптационных процессов не является абсолютным. ПАР взаимодействуют, однако теснота связей между отдельными элементами не жесткая. Как правило, у растений реализуется 20–60% от полного возможного числа корреляций (табл. 4). Такой тип взаимодействия между относительно независимыми структурами (процессами) в соответствии с концепцией децентрализованного управления сложными системами (Шильяк, 1994), см. также разд. 1.4, может повышать адаптивность системы.

Действительно, при наличии жестких связей отказ одного из элементов системы или канала связи управления ею приводит к нарушениям работы всей системы. Наличие относительно независимых параллельных механизмов адаптации даже при отказе одного из них не приведет к необратимым изменениям системы в целом. Построения Д. Шильяка (1994) созданы для анализа управления в рыночной экономике и сложных промышленных сетях. Однако, по нашему мнению, представления о децентрализованном управлении хорошо применимы и для анализа взаимодействий между первичными физиологическими механизмами (Usmanov, 1994). Жесткая связь между элементами при стохастических колебаниях каждого из элементов может придать нестабильность системе в целом. Поэтому представляется весьма логичной схема управления Шилья-

Соотношение потенциально возможных  
и реализованных корреляций у исследованных культур

Культура	Фон	Число возм. коррел. за серию	% реализованных корреляций			
			Всего	(+) корр.	(-) корр.	(+) : (-)
Zea mays	0,5	432	41,7	30,8	10,9	2,8 : 1
	0,01	216	20,4	14,8	5,6	2,6 : 1
Kalanchoe pinnata	0,5	576	79,3	69,4	9,9	7,0 : 1
	0,01	252	69,0	57,9	11,1	5,2 : 1
Triticum aestivum	0,1	84	26,2	26,2	—	1,0 : 0
	0,01	168	28,6	22,0	6,6	3,3 : 1
Glycine max	0,5	143	25,4	23,8	1,6	14,9 : 1
	0,01	90	31,1	27,7	3,4	8,1 : 1

Примечание. Фон – доза от полной смеси Хогланда–Арнона, в колонках – число возможных корреляций, расчетное число пар признаков, %-я доля корреляций, достоверных для 0,1 уровня достоверности.

ка, когда элементы (рынка, промышленной сети), подверженные случайным колебаниям, должны быть связаны не жестко. Применительно к адаптации растений при наличии нескольких параллельных первичных механизмов суммарный ответ растения может складываться из комбинации этих ответов. По Шильяку, чем больше таких элементов, тем больше вероятность стабильности системы. Действительно, если система состоит из двух элементов, то отказ одного из них снизит вероятность выживания системы на 50%, если же элементов пять, то потеря одного из них ухудшит систему только на 20%, и, наконец, при жесткой связи между элементами потеря одного из них при любом количестве элементов может разрушить систему в целом. Поэтому при анализе выживания растений в комплексных градиентах целесообразен параллельный анализ реагирования возможно большего числа ПАР.

Различные физиологические процессы в растениях могут быть взаимосвязаны по-разному. Так, накопление биомассы и величина репродуктивного усилия (RE — отношение массы генеративных частей растений к общей биомассе) могут коррелировать либо положительно, либо отрицательно, либо корреляции вообще отсутствуют (Марков, Плещинская, 1987; Усманов и др., 1989). Как правило, отрицательно коррелируют накопление биомассы и устойчивость растений (Долотовский, 1987; Жученко, 1988). Отрицательно могут коррелировать также процессы вегетативного и генератив-



ного размножения. В ряду усложнения генома пшениц отрицательно коррелируют общая поверхность корней и их поглотительная активность на единицу площади. П.П. Литун и В.А. Драгавцев (1988) показали возможность формирования всех типов корреляций между признаками растений, формирующих количественные элементы продуктивности в зависимости от сочетания конкретных стрессов (лимитов среды). Накопление стохастических эффектов по мере формирования растительного организма авторы назвали «принципом многократного рассеяния фенотипической реализации признака в онтогенезе».

В целом относительно независимое формирование первичных адаптивных реакций создает прочную основу для формирования функциональных континуумов, пластичности онтогенеза и других проявлений тонких приспособительных реакций, хорошо «подогнанных» к условиям среды.

## Донорно-акцепторные отношения и энергетическая цена адаптации

---

### 3.1. Донорно-акцепторные отношения

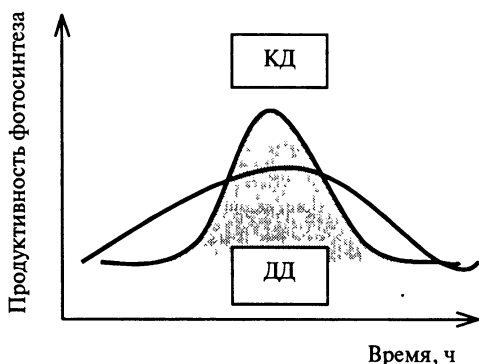
Одним из основных механизмов интеграции отдельных физиологических процессов в реакцию целого растения в норме и при стрессе являются *донорно-акцепторные отношения (ДАО)*.

**Донорно-акцепторные отношения (ДАО)** (от англ. source-sink interaction) – система отношений между производящими и потребляющими органами на разных уровнях структурной иерархии процессов. На уровне клетки – это отношения между фотосинтезом или запасными ассимилятами (source) и множественной системой акцепторов (sink), к которой относятся специализированные места отложения в запас, мембранные системы, дыхание и т.д. На уровне целого растения – между донорными листьями и корнями, растущими, запасующими органами и т.д. Каждый орган может входить в несколько систем ДАО: лист является донором фотоассимилятов и одновременно акцептором воды и элементов минерального питания, донором которых является корень. Формируются как сложные системы отношений на основе многоканальной передачи веществ и сигналов с участием прямых и обратных связей.

Процессы, производящие и потребляющие ассимиляты, в целом растении образуют взаимосогласованную систему ДАО, где донором (source) ассимилятов является процесс фотосинтеза, а акцептором (sink) – процессы роста, отложения веществ в запас и другие затраты на жизнедеятельность. Донор и акцептор оказывают взаимное влияние друг на друга. С одной стороны, процесс роста находится в прямой зависимости от интенсивности фотосинтеза, как основного источника накопления углерода, с другой стороны, в аттрагирующих центрах происходит расходование этих ресурсов, т.е. формирование «запроса на фотосинтез».

**Аттрагирующие центры** (от лат. attraho – притягиваю к себе) – акцепторные зоны, притягивающие метаболиты. В растении это зоны роста и отложения в запас.

У растений, при постоянных условиях выращивания, устанавливаются относительно стабильные ДАО. При изменении внешних условий, а также в онтогенезе происходит постоянная корректировка системы донор–акцептор, что является наиболее значительной регуляторной функцией целого растения. При разных видах стресса продукционный процесс может ограничиваться как фотосинтетической активностью листьев, так и активностью аттрагирующих центров. Показано наличие высокой положительной корреляции ( $r = +0,8$  и более) между интенсивностью фотосинтеза, рассчитанной на целое растение, и абсолютной величиной суточного прироста растений (Мокроносов, 1981). Любое естественное или экспериментальное изменение скорости ростовых процессов приводит к адекватным изменениям в интенсивности процесса фотосинтеза. Например, удаление интенсивно растущих органов – колосьев пшеницы, клубней картофеля приводит к значительному снижению фотосинтетической активности листьев. И с другой стороны, усиление «запроса на фотосинтез», в результате искусственного затемнения части фотосинтетической поверхности растения, приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза в освещенной части листовой поверхности. Компенсаторные явления наблюдаются также при изменении продолжительности работы фотосинтетического аппарата. На картофеле, салате, сое показано, что сокращение длительности периода фотосинтеза на коротком дне (КД) компенсируется его стимуляцией в дневные часы (Мокроносов, Багаудинова, 1970), рис. 18.



**Рис. 18.** Суточный ход фотосинтеза у картофеля, выращенного в условиях длинного (ДД) и короткого дня (КД)

Багаудинова, 1970), рис. 18. Суммарное количество образующихся ассимилятов остается при этом примерно одинаковым.

Таким образом, у растений, выращенных при постоянных внешних условиях, в результате координации фотосинтеза, роста и направленного транспорта ассимилятов устанавливается состояние динамического гомеостаза. Однако рядом авторов показано, что у изолированных листьев не

всегда наблюдается подавление фотосинтеза, иногда он сохраняется на прежнем уровне. Сегменты из листьев ячменя увеличивают

вес на 200–250%, не снижая интенсивности процесса фотосинтеза. Такое частичное разобщение фотосинтеза и роста происходит из-за наличия пластидных, клеточных и органных «депо», которые являются важным элементом регуляции фотосинтеза в системе целого растения, так как подобная «буферность» между фотосинтезом и использованием ассимилятов обеспечивает относительную автономность этих процессов и *надежность* растительного организма как целостной системы.

На клеточном и более низких уровнях организации акцепторами продуктов фотосинтеза являются специализированные места отложения в запас, мембранная система и т.д. Например, на хлоропластном уровне регуляцию ДАО можно подразделить в зависимости от природы акцептора на несколько порядков. В первую очередь, вторичные продукты фотосинтеза в хлоропласте депонируются в крахмальных зернах и пластоглобулах. Такого рода депонирование проявляется на разных уровнях структурной организации фотосинтетического аппарата – от организма до органеллы и представляет собой принципиально один и тот же тип регуляции, который можно отнести к регуляции *1-го порядка*. Однако в условиях выраженной и продолжительной избыточности донора по отношению к имеющейся системе акцепторов 1-го порядка депонирование ассимилятов в хлоропласте на определенном этапе снова привело бы к ингибированию фотосинтеза накапливающимися продуктами метаболизма. Но этого не происходит, поскольку включается система акцепторов *2-го порядка* — интенсивный синтез мембранной системы хлоропласта. Третий уровень регуляции ДАО заключается в биохимическом депонировании, в случае хлоропласта это увеличение отношения липиды/белки в мембранах сформированного хлоропласта — *3-й порядок* регуляции (Климов и др., 1990).

Множественность системы акцепторов 1, 2 и 3-го порядков является проявлением структурной избыточности, необходимой для поддержания надежного функционирования фотосинтезирующей системы в экстремальных условиях.

В оптимальных условиях, т.е. при благоприятном сочетании климатических и эдафических факторов для роста и фотосинтеза растения в целом, ДАО будут сбалансированы, что можно формализовать в виде следующего выражения:

$$\text{Фотосинтез} = \text{отток ассимилятов.} \quad (1)$$

В экологическом плане данному типу ДАО будут отвечать виды растений с устойчивым ростом в меняющихся условиях, т.е. с преобладанием стратегии виолентности (конкурентоспособности), см. гл. 4.

При действии на растения ряда стресс-факторов могут наблюдаться ситуации, когда их рост становится подавлен в большей степени, нежели фотосинтез. При этом нарушение ДАО будет происходить по типу:

Фотосинтез > оттока ассимилятов. (2)

На уровне хлоропласта это повлечет за собой преимущественный синтез вторичных продуктов фотосинтеза с большей молекулярной массой и степенью восстановленности, т.е. произойдет увеличение отношения липиды/белки. При этом, по-видимому, изменение соотношения АТФ/НАДФН<sub>2</sub> инициирует механизмы регуляции ДАО на уровне мембран хлоропласта. Эффективность работы ЭТЦ (электронно-транспортной цепи) снизится, что вызовет нормализацию ДАО в хлоропласте, и выражение (2) превратится в выражение (1). Этому типу ДАО соответствуют виды растений с преобладанием стратегии пациентности (стресс-толерантности).

Некоторые стресс-факторы в большей степени подавляют фотосинтез, нежели тормозят рост растений. При этом происходит нарушение ДАО по типу:

Фотосинтез < оттока ассимилятов. (3)

Малые скорости фотосинтеза в хлоропласте могут способствовать новообразованию мембран тилакоидов с меньшей молекулярной массой и степенью восстановленности слагающих их (мембраны) компонентов. В частности, это может привести к снижению отношения липиды/белки, т.е. *акцепторная система 3-го порядка в данном случае будет временно исполнять роль донора, что является проявлением высокой пластичности растительного организма.* При этом в результате действия механизмов регуляции ДАО на мембранном уровне, эффективность работы ЭТЦ увеличится, что вызовет нормализацию ДАО в хлоропласте. В данном случае выражение (3) превратится в выражение (1). Это один из возможных путей регуляции донорно-акцепторных отношений на уровне мембраны (Климов, Трунова, Мокроносов, 1990).

Один из важных элементов ДАО — дыхание — является мощным акцептором и связующим звеном между донором и другими акцепторами, обеспечивая энергией транспорт и процессы превращения ассимилятов.

**Донорно-акцепторные единицы.** С целью формализации концепции донорно-акцепторных систем, А.Т. Мокроносовым (1993) было введено понятие элементарной донорно-акцепторной единицы (ДАЕ), включающей основные элементы системы на уровне межорганных связей. ДАЕ могут быть метамерные структуры, например,

лист и находящийся в пазухе акцептор. ДАЕ включает следующие элементы:

1. Донор ассимилятов (*source*) – обычно фотосинтезирующий лист. Возможны вторичные доноры, субстраты запасающих органов.

2. Акцептор ассимилятов (*sink*). Существует несколько типов акцепторов: ростовые, запасающие, метаболитные и др.

3. Аттрагирующий фактор неизвестной природы, обеспечивающий ориентацию потока ассимилятов к акцептору.

4. Система транспорта ассимилятов от *source* к *sink*, включающая ближний транспорт в клетках мезофилла, загрузку флоэмы, флоэмный транспорт и разгрузку.

5. Сигналы обратной связи, имеющие метаболитную, гормональную, электрофизиологическую, осмотическую и другую природу. Эти сигналы обеспечивают информационную связь *sink-source*.

6. Исполнительные механизмы регуляции фотосинтеза в донорном листе, обеспечивающие субстратное и энергетическое согласование *sink-source*.

7. Промежуточные фонды ассимилятов, обеспечивающие буферность донорно-акцепторных связей (накопление крахмала и запасных метаболитов в тканях мезофилла, паренхимы черешка, стебля и др.) Это необходимое условие надежности системы.

8. Фактор старения, контролирующий развитие и старение донорного листа, поступающий от аттрагирующих зон. Например, старение флагового листа при созревании колоса.

Итак, изучение донорно-акцепторных отношений, особенно их изменений в онтогенезе растений, является эффективным способом познания механизмов эндогенной регуляции фотосинтеза и общей физиологии целого растения. Кроме того, эти отношения составляют значительное звено в теории фотосинтетической продуктивности, поскольку продукционный процесс растительной особи определяется, прежде всего, функциональным взаимодействием фотосинтеза и роста (Мокроносов, 1981). Другими словами, донорно-акцепторные отношения — это фактор эндогенной регуляции физиологических процессов на разных уровнях структурной иерархии растений. В критических климатических и эдафических условиях эти процессы направлены на выживание, а при менее значительных отклонениях условий внешней среды от нормы — на достижение растением максимально возможной в данных условиях продуктивности.

### 3.2. Энергетика адаптации

Энергетика адаптации зависит в первую очередь от интенсивности процесса фотосинтеза, как основного источника накопления

энергетических ресурсов. Согласно принципу максимальной продуктивности, энергетика целого растения в неблагоприятных условиях зависит также от оптимального сочетания процессов фотосинтеза и дыхания как основных статей прихода, расхода и преобразования энергии при адаптации растений к стрессу.

### *3.2.1. Принцип максимальной продуктивности*

В 60-е годы был сформулирован **принцип максимальной продуктивности растений** (Тооминг, 1967). В основе данного принципа лежит теория высокой продуктивности посевов сельскохозяйственных культур А.А. Ничипоровича (1956). Заслуга Х.Г. Тооминга заключалась в том, что при создании моделей продуктивности растительного покрова он учел **энергетическую адаптацию растений** в растительных сообществах и при теоретических разработках исходил из принципа относительной целесообразности. Суть принципа заключается в утверждении того, что адаптации фотосинтезирующих систем на разных уровнях организации – листьев, растений и ценозов направлены на обеспечение максимальной продуктивности систем в данных условиях среды, т.е. на обеспечение максимального КПД. Обеспечение максимальной продуктивности и максимального КПД растительных систем зависит не только от интенсивности фотосинтеза, но и от оптимальной взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. Естественно, что функция дыхания и ее взаимосвязь с фотосинтезом у растущих растений и растений, закончивших рост, различны (см. п. 3.2.2), и это необходимо учитывать при построении моделей продукционного процесса. Таким образом, в соответствии с принципом Х.Г. Тооминга, максимальный рост биомассы зависит от согласования фотосинтеза и составляющих дыхания, как основных процессов энергетического и пластического обмена растений. А взаимосвязь и регуляция этих процессов (фотосинтеза, дыхания, роста) в целом растении осуществляется через ДАО.

В научной литературе сегодня накоплен очень большой материал по интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания, измеренных на разных видах растений в различных климатических зонах. Следует отметить большой разброс данных, иногда просто трудно сравнимых. Важнейшей характеристикой ассимиляционной деятельности растений является **максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза**, которая измеряется при оптимальных условиях внешней среды (в частности, в условиях повышенной концентрации  $\text{CO}_2$ , не лимитирующей интенсивность процесса фотосинтеза). Этот показатель характеризует потенциальные возможности фотосинтеза, зависящие не столько от внешних условий, сколько от свойственной тому или иному виду скорости метаболических

реакций, структуры хлоропластов и других генетических особенностей элементов фотосинтеза. Изучение одноименных видов растений в разных районах их ареала, имеющих совершенно разные комплексы внешних условий, показало очень большое *постоянство* величины максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза, свойственной тому или иному виду (табл. 5), (Заленский, 1977).

Т а б л и ц а 5

**Максимальная потенциальная  
интенсивность фотосинтеза растений**

<i>Зоны</i>	<i>мг CO<sub>2</sub> в час на дм<sup>2</sup></i>
Арктика	30–150
Высокогорья	40–160
Субарктика	10–120
Темнохвойная тайга	10–50
Степи	15–105
Пустыни	10–120

Был выявлен также широкий разброс величин интенсивности дыхания в зависимости от вида и от ботанико-географической зоны произрастания. Для сравнения окислительных процессов растений разных климатических зон часто используют так называемую *дыхательную способность (ДС)*, (мг CO<sub>2</sub>/г · ч), т.е. интенсивность дыхания, измеренную при одинаковой температуре, в условиях близких к оптимальным (Семихатова, 1998). Если для фотосинтеза лимитирующим фактором является концентрация CO<sub>2</sub>, то для дыхания как ферментативного процесса одним из самых существенных факторов является температура. Итак, в результате сравнения близкородственных в систематическом отношении видов, произрастающих в Арктике, на Памире и Ленинградской области, оказалось, что арктические виды обладают большей ДС. В то же время сопоставление *дыхательной способности растений родственных видов при той температуре, которая характерна для вегетационного периода данной климатической зоны* (10°С для арктических видов и 20°С для растений умеренной зоны) показало, что интенсивность дыхания растений разных зон — *сходная* (Семихатова, 1998 и др.), табл. 6.

Как известно, основными функциями темнового дыхания являются: 1) образование промежуточных соединений, необходимых для синтеза всех компонентов структурной биомассы; 2) генерация энергетических эквивалентов; 3) диссипация (сброс) излишней энергии с участием цианидрезистентного дыхания. Для продукци-



онного процесса имеют значение первые две функции. У растений с максимальной продуктивностью будет наименьшая величина дыхания с наименьшими непродуцируемыми тратами, и измерять это дыхание нужно на растениях, адаптированных к стационарным условиям, оптимальным для конкретного вида.

**Диссипация** (от лат. *dissipatio* – рассеяние) – переход части энергии растений в теплоту. Осуществляется при участии **цианидрезистентного дыхания** (альтернативного пути транспорта электронов, частично или полностью не сопряженного с синтезом АТФ), которое приводит к снижению энергетической эффективности дыхания. Доля цианидрезистентного пути в общем дыхании растения увеличивается при различных стрессовых ситуациях.

Четкой связи величин ДС с принадлежностью вида растения к определенному семейству не обнаружено. Сопоставление величин ДС на других таксономических уровнях растений выявило сходство этого показателя дыхания у многих видов одного рода. Это сходство, вероятнее всего, результат наследственной регуляции ДС у родственно близких видов. Однако обитание растений в неблагоприятных условиях (высокогорье, Арктика и др.) приводит к изменению наследственно обусловленной величины ДС, в большинстве случаев за счет ее модификационного увеличения.

Т а б л и ц а 6

**Сходная дыхательная способность у растений одного и того же вида в разных местообитаниях**

<i>Вид</i>	<i>Семейство</i>	<i>Регион</i>	<i>ДС*</i>	<i>Регион</i>	<i>ДС*</i>
<i>Aellenia subaphylla</i> (C. A./Mey.) Aell	Chenopodiaceae	Кызылкумы	0,32	Ташкенский ботан. сад.	0,40
<i>Stellaria holostea</i> L.	Caryophyllaceae	Кызылкумы	0,52	Украина	0,59
<i>Sedum oppositifolium</i> Sims	Crassulaceae	С-Петербургский ботан. сад	0,13	Центр. Кавказ	0,15
<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	Центр. Кавказ	0,88	С-Петербургский ботан. сад	0,78
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	Polygonaceae	С-Петербургский ботан. сад	0,90	Хибины, о. Врангеля	1,0

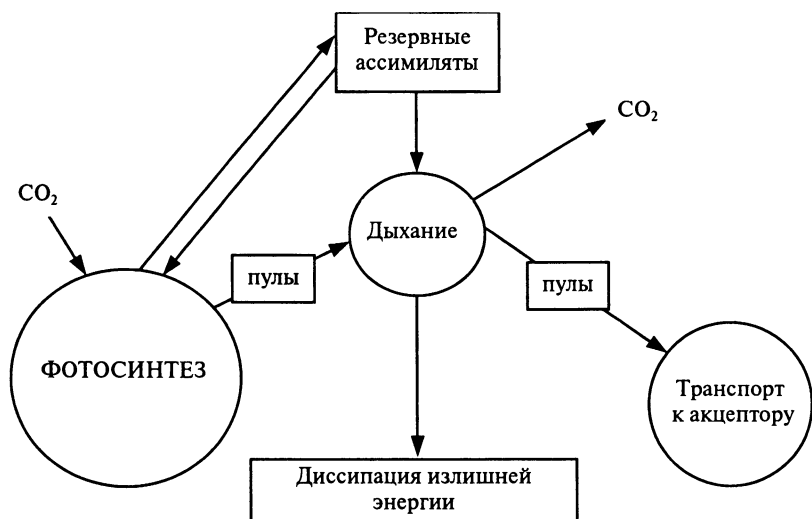
\* ДС в миллиграммах CO<sub>2</sub> на 1 г сырой биомассы в 1 ч.

Чувствительность метаболизма растения к воздействию условий среды различна у разных видов, так что одни и те же изменения условий среды не вызывают сдвигов по величине ДС у одних видов, в то время как у других они приводят к изменению величины ДС.

Выявлен ряд видов с консервативным дыхательным обменом, сохраняющих одну и ту же ДС в существенно различных по условиям местообитания (Семихатова, Николаева, 1996), табл. 6. Примером видов, напротив, с подвижным дыхательным метаболизмом могут быть многие виды астрагалов и полыней. Не только чувствительность к внешним условиям, но и степень вызванных ими изменений ДС, по-видимому, также наследственно обусловлена в пределах нормы реакции (пластичности) (Семихатова, Николаева, 1996).

Для более объективной характеристики физиологического состояния целого растения в оптимальных и неблагоприятных внешних условиях удобнее использовать не абсолютные величины интенсивностей процессов, а относительные соотношения фотосинтеза и суммарного дыхания, фотосинтеза и отдельных составляющих дыхания (см. разд. 3.3).

Итак, взаимосвязь основных физиологических процессов проявляется на разных уровнях организации – в органеллах, клетках, органах, целом растении. На уровне целого растения интегральный процесс превращения фотосинтетического углерода, объединяющий фотосинтез, дыхание, транспорт и рост растений в единую систему обмена веществ и энергии, можно схематично представить следующим образом: ассимилированный в процессе фотосинтеза углерод поступает в метаболические пулы (рис. 19). При участии дыхания происходит синтез экспортных соединений, которые поступают в транспортные пулы и оттуда транспортируются к акцептору, где тратятся на рост растений. Часть ассимилятов в процессе чередования дня и ночи накапливаются в резервных пулах в виде крахмала или вакуолизированной сахарозы, которые мобилизуются в ночное время на экспорт. При отсутствии согласования между фотосинтезом и транспортом или ростом (например, в переходном состоянии системы, которое возникает при адаптации растений к какому-либо внешнему фактору) дыхание может выполнять еще и предохранительную функцию, т.е. как бы без «пользы» сжигать лишние продукты фотосинтеза, поддерживая гомеостаз клетки. Как видно из рис. 19, процесс дыхания играет связующую роль в процессах превращения углерода и участвует в выполнении функции синтеза экспортных соединений и их транспорта в растении, поэтому выявление функциональных составляющих суммарного дыхания становится первоочередной задачей.



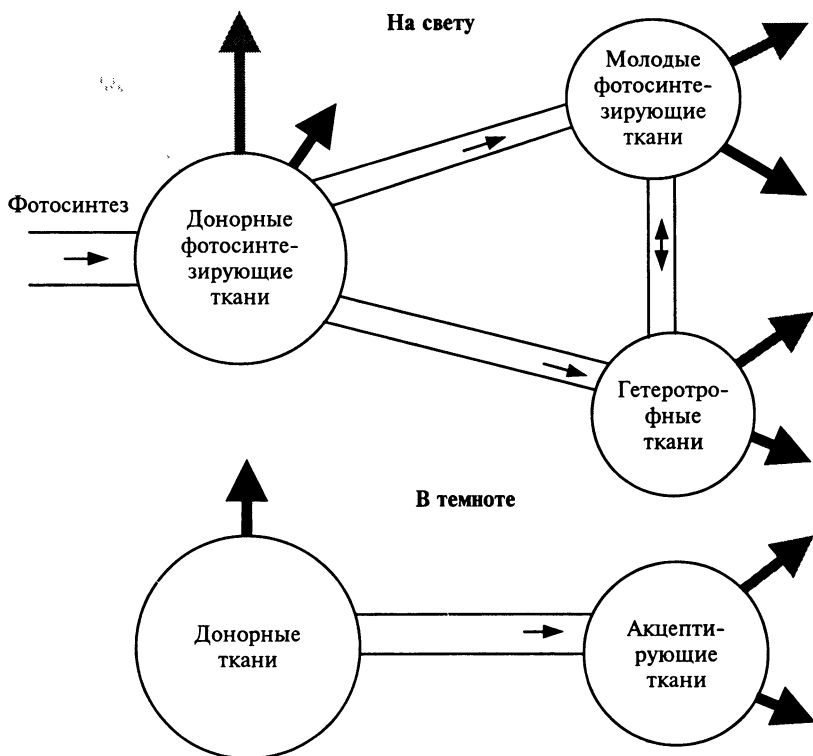
**Рис. 19.** Схема интегрального процесса превращения фотосинтетического углерода в растениях.

Резервные ассимиляты (крахмал) – резервный пул, обеспечивает стабильный поток субстрата к акцептору в течение суток; пулы – метаболические пулы, обеспечивают «буферность» между фотосинтезом и использованием ассимилятов (величина окружностей соответствует пропорциональности потока углерода)

### *3.2.2. Составляющие дыхательного газообмена целого растения*

Процесс дыхания является многокомпонентным в смысле выполнения различных функций (рис. 20). Вместе с тем имеет место разнообразие биохимических путей, ведущих к выделению  $\text{CO}_2$  (гликолиз и цикл Кребса, окислительный пентозофосфатный путь, фотодыхание), поэтому необходим комплексный подход к изучению процесса дыхания в целом растении как по пути разделения по функциональным признакам, так и с точки зрения временной организации того или иного биохимического пути в реализации выполняемой функции.

**Функциональные составляющие темнового дыхания целого растения.** В настоящее время считается общепринятой концепция о двухкомпонентном темновом дыхании, согласно которой дыхательный газообмен целого растения рассматривается как сумма дыхания роста и дыхания поддержания (рис. 20). По данной концепции, *дыхание роста* характеризует дыхательные затраты на создание новой структурной биомассы растения и пропорционально дневной сумме истинного фотосинтеза. *Дыхание поддержания* характеризует затраты веществ и энергии на поддержание функцио-



**Рис. 20.** Функциональные составляющие дыхания целого растения:

→ - потоки ассимилятов; ⇔ - дыхание поддержания; ⇨ - темновое дыхание на свету (модифицированное), связанное с экспортом из донорного листа; ⇦ - фотодыхание; ⇩ - дыхание роста.

нального состояния уже сформированных структур, эта составляющая пропорциональна сухой массе растения. В корнях иногда выделяют третий компонент, связанный с поглощением ионов (Lambers, Porter, 1983). А в донорных фотосинтезирующих тканях – компонент, связанный с дыханием экспорта (темновое дыхание на свету), обеспечивающим донорную функцию листьев и запасание продуктов фотосинтеза в специализированных органах (Мурей, Рахманкулова, 1990, а, б). В двухкомпонентной модели две последние составляющие суммарного темнового дыхания включаются обычно в дыхание поддержания.

Связь темнового дыхания с процессами роста и поддержания описывается классической формулой Маккри (McCree, 1970, цит. по: Семихатова, Заленский, 1982), которая за последние годы многими авторами хотя дополнялась и совершенствовалась, тем не менее по сути не претерпела существенных изменений:

$$R = aPg + bM,$$

где  $R$  – темновое дыхание;  $Pg$  – истинный фотосинтез;  $M$  – сухая масса растения;  $a$ ,  $b$  – коэффициенты дыхания роста и дыхания поддержания соответственно.

Биохимический фундамент данной концепции составляют расчеты Пеннинг де Фриза (Penning de Vries, 1974, цит. по: Семихатова, Заленский, 1982), давшего теоретическую оценку дыхательных затрат на рост и поддержание. Он исходил из классического представления о том, что за все связанные с ростом превращения ассимилятов в структурную биомассу «отвечает» дыхание, и считал, что дыхание на свету и в темноте одинаково. Зная количество затраченной глюкозы, можно вычислить, сколько  $CO_2$  выделится в дыхании при образовании единицы биомассы растения. Теоретически вычисленная величина дыхания роста хорошо совпадала с экспериментальными данными, особенно для надземных органов растений. Существуют работы, свидетельствующие о том, что дыхание роста мало зависит от внешних воздействий, а именно: от температуры, интенсивности света и фазы вегетативного роста, от водного дефицита, влажности воздуха и т.д. (Семихатова, 1995; Семихатова, Заленский, 1982).

Второй компонент темнового дыхания – *дыхание поддержания* характеризуется значительно большими отклонениями теоретических оценок коэффициента дыхания поддержания от экспериментально измеренных значений. Это связано, в первую очередь, с тем, что сущность дыхания поддержания к настоящему времени раскрыта гораздо хуже, чем сущность дыхания роста. По существу эта составляющая темнового дыхания включает в себя все остальные энергетические затраты растительного организма, связанные с дыхательным газообменом. Дыхание поддержания по сути является показателем метаболической активности системы, оно пропорционально произведенной работе (имеется в виду количественная величина химической работы данного процесса) и пропорционально количеству выделившегося  $CO_2$  в процессе работы. Дыхательная цена *адаптации* обычно включается в дыхание поддержания и вызывает увеличение коэффициента дыхания этой составляющей при неблагоприятных условиях. Это увеличение коэффициента выявляют путем сопоставления его величины у экспериментального об-

разца и у контрольного растения того же вида или у ряда других видов, растущих в оптимальных условиях, для которых этот коэффициент найден или рассчитан. Некоторые авторы выделяют наблюдаемое в неблагоприятных условиях увеличение дыхания поддержания как специальную (адаптационную) составляющую дыхания. Однако чаще говорится только об увеличении коэффициента дыхания поддержания без использования специальной терминологии.

О.А. Семихатовой (1995) был обобщен и проанализирован большой материал о роли дыхания поддержания в адаптации растений. Было показано, что усиление дыхания поддержания происходит во время адаптации растения к стрессу, тогда как растения, уже адаптированные к неблагоприятным условиям обитания, не проявляют дополнительных дыхательных затрат. Чем больше при стрессе увеличивается дыхание поддержания, тем менее устойчиво растение к данному стресс-фактору. Одна из целей адаптации – так изменить структурно-функциональную организацию растения, чтобы максимально уменьшить или компенсировать дыхательную цену процессов поддержания.

#### *Составляющие дыхания на свету в фотосинтезирующих тканях.*

В ряде работ, начиная с 50-х годов, обнаружена сложная зависимость между процессами фотосинтеза и дыхания. Показано, что у многих высших растений и водорослей на свету одновременно с обычным темновым процессом выделения  $\text{CO}_2$  протекают дополнительные процессы выделения углекислоты и выделения кислорода. Это явление получило название **фотодыхания**. Начиная с работ Дж. Деккера (1955), который обнаружил, что непосредственно после выключения света  $\text{CO}_2$  выделяется из листа интенсивнее, чем при длительном нахождении листа в темноте, под термином фотодыхание понимали совокупность всех окислительных процессов, протекающих в целом растении на свету. Однако по мере дальнейших исследований термин фотодыхание стал употребляться в научной литературе только применительно к гликолатному пути метаболизма углерода.

Существующие сегодня методы определения скорости фотодыхания имеют свои положительные и отрицательные стороны. Большинство из этих методов не учитывается реассимиляция углекислоты из листа, и измерения проводятся часто в условиях, стимулирующих интенсивность фотодыхания и подавляющих фотосинтез, в результате чего количественно оценить фотодыхание не удастся.

В ряде работ были высказаны предположения относительно возможной роли фотодыхания. По мнению одних авторов, фотодыхание представляет собой сложную систему терминального дыхания, поглощающего избыток АТФ и НАДФН, генерируемых в световой

фазе фотосинтеза при высоких интенсивностях света (Kozaki, Takeda, 1996). По мнению других, назначение фотодыхания заключается в обеспечении субстратом митохондриального дыхания на свету для синтеза АТФ (Маслов, Кузьмин, 1987). В этом усматривается энергетическая роль фотодыхания, экспериментальные доказательства образования АТФ при участии фотодыхания получены (Leegood et al., 1995 и др.). В 70–80-е годы многие исследователи стремились найти пути значительного снижения дыхания на свету за счет фотодыхания и тем самым повысить продуктивность растений. Однако тот факт, что до сих пор не обнаружены растения, полностью лишенные фотодыхания, а также то, что у некоторых высокопродуктивных сортов пшеницы интенсивность гликолатного метаболизма и выделения  $\text{CO}_2$  на свету не ниже, а в некоторых случаях и выше, чем у менее продуктивных, или что растения, искусственно лишенные фотодыхания, не переходят к генеративному развитию, свидетельствует о том, что фотодыхание — необходимый процесс для растений.

Долгое время существовало мнение о том, что свет подавляет темновое дыхание, в частности такие его основные этапы, как гликолиз, окислительный пентозофосфатный путь, окислительное фосфорилирование. По мере дальнейшего изучения этого вопроса более совершенными методами представления принципиально изменились. Н.С. Мамушина и Е.К. Зубкова (1995) пришли к выводу, что функционирование цикла Кребса в митохондриях на свету играет исключительно важную функциональную роль для метаболизма ассимилирующих клеток и тканей листа. Обнаружено, что включение [ $^{14}\text{C}$ ] при метаболизме [ $^{14}\text{C}$ ]-сукцината в органические кислоты и аминокислоты имело линейную зависимость и было на свету таким же или даже более интенсивным, чем в темноте.

Рядом авторов показано, что интенсивность **темнового дыхания на свету** (некоторые исследователи называют его модифицированным, имея в виду некоторые биохимические модификации этого пути, например, возможность использования трехуглеродных интермедиатов цикла Кальвина в качестве субстратов цикла Кребса при ограничении гликолиза на свету) может меняться в зависимости от дыхательного субстрата, интенсивности и спектрального состава света, окружающей температуры, биологических особенностей растений. Связанные с этим факты частичного ингибирования нельзя рассматривать как всеобщую закономерность подавления светом митохондриального дыхания. Они указывают на подверженность дыхательного механизма действию света и представляют интерес для изучения фоторегуляции окислительных процессов в митохондриях, во внутриклеточной мембранной энергосистеме (Шахов, 1993).

Причиной отрицания многими исследователями функционирования темнового дыхания на свету явилось игнорирование особенностей организации митохондриального дыхания: во-первых, в первые моменты освещения имеет место временное ингибирование цикла Кребса, сменяющееся затем адаптацией к новым условиям, при которых скорость цикла снова возрастает; во-вторых, необходимо учитывать наличие пулов (фондов), куда поступает вновь фиксированный углерод [ $^{14}\text{C}$ ], в связи с чем темновое дыхание на свету не может за короткое время утилизировать первые ассимиляты их углеродного источника. Для получения достоверной оценки важно представить полную динамику изотопного насыщения пулов.

Одним из методов, наиболее полно соответствующих этим требованиям, является изучение составляющих газообмена на свету с помощью анализа кинетических кривых  $\text{CO}_2$ -газообмена, измеренных после выключения света. Разделение суммарного газообмена на составляющие основано в данном случае на различной временной организации процессов. На описании этого метода мы остановимся позже.

*Система пулов ассимилятов в донорных фотосинтезирующих тканях растений как фактор временной организации процессов.* Взаимосвязь процессов реализуется во времени и поэтому оно становится важным физиологическим показателем системы, как и любой другой параметр. Естественным шагом времени, в течение которого в полной мере проявляется взаимосвязь основных физиологических процессов у растений, адаптированных к оптимальным условиям обитания, является суточный цикл. В суточной регуляции фотосинтеза, дыхания, концентрации ассимилятов и их экспорта в растущие органы важную роль играют различные пулы (фонды) ассимилятов.

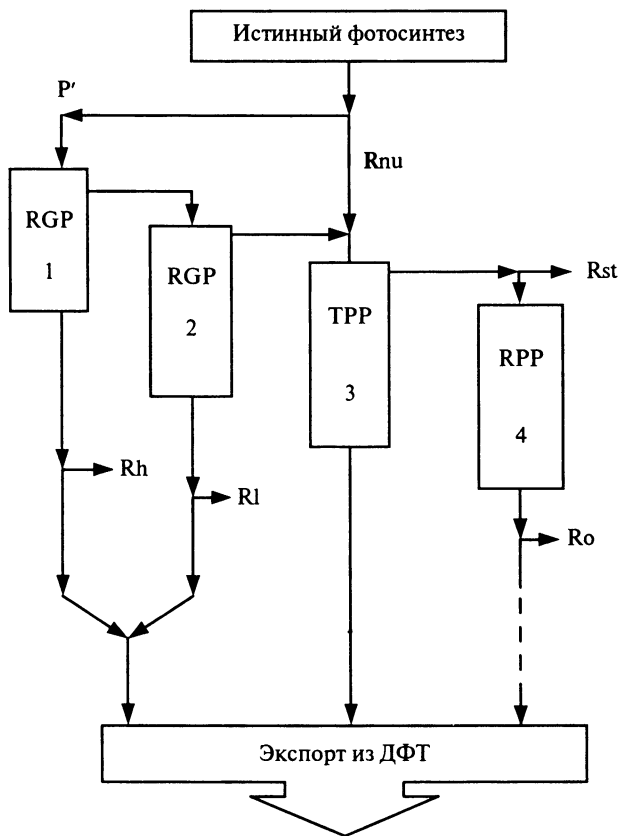
**Пул** (от англ. pool – лужа, бассейн) — общий фонд ассимилятов, из которого они распределяются между акцепторами. Метаболические и резервные пулы пространственно разобщены, играют важную роль во временной регуляции физиологических процессов в целом растении. **Метаболические** пулы обеспечивают надежность системы ДАО при стрессе. **Резервные** – участвуют в суточной регуляции ДАО.

Первые сообщения о неравномерном распределении одних и тех же веществ в живой клетке относятся к 40-м годам. Было установлено, что специфичность в проявлении метаболических свойств одних и тех же соединений достигается путем их пространственного разобщения в клетке — компартментации. Этот термин стал широко употребляться в литературе при описании клеточных, тка-



невых и органичных взаимодействий. Биологические системы, в том числе и растения, стали рассматриваться как «многокомпарментные» системы.

**Метаболические пулы** являются первым звеном в цепи взаимосвязи структур и процессов в целом растении (Мурей, 1984), рис. 21. Образование этих пулов в растениях обусловлено компартиментацией биохимических реакций и зависимостью скорости их протека-



**Рис. 21.** Схема организации системы пулов ассимилятов в фотосинтезирующих тканях целого растения

1 и 2 — метаболические пулы хлоропластов и цитоплазмы; 3 — транспортный пул ассимилятов, образуемый экспортом части продуктов фотосинтеза при участии фотодыхания; 4 — резервный пул ассимилятов, образуемый в условиях переменного радиационного режима в течение суток;  $P'$  — истинный фотосинтез (без фотодыхания);  $R_h$  и  $R_l$  — темновое дыхание на свету в хлоропластах и цитоплазме;  $R_{nu}$  — фотодыхание;  $R_{st}$  и  $R_o$  — дыхание, связанное с образованием резервного пула ассимилятов на свету и мобилизацией из данного пула в темноте

ния от концентрации субстрата. Другими словами, продукты фотосинтеза поступают в метаболический пул ассимилятов, и одновременно, пропорционально размеру данного пула, при участии дыхания происходит отток ассимилятов к местам реакций. Вследствие существования таких пулов между процессами возникают «задержки» метаболизма, т.е. выход на стационарный уровень одного процесса как бы отстает от другого. Например, транспорт отстает от образования продуктов фотосинтеза, рост — от транспорта и т.д. Каждый последующий процесс будет зависеть не от скорости предшествующего процесса, а от скорости оттока ассимилятов из метаболического пула.

**Резервные пулы** способствуют стабилизации потоков субстратов к акцептору в условиях переменной скорости фотосинтеза в течение суток. У растений, адаптированных к круглосуточному освещению, при условии сохранения той же суточной дозы ФАР, что и в условиях переменного радиационного режима, за суточный цикл нивелируется влияние резервных пулов ассимилятов. Параметры процессов при этом будут наиболее полно характеризовать созданные структуры целого растения, т.е. наступит равенство соотношений скоростей основных физиологических процессов за час и сутки, что позволяет использовать кинетические кривые газообмена целого растения, получаемые при непродолжительном (1–2 ч) изменении различных факторов внешней среды (света, концентрации  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  и температуры), для определения многих показателей процессов, в том числе для организации системы пулов ассимилятов в растении (Мурей, 1984), рис. 21. На основании данной методики было показано, что:

1) при включении света продукты фотосинтеза в первую очередь транспортируются в дыхательно-ростовой (метаболический) пул в донорных фотосинтезирующих тканях (ДФТ), из которого при участии дыхания происходит их отток на экспорт;

2) часть продуктов фотосинтеза (около 50%), минуя дыхательно-ростовой пул ДФТ, экспортируется в растущие органы;

3) имеет место иерархия функций при восстановлении процессов в ДФТ, которая в данном случае выражается последовательным заполнением пулов ДФТ;

4) продукты фотосинтеза, которые экспортируются минуя дыхательно-ростовой пул ДФТ, образуют свой транспортный пул, размер которого определяется концентрацией веществ в специальных компартаментах, через которые данные вещества проходят;

5) транспортный пул ДФТ начинает заполняться через 30 мин после восстановления дыхательно-ростового пула и достигает своего оптимального уровня через 1,4 ч после включения света;

6) интегральный процесс дыхания ДФТ, вероятно, может включать в себя некоторые компоненты, связанные со светозависимой регуляцией дыхания;

7) при адаптации растений к круглосуточному освещению, ассимиляция  $\text{CO}_2$  в единицу времени равна сумме потоков углерода через метаболический и транспортный пулы.

Результатом продолжения работ, основанных на анализе кинетических кривых  $\text{CO}_2$ -газообмена по описанной выше методике, а также с использованием данных других исследователей явилась модель временной организации процессов превращения ассимилированного углерода в донорных фотосинтезирующих тканях (рис. 22). В основу построения данной модели положена временная организация процессов. В целом растении выделяем три уровня функциональной интеграции процессов превращения углерода: фотодыхание, темновое дыхание на свету, а также дыхание роста и поддержания. На каждом уровне интеграции процессов функционирует только одна составляющая общего дыхания. В отдельной клетке,

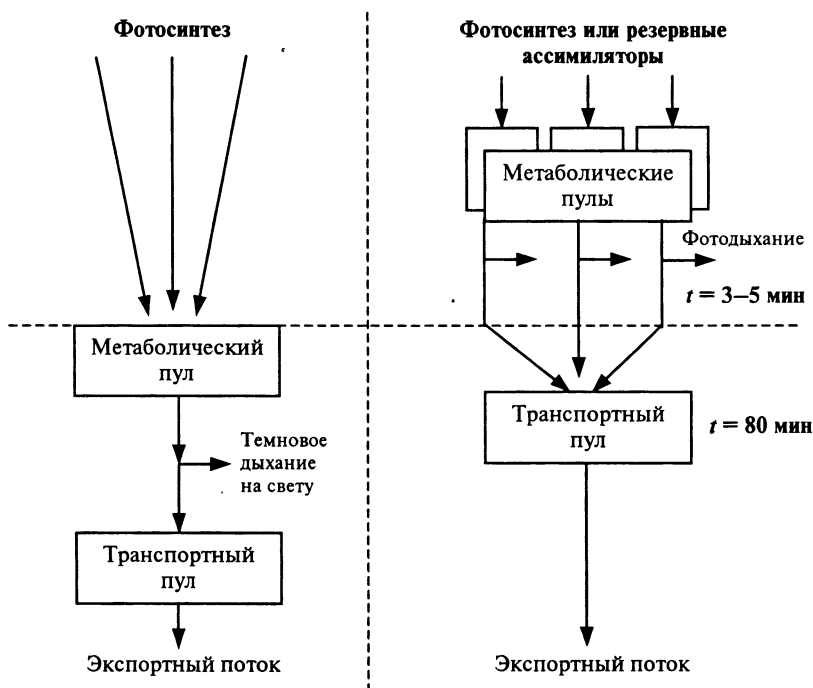


Рис. 22. Модель временной интеграции процессов превращения ассимилированного углерода в донорных фотосинтезирующих тканях ( $t$  — временные периоды организации процессов)

ткани, в отдельном органе могут одновременно функционировать все три уровня интеграции процессов превращения углерода. В одной и той же органелле клетки, например в митохондрии, могут одновременно протекать процессы, принадлежащие разным уровням их интеграции, при участии разных составляющих дыхания. Поскольку в качестве субстратов разных биохимических дыхательных путей часто используются одни и те же соединения, вероятно, эти процессы будут разобщены не пространственно, а во времени, т.е. будут иметь разную временную организацию. **Разновременность позволяет существовать альтернативным метаболическим путям в одних и тех же структурах.** На рис. 22 показаны только два уровня интеграции процессов превращения углерода. Они относятся к донорным фотосинтезирующим тканям. В верхней части рисунка схематично показан уровень интеграции процессов превращения углерода при участии фотодыхания, на нижней – при участии темнового дыхания на свету.

Процессы превращения углерода являются частью интегрального процесса превращения поглощенной энергии. Поэтому число уровней интеграции процессов превращения энергии больше 3-х.

На каждом уровне интеграции осуществляется:

- суммирование части потоков углерода, выходящего из пулов на предшествующем уровне интеграции процессов превращения углерода, поэтому размеры пулов будут резко возрастать при переходе от одного уровня к другому;
- распределение потоков субстрата, оттекающих из метаболического пула к местам их дальнейшего превращения через транспортный пул при участии дыхания.

Каждый уровень интеграции

- имеет свою временную организацию процессов и свою организацию системы пулов;
- имеет свою собственную транспортную систему, которая осуществляет экспорт конечных продуктов на следующий уровень интеграции, таким образом, каждый уровень интеграции может быть одновременно донором и акцептором углерода;
- характеризуется временным периодом регулирования процессов в пределах данного уровня. Время периода можно определить из анализа кинетических кривых выделения  $\text{CO}_2$  после выключения света, когда продолжается отток ассимилятов из метаболического пула к местам реакций с участием дыхания, а приток субстратов в пул отсутствует, а также с помощью меченого углерода  $^{14}\text{C}$ . За это время происходит замена всего углерода в пулах  $^{14}\text{C}$  на  $^{12}\text{C}$ .

Так, временной период регулирования процессов, относящихся к уровню интеграции, на котором функционирует фотодыхание,

составляет 4–5 мин, процессов же относящихся к уровню интеграции, на котором функционирует темновое дыхание на свету, по нашим данным, — 80 мин, а принадлежащих к уровню интеграции, на котором функционирует дыхание роста, составляет уже несколько часов. Отсюда видно, что игнорирование временных периодов организации процессов часто приводит к получению противоречивых, несводимых результатов.

В нашей модели процессы на двух представленных уровнях интеграции выполняют одну физиологическую функцию – синтезируют одни и те же экспортные вещества и направляют их к акцептору. Таким образом, мы полагаем, что существуют два пути синтеза и формирования экспортного потока веществ из донорных фотосинтезирующих тканей. Что немаловажно, эти два пути дополняют друг друга. Соотношение их меняется в зависимости от факторов внешней среды. Результаты наших исследований показали, что в случае снижения скорости фотосинтеза фотоассимиляты в первую очередь будут превращаться в экспортные соединения с участием темнового модифицированного дыхания. В случае оптимальной или повышенной скорости фотосинтеза при естественной концентрации  $O_2$  и  $CO_2$  быстрее синтезируются ассимиляты при участии фотодыхания. Когда временно снижается скорость фотосинтеза при оптимальной интенсивности света, именно при участии фотодыхания происходит мобилизация резервных ассимилятов на транспорт, т.е. на поддержание общей скорости экспортного потока веществ.

Развиваемые нами общие представления о ступенях (уровнях) функциональной интеграции процессов превращения углерода как о живых «колесиках» в механизме времени в растении, позволяют полнее понять взаимосвязь фотосинтеза и дыхания.

### 3.3. Количественные соотношения фотосинтеза и дыхания

Вопрос о количественных соотношениях физиологических процессов интересует исследователей давно и в литературе освещен довольно противоречиво. Так, в ряде работ отмечается, что соотношение процессов фотосинтеза ( $P_g$ ) и дыхания ( $R$ ) – величина не постоянная и изменяется в зависимости от вида растений, от фазы онтогенеза, условий выращивания, в частности, от температуры и т.д. В работах Т.К. Головки (1983, 1997) был обобщен большой материал по данному вопросу. Было показано, что величина  $R/P_g$  варьирует в широких пределах от 0,1 до 0,8, а у большинства видов растений в период их активного роста в среднем равна 0,4–0,6. С другой стороны, в литературе имеются данные, свидетельствующие

о постоянстве соотношений R/Pg у разных видов растений, произрастающих в оптимальных для данного вида условиях внешней среды, между фотосинтезом и дыханием за сутки (Чмора, Слободская, 1985; Мурей, Рахманкулова, 1990 (а, б) и др.).

Вероятно, причиной появления разных точек зрения явились методические трудности, которые непременно возникают при исследовании взаимосвязи физиологических процессов. Сюда можно отнести: несводимость, фрагментарность измерений физиологически и структурно-гетерогенного организма к оценке деятельности целого растения, несоответствие интенсивностей кинетики процесса в момент измерения и средней интенсивности за суточный цикл, «возмущающее» действие аппаратуры на растение, маскирующую роль пулов ассимилятов, которые осуществляют демпфирование и согласование процессов и имеют для организма жизненно важное значение, обеспечивая надежность саморегулирующейся системы, и т.д.

Именно в силу этих причин трудно выявить истинные соотношения физиологических процессов. *Необходимым условием выявления точных количественных соотношений является то, что их необходимо измерять на целом растении (без нарушения целостности самого растения) в оптимальных условиях роста.*

Этому требованию удовлетворяют эксперименты с моновидовыми посевами, в которых растения (как саморегулирующиеся системы) способны изменять свои свойства под действием в ценозе светового режима в ходе их взаимозагущения (Мурей, Шульгин, 1978). При исследовании направленности механизмов регуляции и взаимосвязи основных физиологических процессов в целом растении, на основе изучения его реакции на затенение в посевах, была введена характеристика ответной реакции растений на затенение – величина ценотического действия, которая показывает, насколько изменился тот или иной показатель ростовой функции загущенных растений по сравнению с аналогичным показателем такого же числа одиночных растений. С ее помощью в ходе последующих аналитических расчетов была выявлена количественная цепь конверсии энергии ФАР в единичном растении и установлены однозначные соотношения между процессами.

**ФАР** – фотосинтетически активная радиация – лучистая энергия солнечной радиации с длиной волны 380–710 нм, соответствующая спектрам поглощения фотосинтетических пигментов хлоропластов. Растения сами активно участвуют в создании режима ФАР, в частности через архитектуру растительного покрова. В результате приход ФАР на разных ярусах фитоценоза различается значительно больше, чем приход ФАР в разных зонах Земного шара в летнее полугодие.

В частности, И.А. Муреем и А.А. Ничипоровичем (1974) на томаты в условиях фитотрона были получены две константы 3,59 и 4,59, характеризующие изменение биомассы посева исследуемых растений в результате ценотического взаимодействия. А позднее эти константы были экспериментально подтверждены Х.А. Тоомингом (1982) в полевых условиях на посевах картофеля. И.А. Мурей и И.А. Шульгин (1978), анализируя эффективность использования влияния ФАР на фотосинтез в посевах по мере затенения, вычислили долю суммарного дыхания от интенсивности процесса фотосинтеза в вегетативную фазу роста, которая составила около 40%. Впоследствии эта величина была подтверждена в экспериментах на подсолнечнике, кукурузе и сахарной свекле в строго контролируемых условиях фитотрона (Мурей, Рахманкулова, 1990, а, б). Подобные значения были получены другими авторами на самых различных растениях: пшенице, батате, овсе и т.д., что свидетельствует об их видонеспецифичности.

Проведенные И.А. Муреем и И.А. Шульгиным исследования ценотического взаимодействия растений позволили им выявить *количественную закономерность* изменения параметров растений в посевах разной густоты, на основе чего было сформулировано положение, сущность которого заключается в следующем – *при длительной адаптации растений к условиям обитания наступает временная согласованность процессов в целом растении и как следствие – безразмерные отношения параметров основных физиологических процессов за сутки стремятся к постоянным генетически-детерминированным значениям, одинаковым у ряда растений.* В оптимальных условиях произрастания у растений по мере роста изменяется структурная организация растения (число листьев, их строение, длина побега и т.д.), но это не только не нарушает сопряженность процессов, но даже отвечает ей. Другими словами, при благоприятных условиях, когда рост и развитие растений осуществляется в соответствии с генетической программой, должна формироваться структура растения, характеризующаяся «динамическим гомеостазом процессов», отражающим постоянство соотношений между скоростями процессов за сутки — основную единицу биологического времени.

Все сказанное не означает, что полученные соотношения нельзя перенести в другие условия. В этом случае при анализе экспериментальных данных необходимо учитывать изменения внешних условий и вызванные ими изменения структуры растительного организма.

Методически очень трудно осуществить изучение отдельных составляющих дыхательного газообмена на свету, определение доли

этих составляющих от истинного фотосинтеза. Одним из методов, дающих такую возможность, является изучение составляющих газообмена на свету с помощью анализа кинетических кривых  $\text{CO}_2$ -газообмена, измеренных после выключения света. Разделение суммарного газообмена на составляющие в данном случае основано на различной временной организации процессов. Поскольку для получения точных количественных соотношений физиологических процессов необходимо создать оптимальные стационарные условия роста и измерения проводить на целых, неповрежденных растениях, в Институте физиологии растений в лаборатории фотосинтеза И.А. Муреем была сконструирована уникальная камера. Устройство данной камеры обеспечивает необходимые стационарные условия роста растений в течение всего периода выращивания. А именно, автоматически поддерживается:

- 1) постоянная температура  $24^\circ\text{C}$  и относительная влажность воздуха, входящего в зону выращивания растений, 70%;
- 2) постоянная температура питательного раствора Хогланда,  $24^\circ\text{C}$  при выращивании растений способом аэропоники;
- 3) кратность обмена воздуха в камере;
- 4) стабильная концентрация  $\text{CO}_2$ , 300 ppm;
- 5) круглосуточное освещение при суточной дозе ФАР, соответствующей ИРП для исследуемых растений, 120–130 Вт/м<sup>2</sup> ФАР.

**ИРП** – интенсивность радиации приспособления, т.е. плотность потока ФАР, при которой КПД газообмена имеет максимум.

Проведенные нами эксперименты позволили выявить и количественно оценить составляющие дыхания в оптимальных условиях выращивания, когда имеет место согласованность процессов. Объектами исследования были подсолнечник, сахарная свекла ( $\text{C}_3$ -растения) и кукуруза ( $\text{C}_4$ -растение) в вегетативной фазе их роста. Выращивали одновременно 28 растений (микрпосев) в герметичной камере. Один или два раза в сутки выключали свет на 1,5–2 часа и снимали кинетику дыхания интактных растений с помощью ИК газоанализаторов. На рис. 23 показаны типичные кинетические кривые дыхания у подсолнечника и кукурузы. Каждый раз наблюдали почти вдвое снижение скорости выделения  $\text{CO}_2$  после выключения света. Это снижение, согласно нашим представлениям, является результатом оттока ассимилятов из субстратного (метаболического) пула и отсутствия притока фотоассимилятов. Первые экспериментальные точки на кинетической кривой мы получали через 2–3 мин после выключения света. Фотодыхание, как известно, к этому времени прекращается (Лайск, 1977) и, следовательно,



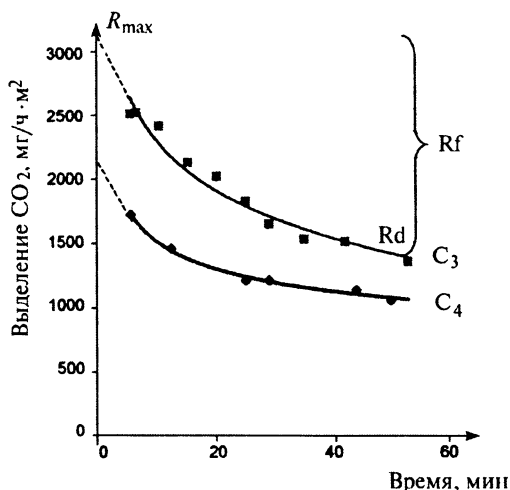


Рис. 23. Изменение скорости дыхания растений после выключения света.

C<sub>3</sub> — подсолнечник; C<sub>4</sub> — кукуруза; R<sub>max</sub> — максимальная величина суммарного темнового дыхания; Rd — на плато кинетической кривой — дыхание роста и дыхание поддержания; Rf — изменяющаяся часть кинетической кривой, темновое дыхание на свету, связанное с экспортной функцией из донорного листа

в измеряемую величину не входит. Таким образом, мы измеряем остаточное темновое дыхание, которое функционировало на свету. Суммарное темновое дыхание (SR), выявленное экстраполяцией кривых к моменту выключения света, было представлено в виде следующих составляющих: темнового дыхания на свету (Rf) в донорных тканях, которое изменяется после выключения света в течение 80 мин, и дыхания роста и поддержания (Rd), которые не реагировали на выключение света в течение этого времени. Абсолютные значения, отражающие интенсивность составляющих дыхания, а

также величины истинного фотосинтеза, изменялись в процессе роста и зависели от вида растений. В ходе анализа полученных кинетических кривых были выявлены следующие закономерности (Мурей, Рахманкулова 1990, а, б):

1. Если в каждом отдельном опыте текущие значения скорости дыхания отнести к максимальной скорости дыхания для этого опыта, то полученные экспериментальные данные и по подсолнечнику, и по кукурузе достаточно точно укладываются на одну кривую, что свидетельствует об их *видонеспецифичности* (рис. 24).

2. Дальнейший анализ кинетических кривых показал, что *доля суммарного темнового дыхания от истинного фотосинтеза у исследуемых растений независимо от типа фотосинтетического метаболизма очень близка по значению и составила в вегетативную фазу роста 38–40%*.

3. Доля темнового дыхания на свету, связанного с экспортом ассимилятов из донорного листа, составила половину общей суммы, т.е. 19–20% от истинного фотосинтеза.

4. На долю дыхания роста и дыхания поддержания приходится также примерно 19–20% от истинного фотосинтеза.

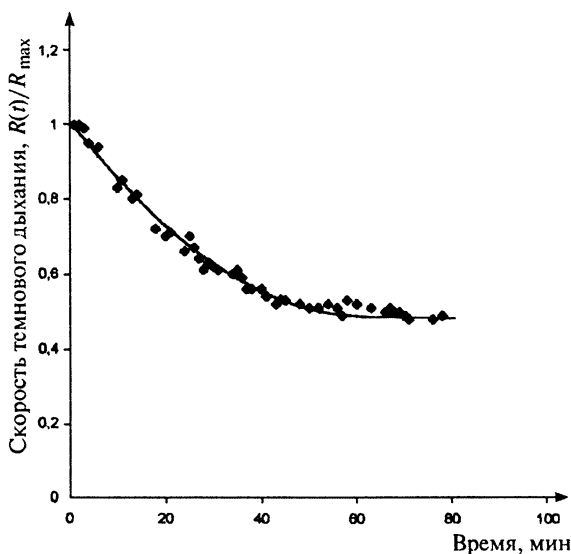
5. Доля дыхания поддержания от дыхания роста составляет 40%.

Следует подчеркнуть, что речь идет не об абсолютных, а об относительных величинах, т.е. о соотношении процессов.

Эти соотношения были получены на разных видах однолетних травянистых растений, с разным типом фотосинтетического метаболизма, в фазу активного роста. Возможно, что эти соотношения могут увеличиться с возрастом и в естественных условиях по мере усиления стрессовой нагрузки независимо от природы действующего фактора. Отсюда следует, что данный параметр можно использовать для оценки физиологического состояния целого растения: чем больше степень отклонения от приведенных оптимальных соотношений, тем в менее благополучном состоянии находится растение.

Интересные данные, полученные на листьях древесных пород, представлены С.Н. Чморой (1993). Доля темнового дыхания у лиственных пород (клена и осины) составляла 40–50% от  $\text{CO}_2$ -газообмена на свету. Автор делает вывод, что величина этого отношения у листьев древесных пород аналогична величине такого отношения у сельскохозяйственных растений. Из этого следует, что для донорных фотосинтезирующих листьев двух столь различных жизненных форм, как деревья и однолетние травянистые растения характерна одинаковая количественная организация пула темнового дыхания на свету.

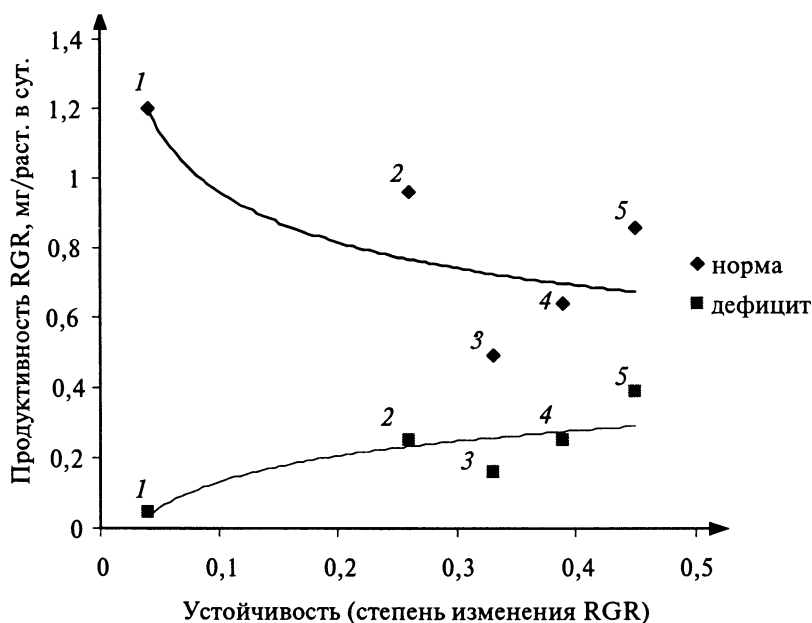
Отношение доли суммарного дыхания к истинному (гросс-) фотосинтезу ( $R/P_g$ ) и некоторые составляющие баланса сухого вещества целого растения (относительную скорость роста, дневную продуктивность фотосинтеза, скорость нетто-ассимиляции) можно ис-



**Рис. 24.** Приведенная кинетическая кривая дыхания подсолнечника и кукурузы после выключения света.

Каждая конкретная точка на кинетической кривой — это дыхание в определенный момент времени, отнесенное к максимальному значению темнового дыхания на свету, т.е.  $R(t)/R_{\max}$

пользовать для оценки степени реализации продукционного потенциала и способности растений адаптироваться к условиям произрастания. Эксперименты проводились на многолетнем травянистом растении семейства Asteraceae Рапонтике сафлоровидном, выращенном в естественных условиях (Головко, Гармаш, 1997). Авторы пришли к выводу, что общий ход адаптации растений заключается в согласовании основных процессов, определяющих их метаболическую активность: фотосинтеза, дыхания и роста. Установлены пределы варьирования светового фактора и уровня обеспеченности растений азотом, в которых возможно поддержание оптимального для роста соотношения фотосинтеза и дыхания. Величина R/Pg молодых растений при выращивании в подзоне средней тайги составляла в среднем 0,45, что типично для большинства видов травянистых растений, хорошо адаптированных к условиям местообитания. Такая величина указывает на то, что эффективность роста растений была близка к теоретически возможной.



**Рис. 25.** Зависимость продуктивности и устойчивости у представителей различных адаптивных групп в норме и при дефиците элементов минерального питания.

1 – *Amaranthus retroflexus*, 2 – *Trifolium repens*, 3 – *Dactylis glomerata*, 4 – *Festuca pratensis*, 5 – *Medicago sativa*; RGR – относительная скорость роста. Устойчивость – величина, обратная коэффициенту изменчивости RGR

**Соотношение фотосинтеза дыхания и дыхания при стрессе.** С целью дальнейшего изучения регуляторных взаимосвязей фотосинтеза, дыхания и роста в изменяющихся условиях внешней среды мы провели исследование этих процессов на растениях, относящихся к разным адаптивным группам (см. гл. 4), выращенным при разных условиях минерального питания в период адаптации к стрессу. Как известно, растения, относящиеся к разным адаптивным стратегиям, характеризуются различными способами выживания при неблагоприятных условиях и специфическим комплексом адаптивных реакций. Эксперименты проводили в вегетативную фазу роста растений, выращенных в сосудах с песком. На рис. 25 показано, что исследуемые растения на стадии проростков полностью проявили характерные черты соответствующих типов адаптивных стратегий. Так, типичный рудерал щирица характеризовалась высокими значениями относительной скорости роста в условиях оптимального минерального питания и наименьшими — при дефиците, тогда как виды, несущие признаки стресс-толерантности, т.е. устойчивости при стрессе, снизили рост в меньшей степени. В табл. 7 показаны соотношения R/Pg у исследованных видов растений в норме и при стрессе. У растений, выращенных при оптимальном минеральном питании, этот параметр колебался в пределах 38–48%, т.е. можно предположить, что растения в целом находились в состоянии согласования основных физиологических процессов. При стрессе доля дыхательных затрат от gross-фотосинтеза увеличилась, причем более значительно у неустойчивой щирицы и в меньшей степени у клевера, являющегося конкурентным стресс-толерантом.

Т а б л и ц а 7

**Соотношение суммарного темнового дыхания и gross-фотосинтеза у разных видов в норме и при стрессе (дефицит)**

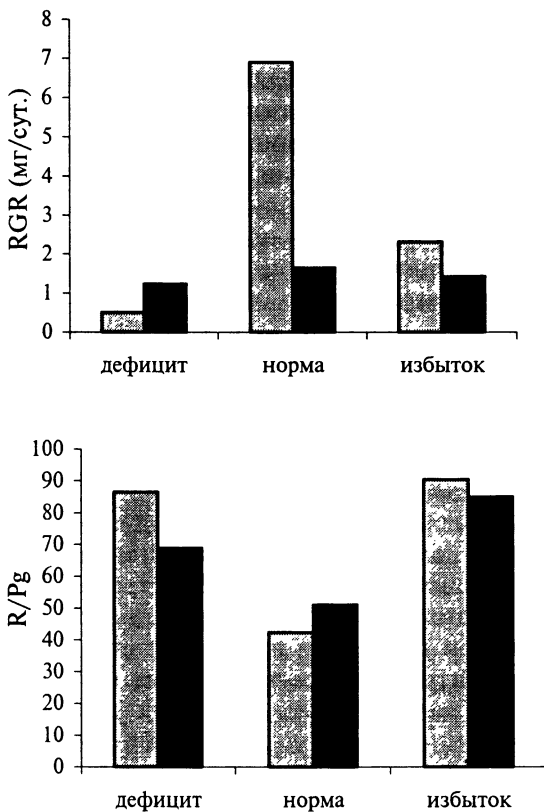
Объект исследования	R/Pg (%)		Коэффициент изменчивости**
	норма	стресс	
Щирица (R)	42,41 ± 4,5*	86,42 ± 8,1	2,04
Овсяница (CSR)***	38,27 ± 2,9*	47,09 ± 3,6	1,23
Ежа (CSR)	41,80 ± 2,2*	49,02 ± 4,3	1,17
Люцерна (SR)	45,91 ± 1,9*	48,64 ± 2,5	1,06
Клевер (CS)	40,82 ± 1,5	42,66 ± 1,7	1,04

\* Различия между вариантом (дефицит) и контролем (норма) достоверны при  $P \leq 0,05$ .

\*\* Рассчитывали как отношение макс. значения данного параметра к мин.

\*\*\* С — конкуренты, S — стресс-толеранты, R — рудералы.

Как видно на рис. 26, и при дефиците, и при избытке элементов минерального питания для менее устойчивого вида (ширицы) характерна более высокая степень изменчивости относительной скорости роста (снижение) и R/Pg (увеличение). Таким образом, более значительные дыхательные затраты у ширицы связаны не с ростовыми процессами, а с адапционными и являются с точки зрения продуктивности неэффективными, поэтому растение в экстремальных условиях переходит к генеративному развитию. Более устойчивый представитель смешанной стратегии овсяница имеет минимальные неэффективные потери при стрессе и поэтому является длительно-вегетрующим видом (табл. 7).

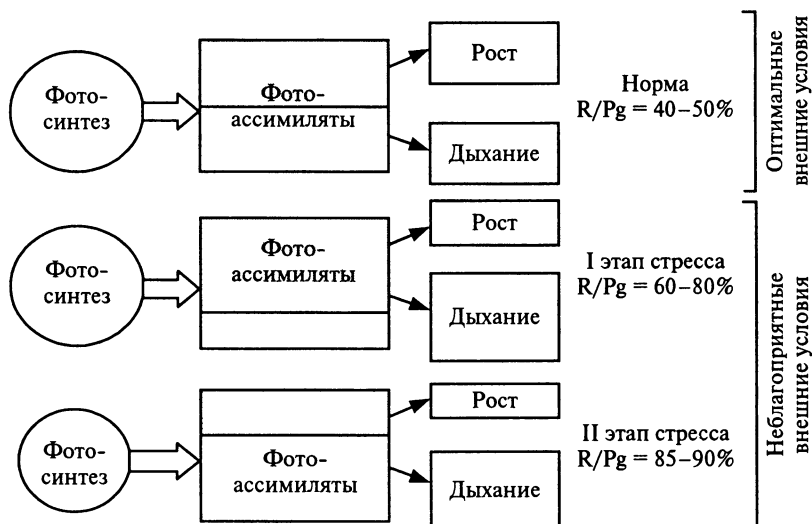


**Рис. 26.** Изменение относительной скорости роста (RGR) и доли суммарного темного дыхания от gross-фотосинтеза (R/Pg) у *Amaranthus retroflexus* (▨) и *Festuca pratensis* (■) при разных режимах минерального питания

было показано выше, увеличивается отношение R/Pg. Это происходит за счет возрастания адапционной составляющей дыхания поддержания. Адаптация растений к условиям обитания связана с энергетическими затратами, т.е. адаптация имеет определенную «дыхательную цену», которая тем больше, чем менее данное растение адаптировано к условиям местообитания (Семихатова, 1995). Кроме этого при стрессе, вследствие уменьшения интенсивности

ростовых процессов, наблюдается снижение ростовой составляющей дыхания. Все эти изменения отражаются на величине суммарного дыхания и соответственно на величине R/Pg.

На рис. 27 показано перераспределение пластических и энергетических ресурсов в донорных фотосинтезирующих тканях в норме и при стрессе. Характер взаимоотношений между фотосинтезом, дыханием, запасанием ассимилятов и их транспортом на рост та-



**Рис. 27.** Распределение пластических и энергетических ресурсов в донорных фотосинтезирующих тканях в норме и при стрессе.

Пул фотоассимилятов включает метаболические  и резервные  ассимиляты

ков, что ингибирование одного из процессов обязательно ведет к перестройке всего баланса с выходом на новое равновесное состояние. Например, при действии низких температур, засоления, водного дефицита наблюдается снижение оттока ассимилятов из донорных фотосинтезирующих тканей (Гамалей, 1996). На фоне нормального фотосинтеза это вызывает увеличение резервного пула ассимилятов (крахмала), при уменьшении метаболического пула, и увеличение интенсивности дыхания (I этап стресса). Если стресс непродолжителен, то растение может постепенно вернуться в нормальное состояние. При длительном воздействии стресс-факторов дыхание и запасание ассимилятов в резерв достигает насыщения и начинает подавляться фотосинтез (II этап стресса), рис. 27.

## Адаптивные стратегии

---

Представления об адаптивных стратегиях объединяют понятия, характеризующие следующий уровень интеграции первичных адаптивных реакций в целостный адаптивный комплекс растения. С точки зрения экологической физиологии растений в рамках этих представлений рассматриваются механизмы взаимодействия нескольких донорно-акцепторных систем (ДАС).

Донорно-акцепторные отношения формируют завершённую физиологическую систему реагирования на изменения условий среды. Действительно, донорно-акцепторная единица включает в себя систему восприятия и передачи сигнала, формирование ответной реакции и систему обратной связи о реализации ответной реакции, а также механизмы обеспечения этих процессов энергией. Однако в целом растении одновременно может сформироваться несколько донорно-акцепторных систем (см. разд. 3.1). Так, разные части растений могут оказаться в условиях разной комфортности, что формирует соответственно потребности в различных потоках ресурсов. В растении могут сложиться условия, когда возникнут стимулы к формированию взаимоисключающих систем из источников ресурсов и их потребителей: например, в одной части растения сложились условия для запроса ресурсов на рост, а в другой — системы переключения ресурсов с роста на поддержание. Таких примеров можно привести много. Очевидна необходимость координации многочисленных, одновременно складывающихся донорно-акцепторных отношений в целом растении. По сути дела речь идет о согласовании функций таким образом, чтобы активизация функции ДАС одного типа автоматически приводила к торможению противоположно направленной функции. Такие системы в рефлексологии животных хорошо известны как рецепторное торможение: например, напряжение мышцы-сгибателя автоматически (рефлекторно) расслабляет антагониста, т.е. мышцу-разгибателя. В физиологии растений разработки таких систем предпринимались неоднократно, и, как будет показано ниже, эти работы продолжаются и сейчас. Наиболее плодотворной оказалась мысль, согласно которой комбинирование донорно-акцепторных систем должно быть направ-

лено на повышение выживаемости растений. Причем сразу было ясно, что может существовать большое число таких комбинаций, и при их классификации необходимо учитывать особенности среды, к которым растения адаптируются. Поэтому в проблеме выделения универсальных, т.е. наиболее общих, схем реагирования растений на первый план была выдвинута проблема выделения основных, «стратегических» направлений адаптаций растений, причем эти стратегические системы адаптаций должны были быть сравнимы для всего многообразия местообитаний.

#### 4.1. Проблема типов адаптивных стратегий и подходы к их выделению

Проблема классификации растений по признакам сходства/ различия их функционирования в экосистемах не нова — корни ее уходят в прошлое столетие. Отличительной чертой таких классификаций является поиск систем адаптивности растений к разным местообитаниям через особенности их функционирования, т.е. способность выживать, используя различные морфологические и физиологические механизмы. Можно выделить два варианта выбора основания для таких классификаций: на основе различий местообитаний (водные, лесные, солончаковые, пустынные, лесные территории и др.) и исходя из собственно функциональной организации самих растений (системы жизненных форм). Иначе говоря, есть классификации, идущие и «от растения», и «от среды». Очевидно, что универсальная система должна учитывать и среду, и растения. Такие синтетические схемы описания адаптивного потенциала растений были названы жизненными стратегиями, или *адаптивными стратегиями*.

Проблема выделения наиболее общих типов стратегий методологически близка к задачам выделения таксонов разных рангов в систематике или синтаксонов в фитоценологии. Как в случаях таксономии и синтаксономии, необходимо определить существенные составляющие: 1) объект классификации; 2) общие принципы и цели ее построения.

Совершенно очевидно, что объектом классификации является все многообразие первичных адаптивных реакций (ПАР) на условия обитания — от молекулярно-биологических до онтогенетических. Совокупность частных ПАР складывается из двух множеств:

1) множества видоспецифичных комбинаций, поскольку каждый вид наделен уникальным набором ПАР к меняющимся условиям среды. Это множество описывается через «принцип экологической индивидуальности видов Раменского–Глизна». В данном



случае часто наблюдается дивергенция признаков. Например, в условиях острого дефицита воды кактус снижает расход воды, редуцируя листья и усиливая кутикулу, а саксаул в аналогичных условиях создает очень глубоко проникающую корневую систему;

2) множества возможных ПАР на действие тех или иных факторов среды.

Существование двух пересекающихся множеств первичных адаптивных реакций: по видовой принадлежности и к факторам среды — ставит проблему типов адаптивных стратегий на прочную эмпирическую базу.

До сих пор нет общепринятой методологии выделения типов адаптивных стратегий. Поэтому существуют две возможности выделения типов эколого-ценотических стратегий: использование в качестве основы уже существующих классификаций и создание систем нового типа.

Использование систематики не дает оснований для разработки классификации способов выживания растений, поскольку существует множество примеров, когда таксономически далекие виды схоже реагируют на меняющиеся условия в сообществах и системах, и, наоборот, когда близкие виды характеризуются резко различающейся экологией и особенностями жизненного цикла (Уиттекер, 1980).

Синтаксономия также не может быть использована для этой цели, поскольку в разных сообществах популяции одного и того же вида могут проявлять разные черты. Например, «хорионы», предложенные Ю.Р. Шеляг-Сосонко (1969): этим термином автор обозначил различия, которые регистрируются между популяциями в разных частях ареала вида. Так, если в центре ареала дуб (*Quercus robur*) — большое дерево, доминант растительного сообщества, то на краю ареала — разреженный кустарник, который никак не может рассматриваться как лесообразующая порода.

По тем же причинам нельзя использовать и классификацию жизненных форм. Часто можно найти много общего в реакциях таких далеких форм, как фанерофиты и однолетние терофиты, например, черты рудеральности у ив и тополей. Ярким доказательством неприемлемости существующих классификаций служит сходство черт адаптации к дефициту азота у болотных, тундровых и пустынных видов, относящихся к разным таксонам и жизненным формам (например, элементы ксерофитности).

Использовать для выделения типов адаптивных стратегий уже существующие классификации, таким образом, нельзя. Представляется целесообразным лишь использовать данные о систематике и фитоценологии растений в качестве дополнительных при пост-

**Стратегии растений** – наиболее общие способы выживания растений в сообществах и экосистемах. Используются также близкие названия: эколого-ценотические стратегии; жизненные стратегии (англ. life strategies); адаптивные стратегии (англ. adaptive strategies).

**Стратегии в теории игр** – система, в которой отдельные ходы и комбинации подчинены общему, заранее обусловленному плану.

роении самостоятельной классификации систем типов эколого-ценотических стратегий.

Концепция стратегий должна стать прообразом и основой общей теории адаптации растений. В этой роли качественная концепция типов стратегий одинаково нужна и практикам, и теоретикам. Неудивительно поэтому, что для создания всеобъемлющей, удобной и практичной системы типов стратегий были применены все основные подходы построения классификаций. Эти подходы касались как общих вопросов построения, так и частных (но не менее важных) проблем выбора оснований (дифференцирующих признаков) и процедуры классификации.

На сегодня предложено много систем типов адаптивного поведения растений. Основанием для отнесения вида к тому или иному типу адаптивной стратегии служили самые разные характеристики: динамика численности популяции, скорость накопления биомассы в стандартных условиях эксперимента, распределение материально-энергетических ресурсов растений между процессами поддержания жизнедеятельности и воспроизводством и т.д.

В результате полевых наблюдений проведена инвентаризация эффектов, связанных с проявлениями типов эколого-ценотических стратегий, и показано, что тип адаптивной стратегии может реализоваться через подавляющее большинство проявлений жизнедеятельности популяций: структуру популяции, жизненный цикл, дифференциацию ниш и конкурентоспособность, репродуктивные процессы, реакцию на экологический стресс и т.д. Именно системный феноменологический подход придал концепции типов стратегии современную широту и всеобщность.

Аналитический подход направлен на редукцию системного явления «тип адаптивной стратегии» и отдельных морфологических, физиологических и молекулярно-биологических свойств растений.

Рассмотрим наиболее распространенные системы, описывающие способы адаптации растений.

**Классификации по факторам среды.** Хронологически эти системы появились первыми. Первоначально выделялись группы растений, приспособившиеся выживать в тех или иных условиях. Процедура выделения групп заключалась в том, что сначала описывались край-

ние точки какого-либо природного градиента, например, водные растения – пустынные растения. Затем вводились промежуточные группы: растения влажных местообитаний, мезофиты, степные растения и т.д. Поскольку каждый вид характеризуется индивидуальным набором частных адаптивных реакций, то выделение групп проводится достаточно произвольно.

В принципе возможно построение таких классификаций по любой из осей гиперпространства экологической ниши: освещенности, засолению, богатству почв, рН, а также содержанию любого макро- и микроэлемента в почве. Эти классификации полезны при оценке адаптивных комплексов при селекции на устойчивость растений к тем или иным факторам среды. Однако как основа для комплексной системы описания адаптивного потенциала растений эти системы слишком дробны. Кроме того, при анализе адаптаций к разным факторам среды затруднено сравнение между ними.

Поэтому значительно более обобщенные системы построены при анализе «от растения». Классификации «от среды» используются как дополнительные, в качестве «списка эффектов».

## 4.2. Стресс у растений

Диаметрально противоположный подход развивается в рамках расширенного понимания концепции стресса.

Учение о стрессе, разработанное канадцем Г. Селье (1936), предполагает существование единого алгоритма в реакциях на различные неблагоприятные факторы, которые Г. Селье назвал стрессорами. Реакции, одновременно развивающиеся при каком-либо внешнем воздействии, часто объединяют терминами «адаптационный синдром», «неспецифический адаптационный синдром», «general adaptive syndrom», а также не совсем точным, но широко распространившимся термином «стресс».

**Стресс** (от англ. stress – напряжение) – общая неспецифическая нейрогормональная реакция животного организма на любое предъявленное ему требование. При любом воздействии различных экстремальных факторов, как физических (жара, холод, травма), так и психических (опасность, конфликт, радость), вызываются однотипные биохимические изменения, направленные на преодоление действия этих факторов путем адаптации.

Г. Селье определил комплекс реакций организма на стрессоры как **адаптационный синдром**, в котором он выделил три стадии:

- тревоги, когда развивается торможение большого числа процессов;

- адаптации, когда вырабатывается приспособление к данному стрессору;
- истощения, если адаптивный потенциал особи недостаточен для преодоления влияния данного стрессора.

Необходимо отметить, что термин «стресс» сразу был оценен по достоинству, поскольку появилась возможность одним словом объединить разнокачественные неблагоприятные воздействия на организм. В строгих физических единицах трудно сопоставить интенсивности таких разнокачественных воздействий, как а) «радость по поводу пятерки по арифметике»; б) «огорчение по поводу падения кирпича на вашу голову» или других трудно сопоставимых изменений окружающей среды. Поэтому концепция стресса позволяет не тратить усилий на количественное сравнение интенсивности самих стрессоров. Оценить любой неблагоприятный фактор как стрессор можно опосредованно, через интенсивность реакции на него. Любое воздействие можно «возвести в ранг» стрессора лишь в том случае, если в результате действия этого фактора развивается соответствующая ответная реакция организма.

Таким образом, большое число реакций растений (см. ниже) рассматривается как элементы адаптационного синдрома. В то же время существование неспецифического адаптационного синдрома у растений не столь очевидно, как у животных. У высших животных

### **Неспецифические реакции растения на разные стрессоры**

Повышение проницаемости и деполяризация мембран

Вход  $\text{Ca}^{+}$  в цитоплазму

Закисление цитоплазмы

Усиление активности  $\text{H}^{+}$ -помпы плазмалеммы для поддержания ионного гомеостаза

Усиление выхода калия из клетки

Торможение поглотительной активности клеток

Активизация сборки цитоскелета, возрастает вязкость цитоплазмы, прекращается циклоз

Синтез стресс-белков

Увеличение синтеза этилена и абсцизовой кислоты (АБК)

Торможение деления и роста клеток

Реакция активизации синтеза лектинов

Физиологическое торможение

Активизация гидролитических ферментов

Появление физиологически активных продуктов катаболизма

Другие реакции

при неожиданном и сильном воздействии *любой природы* необходима общая мобилизация ЦНС и «обслуживающих» ее структур с тем, чтобы после анализа ситуации направить реакцию в необходимое русло. Для растений такой системой, связывающей воедино относительно независимые реакции на каждый из конкретных факторов, выступает, вероятно, энергетическая система клетки (Пахомова, 1998). Известно, что на уровне целого растения реакцией практически на любой стрессор обязательно является торможение роста. Поскольку рост — один из самых крупных потребителей энергии, его отключение расширяет энергетические возможности дальнейшей перестройки функционирования.

В целом очевидно, что концепция адаптационного синдрома у растений далеко не полно раскрывает специфику формирования растением адекватной реакции на внешнее воздействие. Однако эта гипотеза весьма плодотворна для сравнительного анализа адаптаций у животных и растений, а также для выяснения возможных взаимодействий между различными первичными адаптивными реакциями.

### 4.3. Подход Д. Тильмана

Д. Тильман (Tilman, 1990) для оценки функциональных различий пользуется механистическим (прагматическим) подходом, в котором выживание растений является следствием их способности захватывать ресурсы. Центральная величина — содержание ресурса в среде, обеспечивающее нулевой рост популяции; превышение этой величины ведет к разрастанию популяции, уменьшение — к ее убыли и элиминации. Эта величина видоспецифична и определяется моделями разной сложности, в которые, по мере усложнения, включаются: константа полунасыщения роста, лимитированного ресурсами, относительная скорость роста, минимальная тканевая концентрация ресурсов, необходимая для выживания, скорость поглощения ресурсов на единицу биомассы и скорости их потерь и т.д. Распределение видов по типам стратегий или какая-либо формализованная процедура группирования не проводится, так как функциональные свойства видов растений, по мнению Тильмана, образуют континуум.

Д. Тильман вообще не строит классификаций видов по типам стратегий, а пользуется ординационными методами, выстраивая виды вдоль выделяемых им основных осей. Число признаков-осей при этом берется минимальное: количество ресурсов, достаточных для устойчивого «нулевого» роста популяции (при этом популяция не растет и не уменьшается), и распределение биомассы (аллока-

ция) между корнями, стеблем и листьями. Такой подход позволил Тильману выделить очень удобный градиент «свет – азот».

#### 4.4. Подход П. Кедди

Автор еще одного популярного подхода П. Кедди (Keddy, 1992) идет от итогового участия вида в сообществе и экосистеме. Первоначально он вводит понятие «правила ответа» (response rules), которые не расшифровывает. В отличие от Тильмана, он и его соавторы в качестве основных используют видимые значения веса, размеров, числа элементов и их соотношения. Таким образом, он пользуется: а) доступными для измерения в поле величинами, б) рассматривает вес и размеры растения наиболее информативными итоговыми характеристиками растений. Число этих величин не определено и должно выявляться скринингом признаков.

Группирование растений проводится в несколько этапов, на каждом из которых проводится выделение наиболее значимых признаков и их объединение в естественные группы (факторный или дискриминантный анализ, кластерный анализ). Классификация осуществляется «снизу», от признаков. Однако автоматизированы (т.е. имеется математический аппарат) только стадии объединения уже выделенных на интуитивном уровне признаков.

Для каждой группы местообитаний должен быть свой набор признаков, отвечающих за адаптацию к данному (given) местообитанию.

Кедди строит функциональную классификацию «снизу вверх», отталкиваясь от первичных свойств растений. В силу такого подхода, Кедди не определяет заранее набора признаков, необходимых и достаточных для построения классификации. По его мнению, формализация выбора признаков является принципиально важной задачей на будущее. Поэтому классификация строится для конкретных типов ответов растений на конкретные (given) местообитания и признаки подбираются из соображений здравого смысла. Учитывая, что для построения глобальной системы «функциональных типов» этого явно недостаточно, Кедди постоянно подчеркивает предварительность, недостроенность своего подхода (в отличие от Селье и Тильмана).

В то же время Кедди в достаточно полной мере выразил намерение провести «ревизию» ныне существующих систем функциональных классификаций на базе автоматически формирующихся естественных групп растений в связи с широко распространенными классификациями, идущими «от среды». К последним относятся ряды «ксерофиты — мезофиты — гидрофиты», «галофиты — гли-

кофиты» и др. В классификациях, идущих от основных факторов среды, учитывается, что достижение выживания в тех или иных стрессорных условиях может достигаться разными путями, как это происходит, например у ксероморфных, суккулентных и эфемерных растений в аридных зонах, т.е. растений, функционально резко различающихся. В качестве синтеза подходов «от среды» и «от растения» Кедди предлагает использовать термин «гильдия» (guild), распространенный в зоологии и определяющий группу животных, использующих один и тот же ресурс.

#### 4.5. Система Маклиода–Пианки

Маклиод в конце прошлого века предложил делить растения на «капиталистов» и «пролетариев» по признаку различий величины растений и доли затрат биомассы на создание потомства – семян и др. «Капиталисты» имеют большой «капитал» (биомассу) и в потомство (семена) вкладывают, как правило, менее 1% биомассы. У «пролетариев», напротив, запасы биомассы невелики, а репродуктивное усилие достигает 20–30% и более (Миркин, Наумова, 1998). Позже зоологи МакАр и Вилсон (1967, цит. по: Миркину, Наумовой, 1998) предложили концепцию  $rK$ -отбора. Затем Э. Пианка (1981) обобщил и существенно расширил поле приложения такой схемы. Так, он показал, что схема Макаргура приложима к описанию растений. Согласно этой концепции виды растений различаются по затратам энергии на поддержание взрослых особей и на воспроизведение потомства. Те из них, которые подвергаются действию  $r$ -отбора, быстро растут, а при ухудшении условий большую часть материально-энергетических ресурсов распределяют в пользу репродуктивных систем, часто в ущерб общей адаптивности воспроизводящей особи. Под влиянием  $K$ -отбора основной вклад ресурсов они делают в активно функционирующие особи, подавляя репродуктивные процессы при неблагоприятных условиях. Именно энергетический аспект  $rK$ -системы стал основой взаимопонимания полевых экологов и физиологов растений, поскольку позволил перейти от прямых наблюдений различий жизненных стратегий к анализу механизмов, обеспечивающих эти стратегии.

Нужно отметить, что в одномерной системе типов стратегий группа  $K$ -стратегов у растений слишком гетерогенна, поскольку большие затраты на поддержание жизнедеятельности взрослых особей наблюдаются как у растений стабильных богатых местообитаний, так и при отсутствии нарушений в условиях низкой обеспеченности ресурсами.

## 4.6. Система Раменского–Грайма

Описание двумерной системы стратегий было выполнено независимо по крайней мере три раза: в 30-е годы Л.Г. Раменским, предложившим «биоценотические типы» виолентов, пациентов и эксплерентов (цит. по: Раменский, 1971), в конце 70-х — Р. Уиттекером (1980) и Дж. Граймом (Grime, 1979). Примечательно, что, если в трактовках типов стратегий у Раменского и Уиттекера есть некоторые различия, то переоткрытие типов стратегий Раменского Граймом было, что называется, один к одному (Миркин и др., 2000).

Это дало основание именовать систему стратегий растений системой Раменского–Грайма и не только, вслед за Т.А. Работновым (1992), использовать приоритетные русские названия первичных стратегий, но и ставшее общепринятым и международным обозначение Дж. Грайма (C, S, R) по первым буквам английских эквивалентов типов Раменского (competitors, stress-tolerators, ruderals).

Первоначально разделение растений по типам стратегий основывалось на соотношениях потенциального роста и размеров реально реализовавшегося растения (т.е. соотношении между  $R_{\max}$  и морфологическим индексом  $M$ ):

$$M = (a + b + c)/2,$$

где  $a$  — максимальная высота растения,  $b$  — величина горизонтального разрастания,  $c$  — максимальная величина опада, в баллах).

Таким образом, процедура определения положения вида в системе типов стратегий была достаточно формализованной и включала в себя элементы, по которым определялись:

- 1) потенциальная скорость роста ( $R_{\max}$ ) в модельных опытах;
- 2) размеры реальных растений в конкретных типах местообитаний ( $M$ );

3) координаты вида в треугольной схеме типов стратегий для конкретных местообитаний — по соотношению  $R_{\max}$  и  $M$  растений (Grime et al., 1988).

Дж. Грайм, в частности, привел результаты оценки стратегий достаточно широкой совокупности растений, дал полное описание типов первичных стратегий, выявил наличие (и преобладание) вторичных переходных типов, предложил удобную схему треугольника типов стратегий и привел множество примеров их пластичности. Когда были выделены группы растений, наиболее различающиеся по  $R_{\max}$  и  $M$ , виды этих групп были проанализированы по другим признакам (скорость развития вегетативных органов, величина репродуктивного усилия, длительность жизни отдельных элементов и др.). На основании этого анализа были созданы таблицы «стра-



тегических» признаков (Grime, 1979) и дихотомическая схема признаков первичных и вторичных типов стратегий (Grime et al., 1988).

Сегодня содержание типов стратегий Раменского–Грайма можно определить следующим образом.

**Виоленты (С)** — растения богатых и стабильных местообитаний, «солодоминанты» сообществ высокой биологической продуктивности. Это наиболее малочисленная и гомогенная группа. В ее составе — деревья (бук), реже крупные корневищные злаки (канареечник в прирусловье пойм в лесной зоне, тростник в сообществах плавней в низовьях южных рек). Это конкурентомощные растения, их реализованная и фундаментальная ниши практически совпадают. Виоленты в равной степени неустойчивы к действию стресса и нарушениям, так как лишены специальных приспособлений для поддержания устойчивости в таких ситуациях. Впрочем, у некоторых виолентов имеется резервный банк проростков, повышающих устойчивость их популяций при нарушениях.

**Пациенты (S)** — достаточно гетерогенная в морфологическом и ценотическом отношении группа видов, в составе которой есть и растения экстремальных местообитаний (пустынь, солончаков, тенистых расщелин скал, интенсивно используемых пастбищ), т.е. экотопические пациенты, и растения сомкнутых продуктивных сообществ, где на долю пациентов достается мало ресурсов, основная часть которых потребляется виолентами. Это так называемые фитоценотические пациенты, например растения напочвенного покрова лесов.

Пациенты устойчивы к стрессу благодаря специальным физиологическим механизмам (как будет далее показано, весьма разнообразных даже для переживания одного и того же варианта стресса). Их реализованные и фундаментальные ниши также близки по объему, но в этом случае уже не по причине конкурентной мощности, а в результате тонкой специализации к произрастанию в экстремальных условиях. На такие «тощие харчи» другие растения не претендуют. К пациентам относятся травы, кустарнички, кустарники, деревья (саксаул), мхи (сфагнумы, многие зеленые мхи), лишайники и гаметофитные стадии плаунов.

**Эксплеренты (R)** — растения, как и виоленты, богатых местообитаний, но как «антисоциальные растения» — произрастающие в условиях низкой конкуренции. Это возможно либо при нарушениях (рудеральные растения, истинные эксплеренты), либо при кратковременном периоде снижения уровня конкуренции (эфмероиды лесов, успевающие пройти жизненный цикл до распускания листьев деревьев), либо при взрывообразном возрастании количества ресурсов, которые растения других видов стратегий усвоить не успевают (вспышки обилия однолетних эфмероидов в пустыне

после дождей). К эксплерентам относятся гаметофиты хвощей и папоротников, когорты которых поддерживаются только вследствие высокой энергии спороношения особей спорофитного поколения (Миркин, Наумова, 1998).

У эксплерентов, таким образом, выживание достигается в результате укороченного жизненного цикла и высокого вклада в репродукцию. Это и есть, по образному выражению Маклиода, растения-пролетарии: им противопоставлены виоленты и пациенты как «капиталисты», затрачивающие несравненно меньшую долю продуктов фотосинтеза на размножение и накапливающие «капитал» многолетних органов. Эксплеренты формируют банки семян (или спор), семена и споры могут распространяться ветром.

Эксплеренты одинаково неустойчивы к стрессу, как абиотическому, так и биотическому (влиянию конкурентов и фитофагов), и их реализованная ниша по этой причине приближается к нулю. В то же время их фундаментальные (потенциальные) ниши очень широкие, и при отсутствии конкуренции эксплеренты могут занимать обширный спектр местообитаний, что особенно наглядно проявляется у синантропных видов с космополитными ареалами — полевых сорняков и растений пустырей.

У видов с разными типами стратегий различаются способы регулирования плотности популяций — зависимость от смертности у виолентов, непосредственно экотопическое регулирование у пациентов и «оппортунистический» тип (т.е. формирование популяций, плотность которых не зависит от их смертности и при загущении которых уменьшается их размер) у эксплерентов.

Первичные стратегии связаны переходными вторичными типами и, кроме того, многие виды обладают пластичностью стратегии, когда при дефиците ресурсов у виолентов (или видов с вторичными стратегиями) проявляются черты пациентности и формируется природный «бонсай» (миниатюрные сосны на сфагновом болоте, стелющиеся узколистные формы тростника на солончаках, кустарниковые формы дуба и осины у южной границы ареалов и т.д.).

Видов с вторичными стратегиями, в которых в разном соотношении сочетаются черты виолентов, пациентов и эксплерентов, больше, чем видов с первичными стратегиями (как отмечалось, в умеренных широтах особенно мало виолентов). Поэтому Т.А. Работнов (1992) резонно предложил говорить не столько о трех первичных типах, сколько о трех стратегических качествах растений — виолентности, пациентности и эксплерентности. При этом соотношение компонентов этой стратегической плеяды меняется не только в разных условиях, но и на разных возрастных стадиях развития одного вида.

Наиболее перспективной точкой роста концепции типов эколого-фитоценологических стратегий в последние годы стало изучение физиологических механизмов адаптации растений к разным условиям среды. Т.А. Работнов (1985) предложил редукцию типов Л.Г. Раменского отнести к свойствам виолентности, пациентности и эксплерентности, которые по Т.А. Работнову, характеризуются следующим образом:

- *виолентность* — это мощное развитие системы поглощающих органов, обеспечивающих наиболее полное использование ресурсов;
- *пациентность* — способность растений довольствоваться ограниченным количеством ресурсов, быть устойчивым к экстремальным условиям среды, часто бывает связана с особым метаболизмом, обеспечивающим устойчивость к засолению, повышенной кислотности и т.д.;
- *эксплерентность* — система приспособлений, определяющая способность быстро занимать места, освобождающиеся в результате нарушения фитоценозов за счет наличия жизнеспособных семян, выраженного вегетативного размножения и др.

Такая редукция позволяет рассматривать поведение вида в сообществах и экосистемах как соотношение свойств виолентности, пациентности и эксплерентности. Поскольку соотношение этих свойств может быть различным, появляется возможность интерпретировать существование множества переходных типов стратегий (Grime, 1979). Кроме того, расширяется база для описания пластичности стратегий в меняющихся условиях среды. Логическим следующим этапом должна быть редукция свойств к функциям, обеспечивающим эти свойства. Выделяя специфические типы пациентности (сциопациентность, ацидопациентность, олиготрофопациентность и др.), часто наблюдаемые у видов с выраженной стратегией пациентности и виолентности, Т.А. Работнов (1985) постулирует прямую связь между типом стратегии и физиологическими системами устойчивости к неблагоприятным факторам. Однако при этом не рассматривается вопрос о возможном физиологическом содержании эксплерентности. Признавая, что стратегия виолентности обеспечивается выраженными свойствами пациентности, Т.А. Работнов не рассматривает вопрос о том, обладают ли виоленты свойствами эксплерентности, а также имеют ли эксплеренты свойства виолентности.

Физиологические исследования типов стратегий охватили большое число признаков, определяющих поведение растений. В процессе развития этих подходов достаточно быстро выяснилось следующее:

1. Нельзя выделить какой-то единственный, полностью независимый от других признаков, который полностью определял бы тип

стратегии растений. Именно поэтому в разных системах типов стратегий в качестве ключевых выделяют сходные или тесно связанные между собой признаки. Например, морфологический индекс Грайма ( $M$ ) определяется как усредненная балльная оценка разрастания корней и надземной части, т.е. оценки размеров «вершков» и «корешков» складывают и усредняют. Тильман делит биомассу корней на биомассу надземной части растения и получает показатель аллокации биомассы, которому он придает большое значение. Значит, один из истоков разногласий между Граймом и Тильманом заключается в том, что первый складывает, а второй делит друг на друга биомассы «вершков» и «корешков».

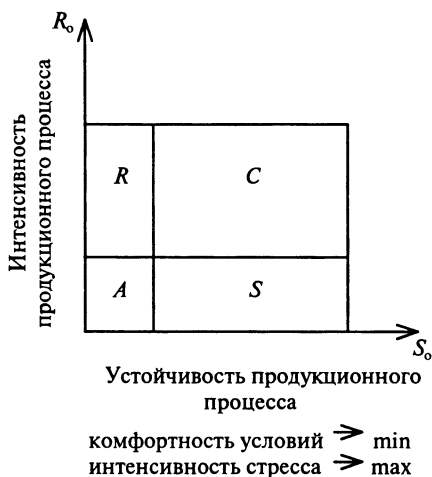
2. Очень сложно найти полностью независимые признаки, чтобы на этом основании отделить «правильный» тип стратегии от «неправильного». Например, скорость роста, пусть сложной зависимостью, но жестко связана с накоплением элементов минерального питания. В свою очередь, суммарное минеральное питание растений складывается из множества механизмов поглощения и метаболизации конкретных элементов питания. Эти механизмы, в свою очередь, регулируются и «сверху» — запросами и ограничениями со стороны донорно-акцепторных систем растений (Мокроносов, 1981), и «по горизонтали» — через конкуренцию за ресурсы с другими физиологическими процессами (Poorter et al., 1990). Поэтому любые, пусть и существенно различающиеся системы типов стратегий, при попытке их редукции к конкретным признакам неизбежно будут описываться пересекающимися множествами элементарных морфофизиологических и физиолого-биохимических процессов.

Предложено соотнести между собой типы стратегий Раменского–Грайма как:

$$C = f(R, S),$$

т.е. систему из трех главных направлений адаптаций растений к условиям среды редуцировать до двух, считая, что виоленты объединяют в своей физиологии и биологии черты как эксплерентов (быстрый рост), так и пациентов (способность удерживать нишу), рис. 28.

Пациентность характеризует гомеостатированность функции при нарастающем ухудшении условий среды, в частности, при нарастающем дефиците ресурсов (ось  $S$ ). Ось пациентности может быть построена как по отдельным лимитирующим факторам, так и по комплексным градиентам среды. Продвижение вдоль оси  $S$  физиологически обеспечивается активацией все большего числа энергетически емких механизмов поддержания («адаптация — наиболее энергетически дорогое удовольствие», Жученко, 1988).



**Рис. 28.** Распределение типов стратегий Раменского–Грайма в пространстве признаков «продуктивность  $R_0$  – устойчивость  $S_0$ ».

$R$  – эксплеренты (*ruderalis*);  $C$  – виоленты (*competitors*);  $S$  – пациенты (*stress-tolerators*),  $A$  – виды-абортанты. Названия типов стратегий даны по Л.Г. Раменскому, в скобках – термины Дж. Грайма

ются как альтернативные пути формирования морфофизиологических комплексов, обеспечивающих выживание популяций растений при стрессе:

$S$ -стратегии – поддерживают вегетативный рост (накопление биомассы) при умеренном экологическом стрессе и высокой продуктивности растительного покрова. Основной адаптивный процесс – поддержание вегетативного роста;

$R$ -стратегии – при стрессе прекращают видимый рост, сокращают или вообще элиминируют ювенильные фазы, что ведет к ускорению начала цветения и формирования семян. Основной адаптивный процесс – аллокация всех имеющихся ресурсов в семена;

$S$ -стратегии – при стрессе прекращают видимый рост, замедляют переход к цветению, следовательно, ресурсы на формирование семян не выделяются, их основная масса расходуется на процессы адаптации, что может и не проявляться в морфологических изменениях (например, увеличение расходов на дыхание, поддержание градиентов на мембранах при засухе или засолении).

При низкой адаптированности к ухудшению условий среды ( $R$ ) и слабой потенции роста в благоприятных условиях ( $S$ ) вид лишается «стратегии выживания» и становится потенциальным видом-абортантом (термин Федорова и Гильманова, 1980).

Затраты энергии у растений трех типов стратегий – виолентов, пациентов и эксплерентов – направлены соответственно на рост, поддержание и размножение, причем, если затраты на рост и размножение малоспецифичны и эти задачи все растения решают более или менее одинаково, то механизмы противостояния стрессу также будут специфичны при разных типах стрессов.

Первичные типы адаптивных стратегий определяются как альтернативные пути формирования морфофизиологических комплексов, обеспечивающих выживание популяций растений при стрессе:

Таким образом, если рассматривать стратегии растений в контексте распределения ресурсов, т.е. plant economy (фотоассимиляты, элементы минерального питания, вообще любой ресурс), то можно построить систему «приоритетов» (доминирования процессов), которая приведена в табл. 8.

Т а б л и ц а 8

Тип стратегии	Основной процесс		
	Вегетативный рост	Затраты на поддержание	Перераспределение ресурсов в семена
С-стратегии	+	-	-
S-стратегии	-	+	-
R-стратегии	-	-	+

Даже в рамках первичных стратегий, не говоря уже о вторичных, где разные адаптационные векторы сочетаются по-разному, виды сохраняют свою индивидуальность, т.е. проявляется континуум жизненных стратегий, о котором пишет Тильман (Tilman, 1988). Это отражает общую континуальность любых экологических и биологических классификаций видов. Индивидуальность стратегий растений отражается и принципом биологического эпиморфизма. Позже расширение базы экспериментальных данных и параметров, по которым растения оценивались, а также введение в широкий обиход нескольких систем типов стратегий привело к весьма значительному «перекрытию» свойств растений, относимых как к различным системам типов стратегий, так и к видам (Миркин, 1985).

В то же время массовые исследования поведения видов в градиентах экологических факторов породили широкую волну публикаций по проблемам пластичности растений. Разные по амплитуде и относительно независимые изменения основных параметров растений и их соотношений приводят к тому, что в разных условиях основную адаптивную нагрузку берут на себя разные функциональные группы морфофизиологических механизмов (Базас и др. 1989, 1990, цит. по: Миркин, Наумова, 1998).

По мнению Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998), система стратегий Раменского–Грайма является одним из высших достижений современной науки о растительности и являет собой пример открытой системы, которая может дополняться новыми данными. По Т. Куну (1975), она является парадигмой, в рамках которой можно решать множество головоломок.

Возможны, например, детальные классификации видов первичных и вторичных стратегий (выделение ксеропациентов, галопациентов, олигопациентов, ацидопациентов, пастбищестойких пациентов и т.д.) или различные категории эксплерентов. Возможно уточнение критериев для отнесения конкретных видов к разным первичным и вторичным стратегиям, уточнение границ между типами стратегий и т.д.

Пространство треугольника стратегий Раменского–Грайма вполне достаточно, чтобы вместить все имеющиеся варианты адаптивных стратегий видов к условиям экотопической и ценотической среды и к разным формам нарушений. Не противоречат концепции эколого-фитоценотических стратегий Раменского–Грайма и региональные системы функциональных типов растений или специальные классификации растений для оценки их поведения в ходе сукцессии (Нобиль, Гитау, 1996, цит. по: Миркин, Наумова, 1998).

Ю.Э. Романовский (1989) считает, что особи разного возраста могут различаться по стратегиям, и понятие «виолент» применимо лишь к взрослым растениям, так как ювенильные индивидумы тех же видов являются пациентами. При этом чем выше их пациентность и способность выживать в условиях ограничения ресурсов, тем выше общая виолентность вида. О различиях стратегий растений разных возрастных состояний пишет и Т.А. Работнов (1992). В еще большей степени различаются по характеру стратегии спорофиты и гаметофиты у плаунов, хвощей и папоротников.

Пластичность стратегий позволяет рассматривать варианты смены стратегий в ходе онтогенеза разных видов растений (табл. 9). Возможность искусственной смены стратегии внесла определенные коррективы и в схемы отбора растений селекционерами. Большинство культурных однолетников являются эксплерентами (хотя у ви-

Т а б л и ц а 9

**Возможные варианты смены стратегии в ходе онтогенеза растений**

Тип перехода	Ожидаемые эффекты *		Вид, сорт, форма
	ювенильная фаза	генеративная фаза	
$C \rightarrow R$	Накопление биомассы в условиях умеренного стресса; в основном быстрорастущие виды	Перекачка ресурсов в семена при любом уровне стресса	Однолетники, второй год у двулетних
$C \rightarrow S$		Остановка роста и формирование систем защиты онтогенеза	Озимые формы и поликарпические многолетники

Тип перехода	Ожидаемые эффекты *		Вид, сорт, форма
	ювенильная фаза	генеративная фаза	
$S \rightarrow R$	Медленное накопление биомассы	Перераспределение биомассы в семена	Монокарпические многолетники
$S \rightarrow C$	при сильном стрессе; медленно растущие виды; растянутая ювенильная фаза	Накопление биомассы при умеренном перераспределении ресурсов в семена при слабом стрессе	Деревья, кустарники
$R \rightarrow C$	Быстрый рост при отсутствии стресса; массовое прорастание семян у $C$ -стратегов с резким усилением конкуренции	Сохранение быстрого роста при подавлении цветения	Деревья серийных сообществ (ивы, клены и др.)
$R \rightarrow S$		Быстрое начало цветения с быстрым переходом в состояние покоя	Эфемеры и эфемероиды

\* Условно выделено только две фазы: ювенильная и генеративная.

дов с  $C_4$ -фотосинтезом, таких как сорго, есть черты пациентов). Современная адаптивная селекция, направленная на повышение устойчивости сортов к неблагоприятным климатическим и почвенным условиям, к насекомым-вредителям, болезням, сорным растениям, имеет сверхзадачей **перделку**  $R$ -стратегов в  $CSR$ -стратегов.

#### 4.6.1. Вегетативный рост

**Большая кривая роста Сакса.** Рост большинства многоклеточных растений, а также их отдельных частей подчиняется *закону большого периода роста Сакса*, графическим выражением которого является  $S$ -образная кривая экспоненциального роста. Последняя делится на три отрезка, характеризующих разные фазы роста (рис. 29): 1) лаг-фаза, в продолжение которой рост незначителен и главным образом происходит подготовка к дальнейшему росту, 2) лаг-фаза — этап линейного роста и 3) фаза замедления и остановки роста.

Описание ростового процесса можно представить при помощи следующих близких друг другу уравнений:

$$dW / dt = rW(K - W) / K, \text{ или } = rW - (r / K) W^2, \\ \text{или } = rW(1 - W / K),$$

где  $dW / dt$  — скорость увеличения массы;  $r$  — удельная скорость роста;  $W$  — величина биомассы;  $K$  — максимально возможная вели-



чина биомассы, или верхняя асимптота. Удельная скорость роста находится по уравнению:

$$r = \ln W_t - \ln W_0 / t,$$

где  $W_0$  — исходная масса,  $W_t$  — масса в момент времени  $t$ .

Из приведенных уравнений следует, что масса на каждом следующем этапе роста будет зависеть от исходного веса, относительной скорости роста и времени. Понятно, что небольшое различие величины  $r$  двух растений на начальных этапах роста будет возрастать с увеличением периода роста.

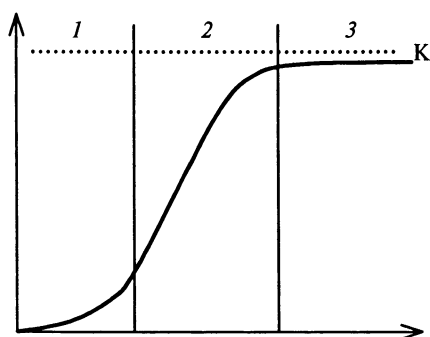


Рис. 29. Кривая роста Сакса:

1 — лаг-фаза, 2 — фаза роста, 3 — фаза торможения и остановки роста; K — максимально возможная величина биомассы (по оси абсцисс — время, по оси ординат — прирост биомассы)

Для построения кривой роста в каждом конкретном случае ключевые точки графика рассчитывают отдельно.

Подчеркнем, что приведенные уравнения применяются для описания накопления биомассы отдельными особями и популяциями. В последнем случае может быть описана как динамика накопления биомассы, так и рост численности популяции.

Коэффициенты  $r$  и K, характеризующие максимальную мгновенную скорость роста и предельные значения численности и биомассы, использованы как ключевые в системе типов стратегий МакЛиода—Пианки.

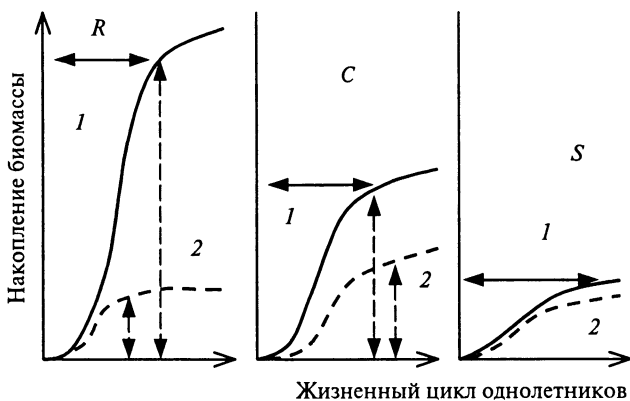
На рис. 30 представлены кривые роста, характерные для разных типов адаптивных стратегий в норме и при стрессе.

Коэффициенты  $r$  и K, характеризующие максимальную мгновенную скорость роста и предельные значения численности и биомассы, использованы как ключевые в системе типов стратегий МакЛиода—Пианки.

На рис. 30 представлены кривые роста, характерные для разных типов адаптивных стратегий в норме и при стрессе.

**Практический анализ продуктивности.** Приоритетной частью исследования при анализе ростовых и продукционных явлений, следует считать изучение фотосинтеза, дыхания и минерального питания как основы накопления биомассы растением. В связи с этим проводится оценка параметров ассимилирующих органов, скорости протекания процессов ассимиляции и диссимиляции, параметров среды и т.д.

Изучение растительного объекта на организменном уровне организации предполагает рассмотрение двух типов параметров: *прямых*, получаемых путем измерения линейных, весовых, числовых показателей, и *аллометрических зависимостей*, вычисляемых на основании первого типа показателей.



**Рис. 30.** Большие кривые роста однолетних растений с разными типами адаптивных стратегий:

1 – оптимальные условия, 2 – экологический стресс;

↔ – длительность периода вегетативного роста, в норме и при стрессе, ↑↓ – переход к цветению

Аллометрические (расчетные) параметры отражают зависимость изменения физических или физиологических свойств организма в связи с динамикой его размера, они также определяют отношение друг к другу различных показателей роста одного и того же объекта, в простейшем случае — того же органа.

Изучение живого объекта предполагает учет как можно большего количества параметров, число которых потенциально не ограничено. Более того, ранее отмеченная относительная независимость формирования признаков у растений делает целесообразным измерение максимально большого числа параметров. Мы приводим достаточно обширную группу параметров (Lambers, Poorter, 1992) (табл. 10 и Приложение), измерением которых можно сопровождать любое исследование в области физиологии растений. Отметим, что отобранные параметры практически не требуют дорогостоящего оборудования и, кроме того, позволяют сохранить экспериментальные растения. Эти параметры цитируются в русскоязычной и зарубежной литературе и используются при работе с растительными объектами.

Следует отметить, что не все указанные в табл. 10 параметры можно получить при изучении динамических показателей целых живых растений. Часто измерение ростовых параметров связано с повреждением растительного объекта. Тем не менее их упоминание уместно в связи с тем, что при некоторых допущениях ряд линейных параметров может быть определен косвенными методами. Боль-

**Сравнительные характеристики растений\*  
с разной скоростью роста**

<i>Характеристика</i>	<i>Быстрорастущие виды</i>	<i>Медленнорастущие виды</i>
<b>Местообитания</b>		
Доступность элементов питания	высокая	низкая
Продуктивность	высокая	низкая
<i>Морфология и распределение биомассы</i>		
LAR**	высокое	низкое
SLA	высокое	низкое
LWR	более высокое	более низкое
RWR	более низкое	более высокое
Доля азота в листьях (% от общего азота растения)	высокая	низкая
<b>Физиология</b>		
Удельная продуктивность фотосинтеза (г/см <sup>2</sup> площади листьев) для видов сходных жизненных форм	эквивалентная	
Удельная продуктивность фотосинтеза (г/г веса листьев)	высокая	низкая
Дыхание на ед. веса надзем. части	более высокое	более низкое
Дыхание на единицу веса корней	более высокое	более низкое
Эффективность использования азота	более высокая	более низкая
Затраты на дыхание (% от gross-фотосинтеза)	низкие	высокие
Корневые выделения на единицу веса корня	низкие?	высокие?
Скорость поглощения ионов	высокая	низкая
Содержание гиббереллина	высокое?	низкое?
<b>Химический состав</b>		
Концентрация азота	высокая	низкая
Концентрация зольных элементов	высокая	низкая
Оводненность	высокая	низкая
Содержание углерода	низкое	высокое
Общее содержание вторичных метаболитов	низкое	высокое
Качественный состав вторичных метаболитов	изменчивое	изменчивое
<i>Пластичность в зависимости от доступности элементов питания</i>		
SLA	эквивалентная	
Перераспределение биомассы	высокое	низкое
Фотосинтез	высокий	несколько ниже

\* Сравнения проводились на быстро- и медленнорастущих видах растений, выращенных в оптимальных условиях минерального питания.

\*\* Расшифровку сокращений см. в приложении.

шинство же показателей базируется на двух относительно независимых исходных параметрах:

- весовые характеристики, включая вес всего растения и различных морфологических и функциональных элементов этого растения, который может выражаться в килограммах, граммах, миллиграммах и т.п. либо в энергетических эквивалентах;
- размеры ассимиляторной системы; как правило, выражаются через площадь листа (корня) в квадратных метрах (см, мм и т. п.), либо в количестве белка, либо в числе, площади, активности хлоропластов и т.п.

С помощью комбинирования этих двух первичных блоков параметров, в настоящее время выработано очень большое число параметров, которые приведены в Приложении.

**Скорость роста.** Различия в скорости роста для растений означают разные скорости захвата ресурсов, в том числе и пространства как ресурса. Г. Ламберс и Г. Портер (Lambers, Poorter, 1992) проанализировали особенности растений с разными скоростями роста, учитывая возможно большее число параметров. Однолетники с более высокой скоростью роста получают значительные преимущества по сравнению с видами, у которых скорость роста ниже. В то же время для обеспечения высокой скорости роста необходимо поддержание комфортных условий среды. Так, необходимо более высокое содержание азота и других зольных элементов. У быстрорастущих видов появляются ограничения по параметрам устойчивости. В целом преимущественное распределение ресурсов в пользу ростовых процессов приводит к набору характеристик растений, приведенному в Приложении.

**Соотношение скоростей роста разных частей растений.** Характерной особенностью растений является способность поддерживать разные скорости роста по органам и частям растений. Такой неравномерный рост имеет большое адаптивное значение, в том числе и при реализации типа адаптивной стратегии.

Большую группу таких ростовых адаптаций объединяет феномен повышения скорости роста при появлении дефицита ресурсов. Так, дефицит освещенности вызывает эффект вытягивания растений (этиоляция), дефицит влаги – усиленный рост корней в глубь земли.

Одна из наиболее важных ростовых адаптаций – перераспределение биомассы между надземной и подземной частью растений. Перераспределение биомассы в пользу корней – адаптивная реакция, которая обеспечивает приспособление растений к таким видам стресса, как недостаток элементов минерального питания и воды. Такое перераспределение видоспецифично и зависит от ин-

тенсивности внешнего влияния (рис. 31). Наблюдаемое при этом ингибирование роста побега можно просто объяснить недостатком материально-энергетических ресурсов для поддержания ростовых процессов. Однако выявленную в этих условиях относительную активацию роста корней объяснить сложнее. Она может осуществляться только путем перераспределения ограниченных ресурсов в пользу органа, обеспечивающего поглощение, что указывает на участие регуляторных механизмов. Существует предположение, что корни растут быстрее потому, что они непосредственно контактируют с источником ограниченных ресурсов. Однако этой гипотезе противоречит хотя бы тот факт, что усвоение азота у многих видов происходит в побеге. Высказано предположение о существовании в растениях рецепторов, чувствительных к изменению концентрации нитратов. Различия в реакциях побегов и корней определяются неодинаковой чувствительностью рецепторов данных органов к изменению концентрации нитратов. Вместе с тем известны данные, свидетельствующие о том, что при снижении уровня минерального питания подавление роста побега и активация роста корней происходит прежде, чем изменяется концентрация поглощенных элементов питания в растениях. Эти результаты противоречат представлению о концентрации любого элемента питания как единственном факторе, непосредственно регулирующем ростовой ответ на дефицит питания.

Накопление АБК, которое является одним из наиболее известных ответов на неблагоприятные воздействия, может выступать инициатором или, по крайней мере, индикатором процессов, направленных на снижение концентрации цитокининов, что, в свою очередь, может приводить к изменению обеспеченности корней ауксинами. Реализация этой множественной гормональной реакции при стрессе может быть причиной перераспределения биомассы в пользу корней, т.е. той важной компенсаторной реакции, которая определяет выживание растений в неблагоприятных условиях. Есть основания думать, что в регуляции ростовой реакции растений при стрессе могут принимать участие и другие гормоны. Так, хорошо известно, что гиббереллины и предшественник этилена синтезируются в корнях, откуда они поступают в побег, где могут участвовать в регуляции адаптивных реакций. Кроме того, этилен и гиббереллины также способны влиять на концентрацию других гормонов, а их собственная концентрация, в свою очередь, является объектом гормональной регуляции. Таким образом, этим гормонам вполне можно найти место в системе множественной гормональной регуляции. Предложенная (Кудоярова, Усманов, 1999) схема является одним из вариантов интеграции разрозненных сведе-

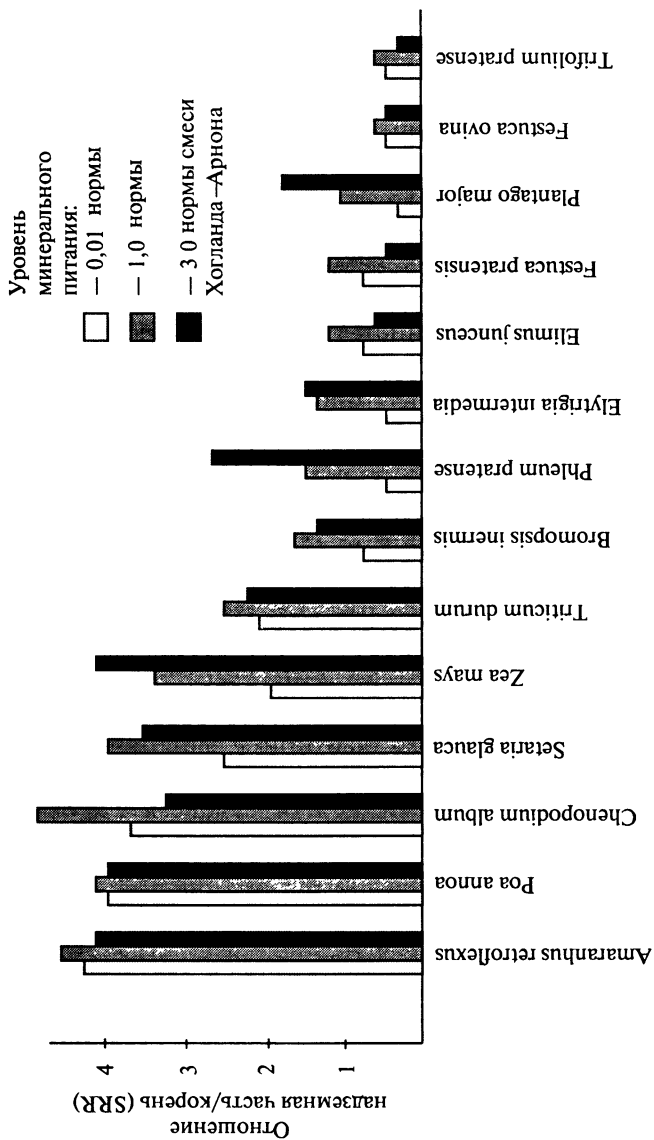


Рис. 31. Пластичность отношения надземная часть/корень (SRR)

ний об участии отдельных гормонов в контроле стрессовых реакций растений на примере взаимодействия ИУК, АБК и цитокининов.

Итак, поддержание высокой скорости роста у С-стратегов – это комплексный процесс, в котором задействованы многочисленные физиологические механизмы: поглощение ресурсов, перераспределение энергии при активном гормональном контроле этого процесса и др.

#### *4.6.2. Переход к цветению*

Переход к цветению определяется большим числом внешних и внутренних факторов: температуры, продолжительности светового дня, обеспеченности влагой и элементами минерального питания, интенсивности конкуренции и т.д.

Существует несколько гипотез о физиологических механизмах перехода растений в генеративную фазу. Одна из первых экологических гипотез была высказана в начале XX века Г. Клебсом. Согласно этой гипотезе, переходу к цветению способствует увеличение отношения С/Н в тканях растения. Нарастание этого соотношения происходит, когда фотосинтез продолжается, а приток элементов минерального питания из корней сокращается. Такая несбалансированность потоков ресурсов, по мнению Клебса, способствует переходу к цветению. Хотя данная гипотеза в настоящее время сошла с «главных ролей», однако уровень минерального питания по-прежнему рассматривается как фактор регуляции перехода к цветению.

Важным фактором перехода к цветению является яровизация. Под яровизацией понимается подготовка растений к цветению в условиях пониженной температуры. Растения, нуждающиеся в яровизации, называются озимыми, не нуждающиеся – яровыми. Физиологические механизмы этого явления до сих пор остаются неясными.

В понимании природы и физиологических механизмов перехода растений к цветению по-прежнему остается много белых пятен. В самом общем виде проблема заключается в том, чтобы выяснить, почему сходные внешние стимулы у разных видов растений вызывают диаметрально противоположные результаты. В табл. 11 приведены некоторые данные, которые показывают, что стимулы разной природы: гормональные, трофические, средовые — могут как ускорять, так и замедлять переход к цветению

#### *4.6.3. Устойчивость растений*

Ранее было показано (см. разд. 2.3), что адаптация растений тем эффективнее, чем больше первичных адаптивных реакций прини-

## Стимуляция и ингибирование перехода к цветению

Вид	Физиологический эффект		Характеристика вида					тип реакции
	стимуляторный	ингибиторный	стратегия	регенеративная стратегия	жизненная форма	жизненный цикл		
<i>Silene alba</i>	ауксин	—	R/CR	Bs	H	P/A	ДДР	
<i>S. dioica</i>			CSR	Bs	H/Ch	P/M		
<i>S. vulgaris</i>			CSR	?	H	P		
<i>Lolium perenne</i>	ауксин	ауксин	CR/CSR	S	H	P	ДДР	
<i>Lemna minor</i>	ЦК, компоненты нукл. к-т, фенольные соединения	ауксин, этилен, фенольные соединения	CR	V	Hud	(P)	КДР	
<i>L. pislca</i>			S	V	Hud	(P)		
<i>Chrysanthemum Ch. segetum</i>	ЦК, ГК	ауксин, этилен, ГК	R	Rs	Th	As	КДР	
<i>Impatiens glandulifera</i>	ГК, компоненты нукл.к-т, фенольные соединения	ауксин	CR	S	Th	As	КДР	
<i>Chenopodium tubrum</i>	ЦК, ГК, компоненты нукл. к-т	ауксин, ЦК, этилен, ГК	R/CR	Bs	Th	As	КДР	
<i>Ribes uva-crispa</i>	—	ауксин, ГК	SC	S	Ph	P	КДР	
<i>Brassica rapa</i>	—	ауксин, ЦК	CR	?	Th/Ch	? B	ДДР	
<i>Sinapis arvensis</i>	—	ауксин	R	Bs	Th	Asw	ДДР	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	ЦК		SR	S, Bs	Th	Aws	ДДР	



Вид	Физиологический эффект		Характеристика вида				
	стимуляторный	ингибиторный	стратегия	регенеративная стратегия	жизненная форма	жизненный цикл	тип реакции
<i>Geum urbanum</i>	ЦК	—	S/CSR	S	H	P	РНД
<i>Scrophularia auriculata</i>	—	ЦК	CR CR	S Bs	H H	P P	ДДР
<i>S nodosa</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anagallis arvensis</i>	—	ЦК	R/SR	Bs	Th/Ch	Aws	ДДР
<i>Scabiosa columbaria</i>	ГК	—	S/SR	S	H	M/P	КДДР
<i>Iris pseudacorus</i>	ГК	—	SC	V, ?	G	P	РНД
<i>Fragaria vesca</i>	—	ГК	CSR	V, Bs	H	P	КДР
<i>Euphorbia helioscopia</i>	—	ГК	R R	Bs Bs	Th Th	As As	КДР
<i>E. peplus</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hieracium pilosella</i>	—	ГК	S/CSR	V, W	H	P	ДДР

**Сокращения:** ЦК – цитокинины; ГК – гиббереллины. **Стратегии:** R – рудералы; S – стресс-толеранты; C – конкуренты. **Регенеративные стратегии:** Bs – банк семян; S – сезонное семенное воспроизводство; V – вегетативное размножение; W – семена и споры, разносимые ветром. **Жизненные формы:** H – гемикриптофиты; Ch – хамофиты; Th – терофиты; G – геофиты; Нуд – гидрофиты. **Жизненный цикл:** As – яровой однолетник; Aw – озимый однолетник; В – двулетнее растение; М – многолетник-монокрапик; Р – многолетник-поликрапик.

мает участие в формировании суммарной ответной реакции растений на внешнее воздействие. На рис. 32 и 33 приведены примеры, как у растений разных видов, адаптированных к разным стресс-факторам среды, формируются итоговые адаптивные ответы. Из рисунков видно, что первичные адаптивные реакции комбинируются достаточно произвольно. Здесь мы ограничимся лишь несколькими примерами формирования устойчивости видов к неблагоприятным факторам среды с позиций наших представлений об общей организации адаптивного потенциала растений с разными типами стратегий. Подробнее примеры формирования адаптаций растений рассматриваются во второй части книги.

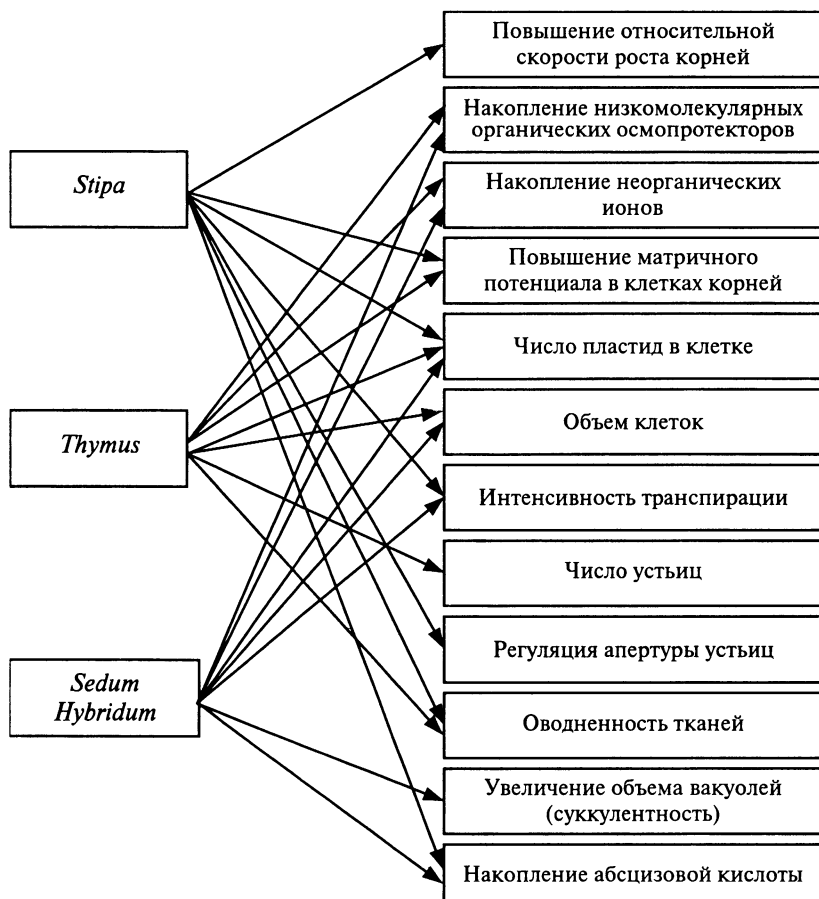
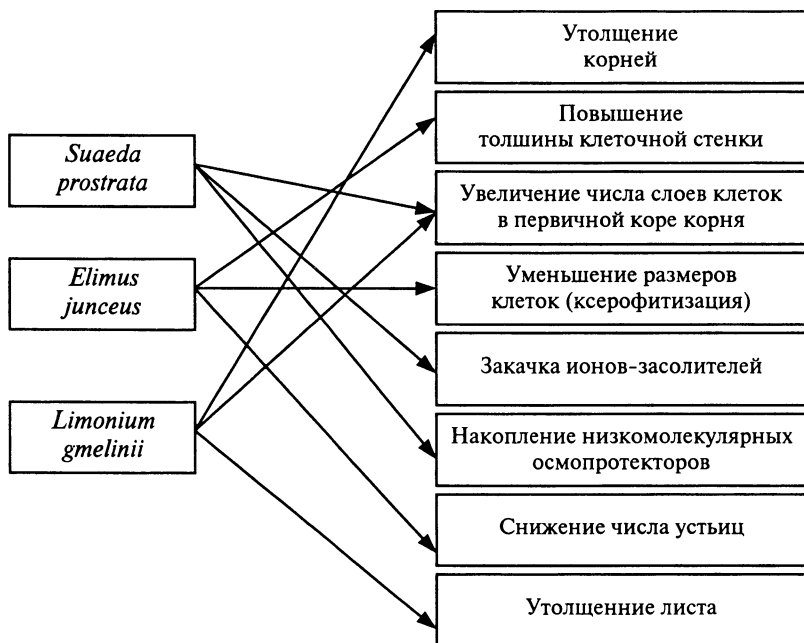


Рис. 32. Сравнительная характеристика морфофизиологических реакций растений при засухе



**Рис. 33.** Сравнительная характеристика морфофизиологических реакций растений в градиенте засоления

\*\*\*

Итак, эколого-физиологическая интерпретация адаптации растений должна базироваться на максимально полном описании внутренних предпосылок для эффективного восприятия внешнего сигнала, его передачи и переработки, а также на учете всех возможных эффекторов, реализующих ответную реакцию. Кроме того, необходимо иметь в виду энергетические возможности растения. Эффективное функционирование донорно-акцепторных систем обеспечивает систему прямых и обратных связей между различными подсистемами, участвующими в адаптивной реакции. И, наконец, тип адаптивной стратегии формирует окончательную конфигурацию ответа растения на внешнее воздействие. К сожалению, полное описание всех элементов адаптации растения к изменениям условий существования – скорее исключение, чем правило. Однако будущее экологической физиологии растений – в полном описании всех составляющих адаптационного процесса.

—— Часть II ——  
**ФАКТОРИАЛЬНАЯ  
ЭКОЛОГИЯ**

---

---

—— Глава 5 ——  
**Среда обитания**

---

**5.1. Факторы: многомерные экологические ниши**

Еще в прошлом веке были сформулированы два основных закона, описывающих реакцию организмов на действие любых факторов среды.

*Закон толерантности Ю. Либиха — В. Шелфорда* концентрирует внимание на анализе действия отдельных факторов, хотя присутствие или процветание организма в данном местообитании зависит от комплекса всех воздействий. По каждому отдельному фактору имеется диапазон толерантности, за пределами которого организм не может существовать. Невозможность процветания или присутствия определяется теми факторами, значение которых приближается или выходит за границы толерантности. Во многих случаях границы толерантности зависят от способности растений преодолеть физические силы, которые формируют градиенты химического потенциала. Против градиентов (т.е. с затратами энергии) накапливаются практически все элементы минерального питания. Поэтому при всем многообразии накапливаемых растениями веществ в процессе их поглощения растения «манипулируют» с электрохимическим потенциалом вещества.

Системному влиянию среды на организм посвящен *закон совместного действия факторов А. Митчерлиха — Б. Бауле*. В соответствии с этим законом при изменении экологических факторов меняется также их относительное влияние на функцию откликов, интервалы толерантности, положение зоны оптимума, масштаб и формы частных ответов на каждый из экологических факторов.

Как закон толерантности, так и закон совместного действия факторов легко интерпретируется при анализе действия абиотических факторов. Так, закон толерантности (первоначальное назва-

ние «закон минимума Либиха») лежит в основе многих систем воздействия условий среды в практической агрономии (внесение недостающих удобрений, разные приемы мелиорации почвы: снижение избыточной засоленности, кислотности, влажности, сухости и т.д.). Закон совместного действия факторов также весьма наглядно продемонстрирован в разных разделах экспериментальной ботаники. Например, повышение концентрации калия в среде ведет к повышению холодостойкости растений, усиленное азотное питание снижает потребность в воде (снижается коэффициент транспирации) и т.д.

Сложнее обстоит дело с анализом действия биотических факторов. Еще В.Н. Сукачев (1953) указывал, что биотическое средообразование сводится к модификации условий неживой природы. Однако впоследствии роль фитосреды в оценках исследователей возрастала и приобрела черты самостоятельности («фитогенное поле» Уранова). Акцентирование факта существования особого соотношения условий среды в сообществе потребовало и разработки соответствующих представлений об адаптивных комплексах растений, обеспечивающих существование в фитоценозах. Наличие эволюционно закрепленных коадаптаций в растительных сообществах было подвергнуто детальной критике (Миркин, Наумова, 1998). Однако разделение на действие биотических и абиотических факторов при организации фитоценозов продолжает сохраняться и в работах последних лет.

К.А. Куркин (1994) перечисляет в качестве основных факторов конкуренции абиотические факторы — обеспеченность азотом, фосфором, калием, водой, светом и т.д. В то же время для обеспечения конкурентоспособности он считает необходимым наличие у растений как экотопической толерантности, так и адаптации к действию биотических факторов (конкурентная мощность, конкурентная патиентность, конкурентная реактивность). Выделение специфических свойств растений, необходимых при конкуренции и несводимых к экотопическим адаптациям, позволило К.А. Куркину сформулировать закономерности системных особенностей и взаимосвязи процессов в фитоценозах при конкуренции (Куркин, 1994). Однако, по нашему мнению, при этом были переоткрыты уже известные законы толерантности и совместного действия факторов, см. ниже. Сопоставление «общеэкологических» и «фитоценологических» формулировок приведено там же. Очевидный параллелизм формулировок общебиологических законов и закономерностей конкуренции отражает отсутствие необходимости выделения специальных свойств растений, ответственных за фитоценотическое взаимодействие растений.

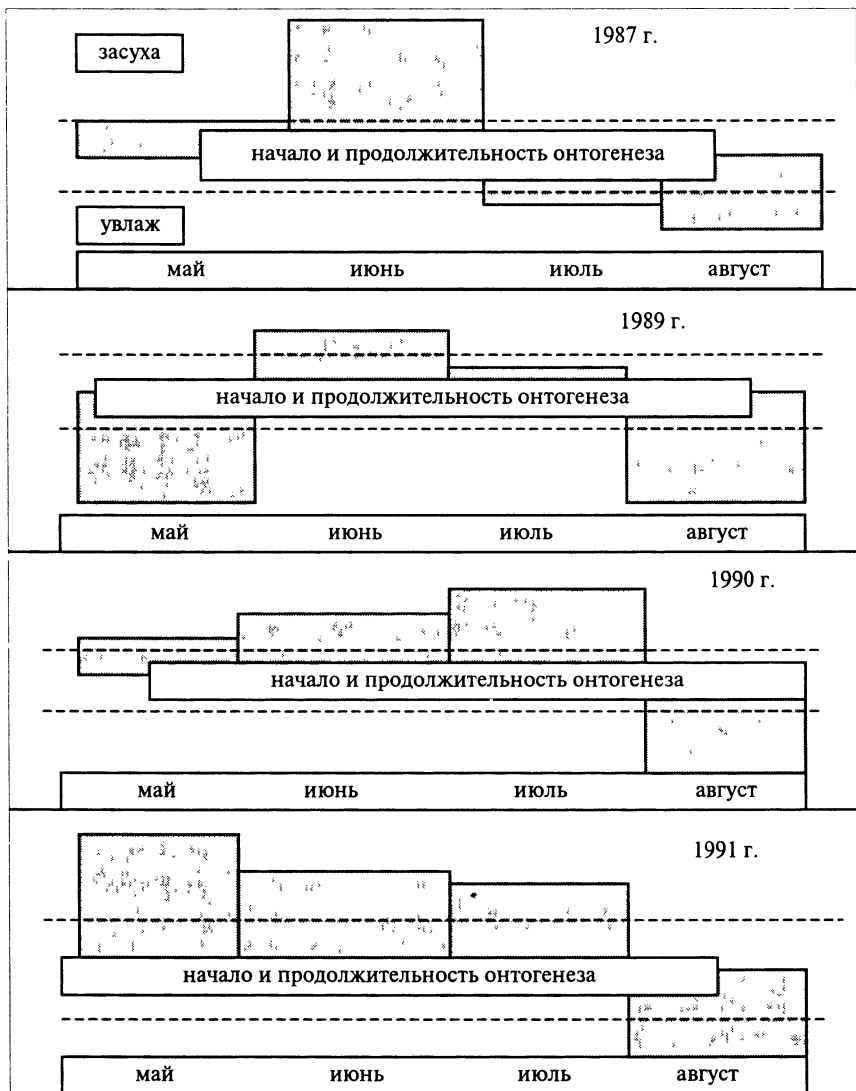
## Сравнительные формулировки законов действия абиотических факторов и конкуренции

<i>Общеэкологические формулировки</i>	<i>Формулировки для фитоценотической конкуренции</i>
<p><u>Закон толерантности Ю. Либиха–В. Шелфорда:</u> невозможность процветания или отсутствие организма определяется теми факторами, значение которых приближается или выходит за пределы толерантности.</p> <p><u>Закон совместного действия факторов А. Митчерлиха–Б. Бауде:</u> относительная важность факторов меняется в зависимости от изменений всей совокупности действующих факторов.</p>	<p><u>Лимиты для парциальных конкуренций:</u> имеются верхний и нижний пороги интенсивности поступления ресурсов в фитоценоз, при переходе которых конкуренция практически прекращается: нижний порог обусловлен преобладанием видов, вообще обходящихся без данного ресурса (или имеющих автономные источники его получения), а верхний — образованием использованного избытка ресурсов.</p> <p><u>Закон системной взаимосвязи и взаимозависимости парциальных конкуренций при многофакторной фитоценотической конкуренции:</u> ослабление конкуренции за данный фактор-ресурс усиливает (а усиление ослабляет) конкуренцию за остальные факторы-ресурсы.</p> <p><i>Следствие 1.</i> Существенные изменения поступления какого-либо фактора снижают конкуренцию за остальные ресурсы.</p> <p><i>Следствие 2.</i> При умеренном дефиците всех ресурсов происходит деспециализация конкуренции в результате взаимоослабления всех парциальных конкуренций за отдельные ресурсы.</p>


### 5.2. Режимы

Растения постоянно находятся под давлением среды. Поэтому Дж. Диамонд (Diamond, 1990) выделяет стресс-градиент: если условия сильно отличаются от оптимальных, растения не образуют сомкнутого покрова и «по одиночке» сопротивляются неблагоприятным факторам. Если ресурсы в достатке, растения бурно развиваются и вместо экологического стресса развивается стресс фитоценотический. Поэтому растения всегда находятся в той или иной степени в условиях неблагоприятствования.

Однако «режимы неблагоприятствования» сильно различаются. Кроме различий по отдельным факторам среды возможны также колебания этих условий: выделяют два типа режимов – пульс и пресс. Режим «пресс» – это постоянное действие отдельного фактора, например, засухи или переувлажнения. Пульс – режим пе-



**Рис. 34.** Вариабельность условий в Башкортостане.

 — значения ГТК (гидротермический коэффициент). Значения ГТК между пунктирными линиями – нормальн. условия; выше пунктира – засуха, ниже пунктира – переувлажнение. Прямоугольник «начало и продолжительность онтогенеза» привязан к шкале времени

ременной, флуктуирующей изменчивости условий среды, в первую очередь – климатических условий. Так, на севере сельскохозяйственные растения часто получают недостаточно тепла в соче-

тании с избытком влаги (переувлажнение), на юге – наоборот, часты засухи с высокой температурой.

Часто формируется специфический погодный режим — это режим флуктуирования неблагоприятных факторов (жарко и сухо в мае, холодно и дождливо в июне, или иные комбинации – см. рис. 34). Как показали оценочные расчеты по параметру «гидро-термический коэффициент» (ГТК), условия в центральной Башкирии (Чишминское опытное поле) в 75% и большем числе случаев выходят за границы благоприятствования: ГТК ниже 0,8 указывает на переувлажнение при пониженных температурах, выше 1,2 – на засуху. Как видно из рис. 34, динамика ГТК сильно различается по годам. Кроме динамики ГТК, годы различаются по дате сева – начала вегетации растений. По этому параметру различия могут достигать 3–4 недели. И, наконец, сильно различается длительность вегетационного периода.

Все перечисленное позволяет охарактеризовать «флуктуирующий режим неблагоприятствования (ФРН)» следующим образом. Годы с устойчивым доминированием какого-то одного режима (только засуха или только переувлажнение) скорее исключение, чем правило. Часто неблагоприятные периоды чередуются непредсказуемо, в стохастическом режиме.

Иначе говоря, смены «режимов неблагоприятствования» носят случайный характер и не имеют устойчивых циклов, периодов и т.п. Сейчас в литературе «непредсказуемость» колебаний погодных условий рассматривается как существенный погодный фактор, который ранее незаслуженно оставался вне поля зрения растениеводов. ФРН исследуется для самых разных местообитаний, включая даже пустыни, и подчеркивается влияние непредсказуемых изменений условий среды на развитие растительности.

### 5.3. Устойчивость растений к низким температурам

Устойчивость растительных организмов к низким температурам подразделяют на холодостойкость и морозостойкость.

**Холодостойкость** — это устойчивость теплолюбивых растений к низким положительным температурам на протяжении непродолжительного времени. По результатам многочисленных экспериментов разные растения демонстрируют различный уровень холодостойкости (в зависимости от их принадлежности к той или иной экологической группе), например, растения хлопчатника не выдерживают температуры ниже 3°C, а какао — ниже 10°C. Уровень холодостойкости для водорослей тропического моря составляет 5–14°C, водных цветковых — от 0 до 7°C. Очень невысокая устойчи-



вость к холоду у термофильных плесневых грибов из родов *Mucor*, *Thermoascus* и др. Они гибнут за 3 дня при температуре 5–6°C и даже температуру 15–17°C не могут выносить дольше 15–20 дней.

С понижением положительных температур у теплолюбивых растений отмечаются явления «простуды»: при отсутствии видимых повреждений останавливается рост, идет постепенное снижение тургора надземной части, нарушается доставка воды к транспирирующим органам, растения увядают, а затем и гибнут. А в условиях, когда пространство насыщено влагой, но уровень низких положительных температур сохраняется, растение погибает в результате усиленного распада белков и накопления в тканях растворимых форм азота (влияние «чистого» эффекта пониженных температур на обмен веществ растений).

Основная причина отрицательного воздействия низкой положительной температуры на растения — это нарушение функциональной активности мембран из-за перехода насыщенных жирных кислот, входящих в их состав, из жидкокристаллического состояния в состояние геля. Как результат — неблагоприятные сдвиги обмена веществ, приводящие растение к гибели в случае длительного по времени воздействия.

**Морозоустойчивость** — это способность растений переносить температуры ниже 0°C. Так, альпийские карликовые кустарнички: *Rhododendron ferrugineum*, *Erica carnea* и др. — отлично себя чувствуют при температурах –28, –36°C; в Европе известны случаи цветения зимой маргаритки; а отдельные виды Крайнего Севера выносят охлаждение до –60°C.

Под влиянием низких отрицательных температур в растениях происходит замерзание воды: сначала в межклетниках, а затем и внутри клеток, что ведет к обезвоживанию и механическому повреждению клеток, к коагуляции белков и разрушению цитоплазмы. Оказалось, что при резком понижении температур образование льда происходит внутри клеток, при постепенном понижении (со скоростью 0,5–1°C/ч), что более обычно в естественных условиях, — в межклетниках. Образующиеся кристаллы льда вытесняют из межклетников воздух, и замерзшая ткань при этом выглядит прозрачной. При оттаивании межклетники заполняются водой, которая затем поглощается клетками, если они не погибли от мороза.

Как правило, при низких отрицательных температурах растительные клетки погибают в случаях: 1) обезвоживания и 2) механического сжатия льдом (происходит повреждение клеточных структур).

Обезвоживание возникает в результате оттягивания воды из клеток кристаллами льда, образующимися в межклетниках. Это явление сродни обезвоживанию, наступающему при засухе за счет ис-

парения. В случаях длительного воздействия отрицательных температур кристаллы льда вырастают до значительных размеров и, помимо сжимания клеток, могут повредить плазмалемму.

Наиболее распространенными признаками повреждения растений от замерзания являются: потеря тургора клетками, инфильтрация межклетников водой и вымывание ионов из клеток. При этом проницаемость клеточных мембран для воды не меняется, что свидетельствует об отсутствии значительных сдвигов в липидной фазе мембран. Выход сахаров и ионов  $K^+$  из клеток, очевидно, связан с повреждением мембранных систем их активного транспорта (на основе АТФаз).

Кроме непосредственного воздействия низких температур на растения возникают и другие неблагоприятные явления, например разрыв и механическое повреждение корней в результате уплотнения и растрескивания замерзшей почвы, ухудшение аэрации и дыхания корней за счет образования ледяной корки на поверхности почвы, зимнее выпревание, вымокание, истощение и гибель растений в связи с расходом резервных веществ на дыхание и др. В результате неравномерного замерзания и расширения почвенной влаги в тундре распространено явление морозного «выпираания», при этом возникают силы, которые выталкивают растение из почвы (происходит «впучивание» целых дернин, оголение и обрыв корней и т.д.).

#### ***Приспособления растений к перенесению низких температур.***

Растительные организмы не обладают какими-либо специальными морфологическими приспособлениями в целях защиты от низких температур, но можно отметить у них наличие некоторых комплексных приспособлений, позволяющих предотвратить образование внутриклеточного льда при заморозках, уменьшить обезвоживание растительной клетки, повысить способность к выживанию. В частности, защитить растения от низких температур позволяют:

1. Поддержание высокой проницаемости мембран при заморозках, когда создается возможность быстрого транспорта свободной воды из клетки к местам внеклеточного образования льда. Такая возможность обеспечивается особенностями липидного состава мембран устойчивых растений: с понижением температуры воздуха в составе мембран увеличивается количество ненасыщенных жирных кислот. Далее происходит снижение температуры фазового перехода липидов из жидкокристаллического состояния в гель до величины, лежащей ниже точки замерзания у морозостойких растений (у неустойчивых растений она выше  $0^{\circ}C$ ). Фазовые переходы мембран из жидкокристаллического состояния в твердое (гель) на треть снижают проницаемость липидных мембран, поэтому понижение температуры фазового перехода липидов сохраняет у мо-

розоустойчивых растений высокую проницаемость мембран при замораживании.

2. Усиление процессов ассимиляции веществ, защищающих ткани растений от низких температур (криопротекторов). К ним относятся полимеры, способные связывать значительное количество воды (гидрофильные белки, моно- и олигосахариды). Вода, связываемая ими в виде гидратных оболочек, не замерзает и не транспортируется, а остается в клетке. Так осуществляется защита клетки от внутриклеточного льда и чрезмерного обезвоживания. Кроме того у морозоустойчивых растений усиливается гидролиз крахмала (в цитоплазме накапливаются сахара), а у большинства растений возрастает синтез белков. С повышением содержания органических веществ повышается способность клетки к выживанию.

К числу полимеров-криопротекторов относят и молекулы гemicеллюлоз (ксиланы, арабиноксиланы и др.), выделяемые в клеточную стенку. Они способны обволакивать кристаллы льда и тормозить их рост, в результате образуются более мелкие по размеру кристаллы, а значит, и минимальное повреждение растительной клетки.

3. Накопление запасных веществ, которые можно использовать при возобновлении роста. Существенна также устойчивость растений к болезням, опасность возникновения которых возрастает при повреждении тканей морозом.

4. Крайняя мера в борьбе растений с холодом — это их переход в состояние анабиоза, когда имеет место временная приостановка жизненных процессов и резкое снижение продуктивности растительного организма.

Холодоустойчивость растений может быть повышена в процессе закаливания, благодаря чему подготавливается весь комплекс защитных средств растения. Как правило, закаливание происходит при постепенном снижении температуры, для ряда объектов — при укороченном фотопериоде, и ускоряется при остановке ростовых процессов.

В нашей стране теория закаливания растений к низким температурам была предложена И.И. Тумановым, который считает, что для приобретения свойства морозостойкости растения должны пройти три подготовительных этапа: переход в состояние покоя, первую и вторую фазы закаливания.

*Переход в состояние покоя* сопровождается смещением баланса фитогормонов: в сторону уменьшения содержания ауксина и гиббереллинов и в сторону увеличения абсцизовой кислоты. Если в этот период обработать растения ингибиторами роста (хлорхолинхлоридом или триодбензойной кислотой), то устойчивость растений к

низким температурам повысится, а если обработать ИУК или ГА, то — понизится. Состояние покоя у древесных пород наступает в начале осени и углубляется в первую фазу закаливания, тогда как у травянистых растений переход в состояние покоя сопровождает первую фазу закаливания. Вступление в состояние покоя без последующих этапов лишь немного повышает морозоустойчивость растений.

**Первая фаза закаливания** осуществляется при пониженных положительных температурах (до 0°C). Озимые злаки проходят ее на свету при 0,5–2°C за 6–9 дней, древесные — за 30 дней. В этот период у растений (при условии, что они не находятся в состоянии покоя) отмечается снижение ростовых процессов; накопление соединений, выполняющих защитные функции (сахара, растворимые белки и ряд других органических веществ); увеличение содержания ненасыщенных жирных кислот в мембранах; снижение точки замерзания цитоплазмы; отмечается уменьшение внутриклеточной воды, что снижает возможность образования внутриклеточного льда, и др.

**Вторая фаза закаливания** проходит на фоне постепенного понижения температуры до –10, –20°C и ниже со скоростью 2–3°C в сутки. На этом этапе закаливания в межклетниках происходит образование льда и включаются механизмы защиты от обезвоживания, которые были подготовлены на протяжении первой фазы.

Немалую роль в повышении холодостойкости и морозоустойчивости растений играют и микроэлементы, например, цинк повышает содержание связанной воды и усиливает накопление сахаров; молибден, медь, кобальт увеличивают содержание общего и белкового азота. Известный прием повышения холодостойкости семян — это их замачивание в 0,25%-х растворах микроэлементов или нитрата аммония. Закаливание культурных растений перед посевом предполагает содержание семян в течение нескольких суток в чередующемся режиме: в условиях низких положительных температур (1–5°C) и через 12 ч в условиях более высоких температур (10–12°C).

#### 5.4. Аридизация климата

Идея физиологической обусловленности экологической нормы реакции подтверждается наличием большого разнообразия типов фотосинтеза: C<sub>3</sub>-, C<sub>4</sub>-, САМ-растения и биохимических типов C<sub>4</sub>-метаболизма: НАДФ-малик-энзим (НАДФ-МЭ), НАД-малик-энзим (НАД-МЭ), ФЕП-карбоксикиназа (ФЕП-КК) (Пьянков, Мокроносов, 1993).

Возникновение в ходе эволюции C<sub>4</sub>-синдрома и его разновидностей играет исключительно важное природное и экономическое

значение, особенно в районах с жарким, сухим (аридным) климатом, так как особенностью  $C_4$ -растений является более *экономное расходование воды*.

Аридный климат (от лат. aridus – сухой) – сухой климат с высокими температурами воздуха и малым количеством атмосферных осадков; свойствен пустыням и полупустыням. Аридная растительность – растительность территории с засушливым климатом, характерны ксерофиты, эфемеры и т.д. Индекс аридности  $I = P/T - 10$ , где  $P$  – годовая сумма осадков, а  $T$  – средняя годовая температура.

$C_4$ -путь фотосинтеза возник в результате различных надстроек к циклу Кальвина. По сути у этих растений в клетках мезофилла сформировался концентрирующий механизм, который, как насос, накачивает  $CO_2$  в клетки обкладки проводящих пучков, где функционирует цикл Кальвина (рис. 35).  $C_4$ -фотосинтез – это более совершенная, чем у  $C_3$ -растений, система с более сложным энзима-

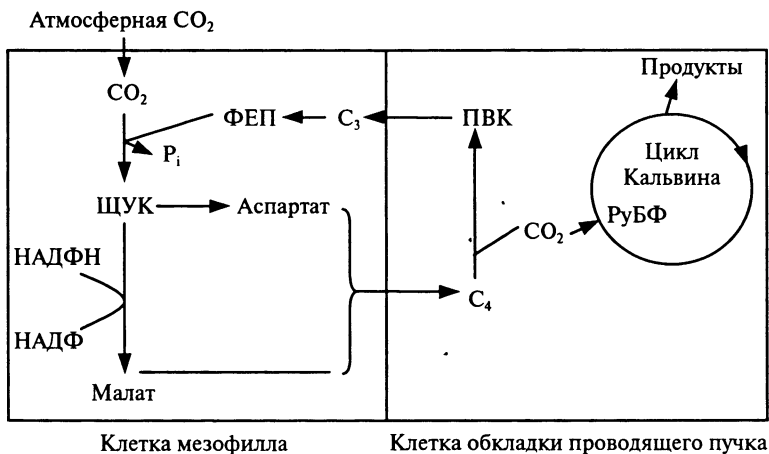


Рис. 35. Упрощенная схема  $C_4$ -фотосинтеза

тическим аппаратом (две карбоксилазы и передача из клеток мезофилла для использования в клетках обкладки у аспартатных типов  $C_4$ -растений лишь  $CO_2$ , а у малатных – не только  $CO_2$ , но и восстановителя), табл. 12.

Малик-энзимная система концентрирования  $CO_2$  в клетках обкладки позволяет накапливать углекислоту, даже когда устьица закрыты (например, во время засухи).

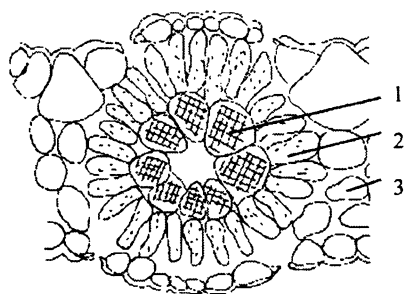
Сравнительная характеристика  $C_3$ - и  $C_4$ -растений

Характерные свойства	$C_3$ -растения: подсолнечник, пшеница, сахарная свекла	$C_4$ -растения: кукуруза, сорго, щирца, сахарный тростник
<i>Морфологические особенности</i>		
1. Структура листа	диффузный мезофилл	клетки мезофилла и специфические
2. Структура хлоропластов	гранулярная	клетки обкладки сосудистых пучков (кранц-анатомия) в мезофилле гранулярная, в клетках обкладки без гран, с большим количеством крахмала
3. Пероксисомы	много	мало
<i>Физиологические особенности</i>		
1. Продукт карбоксилирования	фосоглицериновая кислота — ФГК ( $C_3$ )	щавелево-уксусная кислота, малат, аспартат ( $C_4$ )
2. Акцептор $CO_2$	рибулезобисфосфат (РуБФ)	фосфоенолпируват (ФЕП)
3. Основные ферменты и их активность	РуБФ-карбоксилаза (150–500)	ФЕП-карбоксилаза в клетках мезофилла (800–1200); РуБФ-боксилаза в клетках обкладки (100–200)
4. Фотодыхание	интенсивное	почти компенсировано за счет реассимиляции
5. Углекислотный компенсационный пункт (УКП) – концентрация $CO_2$ , при которой фотосинтез равен дыханию	45–60 ppm	от 0 до 5 ppm
6. Действие $O_2$ на интенсивность фотосинтеза (до 50%)	ингибирование (стимуляция фотодыхания, снижение квантового выхода фотосинтеза)	отсутствует

Характерные свойства	<i>C<sub>3</sub>-растения:</i> подсолнечник, пшеница, сахарная свекла	<i>C<sub>4</sub>-растения:</i> кукуруза, сорго, щирца, сахарный тростник
7. Эффективность фотосинтеза (мг CO <sub>2</sub> /дм <sup>2</sup> ч) при повышенной концентрации [CO <sub>2</sub> ]	20-40  40-80 (увеличение квантового выхода фотосинтеза)	50-80  50-80 (квантовый выход фотосинтеза не зависит от [CO <sub>2</sub> ] в пределах 50-1000 ppm)
8. Транспирационный коэффициент (число весовых ед. воды, расходуемое на образование весов. ед. сухой массы)	800-400	125-300
9. Показатель роста (грамм сух. веса/дм <sup>2</sup> ч)	0,5-2	3-5
10. Стимулирование процесса образования цветков	длинный день	короткий день
11. Зависимость нетто-фотосинтеза от температуры (оптимальная температура)	20-30°C	35-45°C

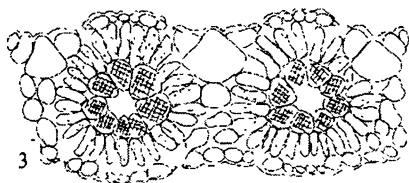
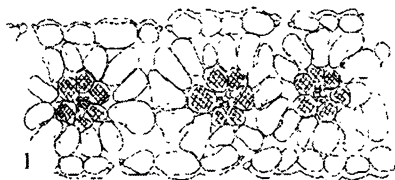
*C<sub>4</sub>-растения* характеризуются структурным и биохимическим разнообразием. Биохимические группы различаются по типу кислоты, образуемой при первичной фиксации CO<sub>2</sub> (яблочная или аспарагиновая) в клетках мезофилла, и преобладающему ферменту, осуществляющему декарбоксилирование дикарбоновых кислот в клетках обкладки сосудистого пучка: НАДФ-малик-энзим (НАДФ-МЭ), НАД-малик-энзим (НАД-МЭ), ФЕП-карбоксикиназа (ФЕП-КК).

По типу кранц-анатомии в семействе злаков (*Poaceae*) выделено три наиболее характерных типа: паникоидный, аристидоидный и хлоридоидный (рис. 36) (Carolin, Jacobs, Vesk, 1973, цит. по: Гамалей, 1986). Они отличаются общим планом строения, наличием или отсутствием обкладки и суберина в клеточной стенке клеток обкладки, гранальностью пластид, а также некоторыми другими признаками. Структурные и биохимические группы *C<sub>4</sub>-злаков* определенным образом взаимосвязаны, например, все изученные



Строение кра-  
нц-анатомической структуры:

- 1 — клетка обкладки,
- 2 — клетка мезофилла,
- 3 — клетка паренхимы



Типы кра-  
нц-анатомии в сем.  
*Poaceae*: 1 — паникоидный (*Echi-  
nochloa crusgalli*), 2 — аристидо-  
идный (*Stipagrostis karelinii*),  
3 — хлоридоидный (*Enneapogon  
borealis*)

Рис. 36

виды с хлоридоидным типом строения являются аспартатными (НАД-МЭ или ФЕП-КК), а абсолютное большинство злаков с паникоидным и аристидоидным типами кра-нц-анатомии относятся к малатной (НАДФ-МЭ) группе (табл. 13) (Пьянков, Мокроносов, 1993).

У листьев  $C_4$ -маревых (*Chenopodiaceae*) выделено 4 типа кра-нц-анатомии: сальзолоидный, кохиоидный, сведоидный атриплекоидный (рис. 37) (Carolin, Jacobs, Vesk, 1975, цит. по: Гамалей, 1996). При изучении декарбоксилирующих ферментов у растений этого семейства практически не обнаруживается активность ФЕП-КК, поэтому их принято относить только к двум биохимическим типам: НАД-МЭ и НАДФ-МЭ. Как и в случае злаков, между структурными и биохимическими группами  $C_4$ -маревых установлена определенная взаимосвязь (табл. 14) (Пьянков, Мокроносов, 1993).



Соотношение между типами краенц-анатомии  
и биохимическими группами растений в семействах *Росеае*  
и *Сенородиасеае*

Биохими- ческий тип	Тип краенц-анатомии						
	<i>Росеае</i>			<i>Сенородиасеае</i>			
	пани- коид- ный	аристи- доид- ный	хлори- доид- ный	сальзо- лоид- ный	кохио- идный	сведо- идный	атрип- лекои- дный
НАДФ-МЭ	+	+	—	+	+	—	—
НАД-МЭ	+	—	+	+	—	+	+
ФЕП-КК	—	—	+	—	—	—	—

Роль фотосинтетической функции в адаптации растений к аридному климату, в определении характерных свойств растений различных природных зон показана в работах В.И. Пьянкова последних лет. Удобной моделью для изучения закономерностей эколо-

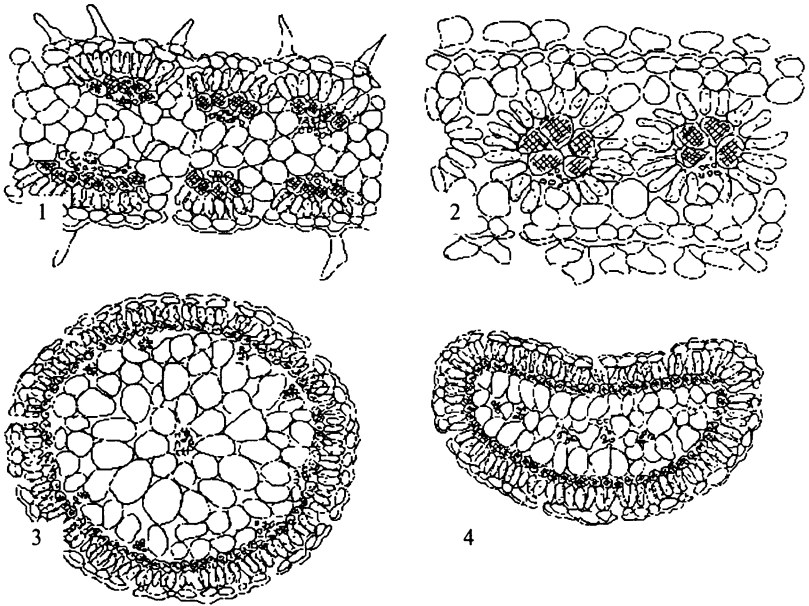


Рис. 37. Типы краенц-анатомии в сем. *Сенородиасеае*:

1 — кохиоидный (*Bassia hyssopifolia*), 2 — атриплекоидный (*Atriplex sibirica*), 3 — сальзолондный (*Salsola collina*), 4 — сведондный (*Suaeda arcuata*)

гического распределения видов с разными типами фотосинтеза являются горные экосистемы, где четко выражены высотные градиенты изменений климатических факторов. Анализ встречаемости  $C_3$ - и  $C_4$ -видов в горах Восточной Африки (Tieszen et al., 1979, цит. по: Пьянков, 1993) и Северной Америки (Eickmeier, 1978, цит. по: там же) показал, что на больших высотах (1500–2500 м) доминировали  $C_3$ -виды, а с понижением местности возрастала роль  $C_4$ -растений. В связи с особой аридностью района на низких высотах преобладали САМ-виды. Поэтому общая стратегическая линия адаптации растений к высотному профилю, который совпадает с профилем аридности, выражается в следующем изменении соотношения типов фотосинтеза в экосистеме:  $C_3 \rightarrow C_4 \rightarrow \text{САМ}$ . Исследования, проведенные Пьянковым (1993) в высокогорьях Памира, показали, что высотный предел обитания крапч-видов для сем. *Poaceae* простирается до 3000–3300 м. А для  $C_4$ -маревых граница обитания проходит еще выше — на уровне 4000–4200 м, что практически совпадает с линией ежедневного ночного заморзка. Один из видов маревых *Atriplex pamirica* достигает даже высот 4500–4750 м. Такое аномально высокое нахождение крапч-видов характерно, по мнению автора, только для Восточного Памира.

Исследования особенностей широтного распространения  $C_3$ - и  $C_4$ -растений, показали, что в южных широтах (25–45°) преимущество имеют  $C_4$ -растения, а в более северных широтах (47–60°)  $C_3$ -растения. Распределение  $C_4$ -однодольных ( $C_4$ -злаков и  $C_4$ -осок) сильно коррелировало со средней минимальной температурой июля. С увеличением широты количество  $C_4$ -злаков убывало, и их продвижение на север было ограничено значением средней минимальной температуры июля 8°С. Эта зависимость была показана на  $C_4$ -видах Северной Америки и Австралии (распространение зависело от минимальной температуры самого теплого здесь месяца — января).

Для маревых с кооперативным фотосинтезом обнаружены другие закономерности климатического распределения. Их продвижение в высокие широты ограничено, в основном, 55° с. ш., а максимальная их концентрация отмечена в пустынных районах Средней Азии, характеризующихся высокими летними температурами (средняя температуры июля 30°С) и небольшим количеством осадков. Таким образом, если количество  $C_4$ -злаков больше в районах с теплым и умеренно влажным климатом, то количество  $C_4$ -маревых, в расчете на ботанико-географический район, непрерывно возрастало с усилением аридности климата, вплоть до самых экстремальных значений.

Итак, четкая климатическая дифференциация установлена не только в распространении  $C_3$ - и  $C_4$ -растений с разными типами фотосинтеза, но и в пределах  $C_4$ -растений. Общие закономерности

экологического распределения  $C_4$ -злаков в аридных условиях могут быть выражены в виде схемы (рис. 38), связывающий таксономические, структурные и биохимические группы растений (Пьянков, Мокронос, 1993). Так, биохимический тип утилизации углерода при фотосинтезе у  $C_4$ -злаков изменяется по границе аридности в направлении:  $C_4$ -НАДФ-МЭ → ФЕП-КК →  $C_4$ -НАД-МЭ, а структурных групп — в направлении: паникоидная → аристидоидная → хлоридоидная. В целом экологическая значимость признаков  $C_4$ -синдрома злаков убывает в ряду: тип фотосинтеза → тип  $C_4$ -метаболизма → тип кранц-анатомии (Пьянков, Молотковский, 1992).

В.И. Пьянков и А.Т. Мокронос (1993) тщательно проанализировали историю происхождения и эволюцию семейства маревых (*Chenopodiaceae*) и пришли к выводу, что развитие этого семейства тесно связано с процессами аридизации климата и появлением сухих и засоленных территорий. Свободные экологические ниши явились местами концентрации растений, имеющих отклонения метаболизма и структуры фотосинтетического аппарата от «нормы». Полезные для растений свойства (повышенная активность ФЕП-карбоксилазы, развитие хондриома, перемещение РубФ-карбоксилазы в клетки обкладки и защита ее от кислорода и т.д.) были закреплены отбором, и их интеграция привела к формированию  $C_4$ -синдрома, который явился важной преадаптацией и основой для освоения широкого спектра экологических условий и формирования таксономического разнообразия.

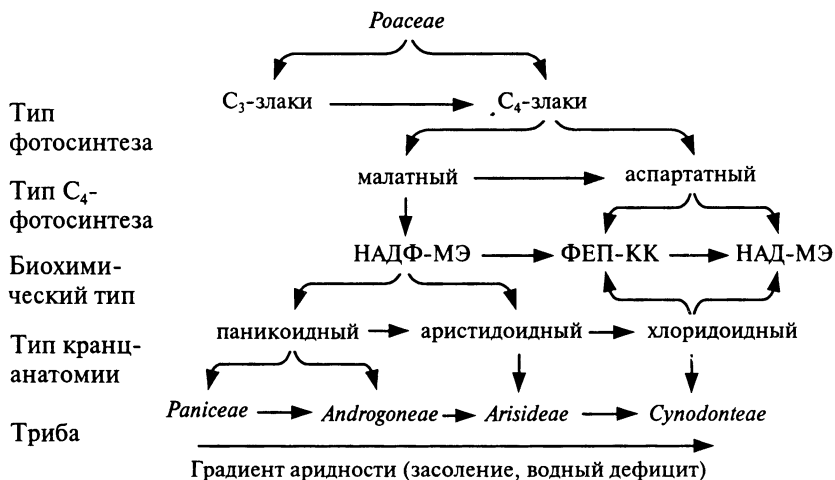


Рис. 38. Схема экологического распределения  $C_4$ -злаков различных таксономических и структурно-биохимических групп

**Хондриом** (от греч. хондриос – зернышко, крупинка) — совокупность генов, расположенных в ДНК митохондрий. Обслуживается самостоятельным аппаратом репликации, транскрипции и трансляции.

Многочисленными исследователями было показано, что растения способны совмещать различные пути ассимиляции  $\text{CO}_2$ , например  $\text{C}_3$  и  $\text{C}_4$  или  $\text{C}_3$  и САМ, в зависимости от условий окружающей среды (температуры, засоления, водного стресса, фотопериода) либо от фенофазы развития растения и возраста листа. Некоторые виды осуществляют параллельную фиксацию по  $\text{C}_3$ - и  $\text{C}_4$ -пути. Некоторые САМ-растения, в зависимости от физиологического состояния могут в световой период фиксировать не только освобожденную из малата, но и атмосферную углекислоту. Другой формой совмещения механизмов ассимиляции  $\text{CO}_2$  является одновременное функционирование  $\text{C}_3$ - и  $\text{C}_4$ - или  $\text{C}_3$ - и САМ-путей в одном растении, но в разных органах. Например обнаружено, что в молодых листьях *Mollugo nudicaulis* функционирует  $\text{C}_3$ -путь, а в старых  $\text{C}_4$ . У *Freria indica* листья функционируют по  $\text{C}_3$ -пути, а молодые побеги по САМ. Такая лабильность механизмов фиксации углерода свидетельствует о больших адаптивных возможностях фотосинтетического аппарата высших растений. Интересно, что если переключение или совместное функционирование  $\text{C}_3$  и  $\text{C}_4$  или  $\text{C}_3$  и САМ очевидно, то вопрос об одновременном функционировании  $\text{C}_4$  и САМ-циклов в одном листе остается открытым. Дело в том, что в обоих случаях на первый план выносятся задача эффективного использования воды. С одной стороны, открывая устьица днем для обеспечения фотосинтетического аппарата углекислотой, растения подвергались бы опасности обезвоживания, с другой — закрывая устьица для предотвращения потери воды через транспирацию, они имели бы отрицательный углеродный баланс. Первый вариант этой проблемы положительно решен  $\text{C}_4$ -растениями, а второй – САМ-растениями.

## 5.5. Антропогенное загрязнение

Высокая концентрация промышленных предприятий в отдельных регионах привела к формированию целой сети индустриальных центров. Практически любой современный город представляет собой индустриальный центр. Это приводит к периодическому возникновению критических ситуаций по уровню загрязнения окружающей среды в прилегающих ландшафтах. В этом случае загрязнение окружающей среды промышленными выбросами может рассматриваться как новый экологический фактор. Принимая это

утверждение и оценивая устойчивость растений к техногенному загрязнению как новому в эколого-эволюционном плане фактору, следует признать, что в арсенале защитных средств, обеспечивающих устойчивость растений, отсутствуют специализированные адаптации, обеспечивающие их успешное произрастание в этих условиях. Растения, оказываясь в резко измененной человеком среде произрастания и не располагая специальными защитными приспособлениями к разрушительным факторам этой среды, неизбежно встают на преадаптивный путь обеспечения устойчивости и более или менее успешного произрастания. Преадаптационная концепция устойчивости растений к антропогенным факторам основана на фактах способности отдельных структур растительного организма выполнять новые защитные функции без ущерба для первоначальной функции (Кулагин, 1974, 1980).

**Преадаптация** — адаптивный признак или признаки, имеющий структурно-функциональную основу и обеспечивающий устойчивость к воздействию отдельного экстремального фактора (например, эпидермис и кутикула листа, препятствующая перегреву и повышенному газообмену и транспирации), который в то же время может выполнять защитную функцию при действии техногенного фактора (высокая концентрация газообразных загрязнителей). Особо следует отметить, что после прекращения действия техногенного фактора данный структурно-функциональный комплекс первоначальную функцию выполняет в полной мере.

В качестве преадаптации может рассматриваться листопадность деревьев и кустарников, которая сформировалась как приспособление к периодичности климатических изменений в течение года. В то же время листопадные виды характеризуются высокой устойчивостью к  $SO_2$ , так как ежегодная смена листьев не приводит к летальному эффекту в результате накопления в клетках мезофилла сульфидов и сульфатов. Хвойные виды растений в этих условиях повреждаются в большей степени и быстро гибнут.

Ксероморфность и суккулентность со всем комплексом морфофизиологических приспособлений по эффективному потреблению и экономному расходованию воды имеет преадаптационное значение в обеспечении устойчивости к атмосферным загрязнителям. Защитные покровы, плотное сложение тканей, пониженная интенсивность газообмена и водообмена обеспечивают высокую газоустойчивость толстянковых (*Grassulaceae*) и кактусовых (*Cactaceae*), травянистых и древесных растений аридных зон.

О значительной роли преадаптаций свидетельствует суждение Э. Майра (1968) о том, что организм преадаптирован, если он спо-

собен к переходу в новый биотоп. Особо следует отметить, что преадаптация ни в коем случае не может быть заранее созданным приспособлением (Шварц, 1980).

Следует отметить, что природные и техногенные экологические факторы нецелесообразно противопоставлять друг другу. Растения реагируют на различные воздействия изменениями в темпах роста, накопления биомассы, продолжительности жизни, особенностями размножения, плотностью популяций. Сопоставление действия различных факторов на растительный организм показывает, например, что при недостатке азота как элемента питания, как и в условиях загрязнения атмосферы выбросами промышленных предприятий, содержащих  $SO_2$  и тяжелые металлы, у растений наблюдается сходный эффект — хлороз листьев. Подобные факты дают основание говорить об экологической эквивалентности действия природных и техногенных факторов. Главным в понимании экологической эквивалентности действия различных факторов внешней среды является сходный конечный результат — итоговое состояние растительного организма. Однако при этом не учитываются физиологические механизмы, обеспечивающие устойчивость растений и характеризующие особенности повреждений и изменений в структурно-функциональной организации растения.

На основе анализа результатов многолетних исследований проблемы устойчивости растений к промышленным загрязнителям сформировалось представление об уровнях и формах устойчивости (Кулагин, 1974), табл. 14.

**Анатомическая** форма устойчивости связана с особенностями строения покровных и внутренних тканей, обеспечивающих защиту растения от проникновения и распространения по организму

Т а б л и ц а 14

**Уровни и формы устойчивости растений  
к экстремальным факторам среды**

<i>Уровни устойчивости</i>	<i>Формы устойчивости</i>
Клеточно-тканевой	1) анатомическая, 2) физиологическая 3) биохимическая
Организменный (онтогенетический)	4) габитуальная 5) феноритмическая 6) анабиотическая 7) регенерационная
Популяционно-ценотический	8) популяционная 9) ценотическая

токсичных соединений. Ксероморфизм, в частности утолщение эпидермиса, развитие кутикулы, опущения листьев, увеличение числа устьиц на единицу площади листа в совокупности с плотным сложением внутренних тканей листьев снижает вероятность проникновения загрязнителей в лист и ограничивает их перемещение в мезофилле листа. Об исключительно важном значении покровных тканей говорит тот факт, что многолетние стволы и ветви деревьев и кустарников, защищенные корой и пробковым слоем, не повреждаются загрязнителями.

**Физиологическая** форма устойчивости связана с особенностями жизнедеятельности растений (фотосинтезом, дыханием, газообменом, транспирацией). Яркой иллюстрацией этой формы устойчивости выступает активная работа устьиц, направленная на снижение газообмена и транспирации в случае действия атмосферных загрязнителей.

**Биохимическая** форма устойчивости определяется особенностями метаболизма растений, которые снижают вероятность или исключают повреждение ферментных систем, белкового, углеводного, азотного, фосфорного и других обменов. Характеристика буферности цитоплазмы, катионно-анионного баланса в связи с подкисляющим действием большинства промышленных загрязнителей легла в основу разработок, направленных на повышение газоустойчивости растений воздействием минеральных удобрений на окислительно-восстановительный режим.

**Габитуальная** форма устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды связана с морфологическими особенностями растений. Ажурные, продуваемые кроны подвержены всестороннему воздействию атмосферных загрязнителей, в то время как стланниковые — более жизнестойкие формы растений.

**Феноритмическая** форма устойчивости проявляется в случае несовпадения критического легкоуязвимого периода вегетации растения с действием экстремального фактора. В процессе вегетации и сезонного развития растений наблюдается слабая морфологическая защищенность и физиологическая активность растущих побегов и цветков в раннелетний период и высокая, вплоть до летальной, повреждаемость растений токсикантами. А повреждение растений промышленными выбросами в позднелетний период приводит к преждевременному, но не опасному для жизни растения листопаду.

**Анабиотическая** форма устойчивости близка к физиологической и феноритмической формам устойчивости. Подготовка растений к состоянию покоя связана с биохимическими изменениями, со снижением физиологической активности, с прекращением ростовых

процессов, анатомическими изменениями, направленными на подготовку к неблагоприятному периоду (зимний период для многолетних растений в лесостепной, таежной и тундровой зонах, летний засушливый период для растений эфемеров и эфемероидов в степной и полупустынной зонах). Заметим, что практически не ставится вопрос о повреждениях растений промышленными загрязнителями в осенне-зимний период, когда растения находятся в состоянии глубокого и вынужденного покоя.

**Регенерационная** форма устойчивости базируется на способности растений к восстановлению утраченных органов. Это один из распространенных способов сохранения жизнеспособности растений. Возможно восстановление структур, а следовательно, и функций практически на всех уровнях организации растительного организма: от субклеточного до целого растения. Экспериментальным путем установлено, что возможно двух-, трех- и четырехкратное восстановление ассимиляционного аппарата древесных растений после полной дефолиации.

**Популяционная** форма устойчивости связана с неоднородностью биотипического и возрастного состава популяции и модификационными различиями между растениями одного вида. Устойчивость к неблагоприятным факторам популяции отдельного вида тем выше, чем выше степень полиморфизма растений.

**Ценоотическая** форма устойчивости обусловлена особенностями строения растительного сообщества и определяется вертикальной расчлененностью и горизонтальной неоднородностью фитоценоза, густотой и сомкнутостью ярусов. Эффективность функционирования отдельных компонентов фитоценоза неразрывно связана со структурной организацией растительного сообщества, и сложные многовидовые сообщества в целом характеризуются повышенной устойчивостью к экстремальным техногенным факторам внешней среды.

Говоря о взаимосвязях форм устойчивости, следует отметить их соподчиненность, неразрывную связь друг с другом и то обстоятельство, что габитуальная, феноритмическая, анабиотическая и регенерационная формы устойчивости включают первые три формы (анатомическую, физиологическую и биохимическую). Популяционная форма устойчивости подразумевает наличие различий между отдельными растениями по возрасту, габитусу, сезонной ритмике развития и другим характеристикам и включает предыдущие семь форм устойчивости. Это обстоятельство важно для понимания значения полиморфизма ценопопуляций, который по сути является основой выживания вида в экстремальных техногенных условиях.



### 5.5.1. Адаптации по защите онтогенеза

Экстремальные условия произрастания или экстремальные факторы — гипо- и гиперпесимальные значения факторов среды, при действии которых происходит нарушение метаболизма, органогенеза, наблюдаются повреждения тканей и органов растений, что отрицательно влияет на развитие, рост, размножение и расселение растений.

Принято считать, что древесные растения, по сравнению с травянистыми, менее совершенны в эколого-эволюционном плане. И это подтверждается при анализе видового состава растительных сообществ, формирующихся в ландшафтах с неблагоприятными условиями произрастания. Однако террофитность не стала высшей точкой приспособительной эволюции. Характерно, что именно в неблагоприятных условиях среды (например, в аридной зоне) среди трав доминируют многолетние формы. Такие виды, как и древесные растения, избегают ежегодного прохождения наиболее уязвимых фаз прорастания семян и формирования проростков и сеянцев. В этом заключается значительное увеличение вероятности успешного прохождения онтогенеза в целом, поскольку однократное прохождение герменального и ювенильного периодов сочетается с многолетним функционированием надежно защищенного взрослого растения.

При рассмотрении онтогенеза древесных растений различают шесть качественно различных периодов (Кулагин, 1985), табл. 15.

*Эмбриональный, герменальный и ювенильный* периоды характеризуются процессами рождения и постепенного формирования растения. Растения в целом имеют сниженную резистентность тканей и отличаются интенсивным органогенезом, в процессе которого зародышевые органы быстро сменяются ювенильными первичными структурами.

В *виргинильном* периоде развития растение полностью освобождается от палеоморфных структур, формируются настоящие листья, стволовая древесина, перидерма, крона, разветвленная корневая система. В то же время растение еще не готово к цветению и плодоношению. В целом резистентность тканей и стабильность протекания физиолого-биохимических процессов виргинильного растения по сравнению с ювенильным и герменальным значительно возрастает.

При переходе к *репродуктивному* периоду в процессе семенного размножения у растения ежегодно возникают уязвимые фазы, связанные с образованием семян, пыльников, околоцветника и зародыша в семени. Следует отметить, что последнее относится к эмбриональному периоду растения следующего поколения. Структуро-

**Периодизация онтогенеза древесных растений  
в связи с устойчивостью к экстремальным факторам**

<i>Период</i>	<i>Отличительные признаки</i>	<i>Слабые фазы</i>
Эмбриональный	Формирование семян	Образование зародыша
Герменальный	Формирование проростка	Выход зародыша из семени с образованием зародышевых органов
Ювенильный	Формирование сеянца	Преобразование зародышевого стебля и корня за счет меристематической деятельности с проявлением палеоморфных структур
Виргинильный	Формирование взрослого растения в предпродуктивном состоянии	Замена палеоморфных первичных листьев на настоящие с усилением роста стебля и корня и активизацией вторичных меристем
Репродуктивный	Проявление фертильности с образованием семян и продолжающийся рост вегетативных органов	Цветение и структурные новообразования при ветвлении стебля и корней
Сенильный	Деструкция вегетативных органов с подавлением генеративной сферы	Депрессия меристем и диспропорция в корне-листных взаимодействиях

образовательные процессы в генеративной сфере могут несколько снижать резистентность тканей растений после обильного плодоношения, что обусловлено перераспределением питательных веществ в растении между вегетативными органами, плодами и семенами.

*Сенильный* период у древесных растений, как правило, растянут на десятки лет. При этом наблюдается формирование структурных новообразований в виде годичного прироста побегов, корней, стволовой древесины, цветков и семян, однако их количественное выражение со временем уменьшается, сокращаются регенерационные способности, и отмечается значительное снижение устойчивости растения к внешним воздействиям. На уровне организма наблюдаются структурные и физиологические диспропорции в кроне, корневой системе, транспорте воды, солей, ассимилятов.

Своеобразная жизненная форма древесного растения с многолетними надземными и подземными органами обеспечивает совмещение в онтогенезе однократного прохождения уязвимого ювенильного и герменального периодов с многократно повторяющимися годовыми циклами образования побегов, цветков, семян. На этой основе сформировалась система адаптаций по защите меристем и клеточно-тканевых новообразований в онтогенезе древесных растений.

Представленные ниже способы адаптации по защите онтогенеза растений свидетельствуют о различных путях приспособления к экстремальным условиям среды.

1. Повышение устойчивости клеточно-тканевых новообразований при формировании побегов, цветков, семян, что обеспечивает выживание растений при резких перепадах температур (заморозки, перегрев), при периодически возникающем дефиците водообеспечения (в засушливый летний период).

2. Оптимальные сроки клеточно-тканевых новообразований при прорастании семян, формировании побегов и цветков связаны с повышением порога реагирования меристем при сниженном уровне устойчивости. Это ярко проявляется в сроках начала вегетации, когда различия в холодоустойчивости меристем и молодых листьев разных видов растений определяют различия в сроках облиствения крон и цветении.

3. Ускорение темпов формирования структурных новообразований, при этом резко снижается вероятность повреждения молодых побегов и цветков заморозками, суховеями и другими экстремальными факторами. Высокие темпы формирования проростков и раскрытия почек базируются на быстрой мобилизации запасных веществ и высоком содержании ауксинов.

4. Формирование различных защитных покровов, которое неразрывно связано с первым способом и реализуется в форме почечных чешуй, смолистых выделений, опушенного эпидермиса, утолщенных стенок завязи и пыльников, чашелистиков и лепестков околоцветника. Эти защитные структуры обеспечивают сохранение жизнеспособности органов и структур растений при резких кратковременных колебаниях гидротермического режима воздуха.

5. Минимизация размеров побегов, что является проявлением особенностей морфогенеза и связано с коротким периодом роста, быстрой закладкой верхушечной почки и элиминацией боковых почек. Это наблюдается у древесных растений на примере преобразования ауксибластов в брахибласты, на примере закладки спящих почек.

6. Хамефитизация, как изменение биоморфы растений в сторону стланцевости и пространственности. Это, например, позволяет

эффективно использовать защитные свойства снежного покрова в горных условиях и обеспечивает успешную зимовку некоторых хвойных (например, можжевельника сибирского).

7. Крптофитизация, как изменение органогенеза растения, проявляется на примере подземного типа прорастания семян и группы геоксильных кустарников, у которых почки возобновления растений оказываются в условиях с наименьшими колебаниями температур и влажности.

8. Многократное дублирование вегетативных и генеративных органов (почек, побегов, цветков, семян). У древесных растений многолетние вегетативные органы образуются из ежегодно формирующихся однотипно устроенных структур, что является следствием периодической сезонной деятельности меристем и камбия. Ветвление корневой системы и надземной части растения не только обеспечивает увеличение ассимиляционной поверхности, но и гарантирует сохранение жизнеспособности растения в случае повреждения или гибели части корней или побегов.

9. Усиление метамерной изменчивости однотипно устроенных побегов, корней, листьев, цветков, семян, что снижает вероятность тотального повреждения структурных новообразований в вегетативной и генеративной сферах. Это зависит от сроков и условий формирования соответствующих структур (освещения, водно-минерального питания, термического режима, неравномерного распределения материальных и энергетических ресурсов внутри кроны), что проявляется в формировании различных по морфофизиологическому статусу почек, листьев, побегов и цветков, различающихся между собой и по устойчивости к экстремальным факторам внешней среды. Это проявление полиморфизма на уровне одного растения также вносит определенный вклад в обеспечение устойчивости организма в целом.

10. Усиление регенерационных способностей вегетативных органов растений, что обеспечивает восстановление поврежденных или утраченных частей за счет почек возобновления.

Феномен устойчивости растений к экстремальным факторам основан на адаптивном комплексе, в котором различные формы устойчивости играют ключевую роль на отдельных этапах онтогенеза и в отдельные периоды сезонного развития растений.

Вопросы экологической видоспецифичности и особенностей адаптации генеза растений целесообразно рассматривать на примере систематически близких видов, видов одного рода, например. Этот подход представляется весьма оправданным в связи со сложностью интерпретации фактического материала, необходимостью сохранения логики изложения и отхода от умозрительных построений.

Вопросы адаптации ивовых (*Salicaceae*) к различным условиям произрастания обсуждаются в связи с особенностями распространения, роста, исключительной способностью к вегетативному размножению, устойчивостью к природным и техногенным факторам. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика и определение особенностей распространения ив в различных природных и техногенных местообитаниях позволяют произвести некоторые обобщения особенностей адаптациогенеза этой в систематическом отношении близкой, но весьма разнородной в эколого-физиологическом плане группы видов.

Отмечено, что ивовые генетически приспособлены к избыточному увлажнению и в целом относятся к гигрофильной группе растений. Отмечая отрицательный характер действия паводковых вод на древесную растительность, В.Н. Сукачев (1953) указывал на существование позднейпойменных экотипов ив в низовьях Волги. Однако неправильно представление об ивах как о крайне гигрофильных растениях, способных расти только в особо увлажненных местах, вблизи водоемов (Скворцов, 1961). Такое разделение видов ив свидетельствует об эколого-физиологической, а следовательно, и эколого-эволюционной целостности рода *Salix*. Рассматривая эколого-биологические особенности отдельных видов ив, необходимо учитывать, что в целом эволюция онтогенеза растений шла по пути эфемеризации, автономизации и интенсификации (Кренке, 1940; Сабинин, 1955; Юсуфов, 1974; Хохряков, 1981; Шмальгаузен, 1983). Будучи быстрорастущими древесными породами, ивовые следуют по пути интенсификации онтогенеза.

Познание закономерностей приспособления растений к экстремальным факторам среды является основой экологического прогнозирования будущего насаждений, позволяет рассчитывать на успех техногенной интродукции. В первую очередь это касается устойчивости и продуктивности насаждений древесных с учетом разнокачественности, интенсивности и масштабов действия техногенных факторов. Отмеченные выше особенности ивовых позволяют выделить некоторые моменты адаптациогенеза в экстремальных лесорастительных условиях.

## Биотические взаимодействия

Рост и развитие растений определяется не только их взаимоотношениями со средой на уровне особи (абиотические факторы), но и многообразными взаимоотношениями, складывающимися между самими растениями (фитогенные факторы).

Под фитогенными факторами подразумевается взаимовлияние растений-сообитателей, которые могут быть довольно многообразны, зависят от способа и степени контактов растений, проводников влияний и т.д. По В.Н. Сукачеву, Н.Д. Дылису и др. (1964, цит. по: Миркин, Наумова, 1998), классификация форм взаимоотношений между растениями выглядит следующим образом (табл. 16):

Т а б л и ц а 16

Взаимоотношения между растениями

<i>Прямые (контактные)</i>	<i>Косвенные трансбиотические</i>	<i>Косвенные трансбиотические</i>
<p><b>Механические:</b> охлестывание ветвями, эпифитизм, сцепление стволов и корней, срастание корней.</p> <p><b>Физиологические:</b> симбиоз, паразитизм и полупаразитизм, сапрофитизм.</p>	<p>через животных и микроорганизмы</p>	<p>средообразующие влияния, конкуренция, аллелопатия</p>

### 6.1. Прямые (контактные) взаимодействия

**Механические взаимодействия** происходят при совместном и достаточно близком произрастании. Например, охлестывание кроны хвойных гибкими ветвями березы, что может вызвать повреждение хвои, почек, молодых побегов. Другой пример — взаимное давление и сцепление стволов деревьев или корней, которые тесно переплетаются в небольших объемах почвы. Возникающие при этом контакты могут быть в виде простого сцепления или прочного сра-

стания. Такой путь взаимодействия характерен для древесных лиан и растений, служащих им опорой. Воздействие древесных лиан более ощутимо в сравнении с травянистыми, поскольку в первом случае возможны сдавливание ствола, его деформация, вплоть до поломки опорного дерева, затенение и т.д.

Следующая форма механических контактов — использование одного растения другим в качестве субстрата, при этом растения живут, не имея связи с почвой: эпифиты (растения, живущие на ветвях и стволах растений) или эпифиллы (поселяющиеся только на листьях). До 10% всех видов растений ведет эпифитный образ жизни. Их отличие от паразитов — отсутствие физиологического контакта с растением-субстратом и автотрофное питание.

Полуэпифиты — это переходный тип, представителями которого являются фикусы и некоторые ароидные. В этих случаях, вначале, растения начинают расти на деревьях, а затем, развивая длинные придаточные корни, переходят на самостоятельное почвенное питание.

Экологический смысл эпифитизма заключается в нетрадиционной адаптации к световому режиму, что особенно актуально в густых тропических лесах. Появляется возможность выбраться к свету без особо больших затрат на рост, причем эволюция многих эпифитов зашла настолько далеко, что они уже утратили способность расти вне растительного субстрата.

**К физиологическим контактам** между растениями следует отнести симбиоз, паразитизм, сапрофитизм.

*Симбиоз* — как правило, взаимовыгодное сожительство растений, представляющее собой целостный организм. В качестве наиболее часто встречающихся примеров симбиоза можно назвать сожительство водоросли и гриба (лишайник); высших растений с бактериями (бактериотрофы); мицелия гриба с корнем высшего растения — так называемое микоризообразование (микотрофы). Из 3425 видов сосудистых растений, изученных в нашей стране, у 79% обнаружена микориза. Микориза может быть эктотрофной, когда мицелий гриба оплетает окончания молодых корней и проникает в межклетники наружных слоев покровных тканей, и эндотрофной — при проникновении гиф гриба внутрь клеток паренхимы корня. Промежуточный тип представлен эндоэктотрофной микоризой.

Известны также случаи дисимбиотрофности, как у некоторых бобовых, когда растение вступает в симбиоз и с грибами, и с бактериями-азотфиксаторами.

Рассмотренные выше варианты сожительства выгадывают в получении дополнительной поглощающей поверхности корня (изве-

стных случаи увеличения всасывающей поверхности корня в 10–14 раз), соответственно увеличивается поступление воды и питательных веществ.

Кроме того, грибы-симбионты способны разлагать сложные органические соединения, недоступные высшим растениям; вырабатывать витамины и ростовые вещества, стимулирующие развитие корней. В свою очередь, растение тоже «делится» с грибами-микоризообразователями питательными веществами и продуктами фотосинтеза, которые быстро переходят в гифы гриба.

Наконец, сожительство обеспечивает более прочное противостояние давлению среды, в частности, абиотических факторов.

Среди микотрофных растений есть виды, само существование которых невозможно в отсутствии микоризы, они не развиваются из семян без заражения их грибом-симбионтом (таковы многие орхидные).

В сильной степени микотрофными следует считать дуб, ель, сосну, лиственницу, имеющие эндоектотрофную микоризу в довольно разнообразных условиях: при рН от 3,8 до 8; на разной высоте от уровня моря; на сухих и влажных почвах и т.д. (Лобанов, 1953, цит. по: Миркин, Наумова, 1998).

*Паразитизм*, в отличие от симбиоза, это пример прямого физиологического взаимодействия между растениями, когда один из партнеров переходит на гетеротрофный тип питания, обеспечивая собственное существование за счет организма хозяина. Получил широкое распространение среди грибов и бактерий. Не известны случаи паразитизма среди мхов, папоротников и голосеменных растений, хотя встречаются некоторые паразитические водоросли. Что касается высших растений, то растения, паразитирующие на растениях, делятся на экто- и эндопаразитов. Большая часть тела эктопаразитов находится вне хозяина, вступая в контакт с живыми клетками через специализированные органы питания — присоски (гаустории). Эндопаразиты размещают свое тело внутри тканей хозяина, выпуская наружу лишь органы размножения. Так, у растений рода *Rafflesia* вегетативное тело представляет собой нити, напоминающие гифы гриба, погруженные в ткани питающего их растения; снаружи развиваются лишь цветки, до 1 м в диаметре.

Паразитический образ жизни ведет к редукции ряда физиологических функций и соответствующих органов: потеря способности к фотосинтезу привела к отсутствию хлорофилла (пример, у заразики), сокращение ферментного аппарата — к выработке узкоспециализированных ферментов, позволяющих паразитировать на узком круге хозяев. Подобная биохимическая специализация послужила основой строгой избирательности многих паразитов по



отношению к растениям-хозяевам. Наконец, у паразитов отмечается отсутствие или сильная редукция корней.

Наглядный пример эктопаразитизма — повелика европейская (*Cuscuta europaea*), паразитирующая на невысоких кустарниках и травянистых видах. Петров крест (*Lathraea squamaria*) — растение, ведущее в основном подземный образ жизни, паразитирует на корнях древесных и кустарниковых пород (клена, липы, лещины).

К бесхлорофильным паразитам относятся также виды рода заразиха (*Orobanche*), поражающее многие сельскохозяйственные культуры (подсолнечник, коноплю, табак). Близки к заразихам и паразиты рода *Cistanche*, встречающиеся на корнях пустынных кустарников: саксаула, песчаной акации и др.

Между паразитами и настоящими автотрофными растениями существуют переходные формы — полупаразиты, или зеленые паразиты, — растения, которые полностью или частично утратили способность поглощать питательные вещества и воду из почвы, сохранив при этом хлорофилл и способность к фотосинтезу. Полупаразитный образ жизни характерен для погремков, большого и малого, очанки, мытника, прикрепляющихся с помощью своих гаусториев к корням травянистых растений. На ветвях древесных пород специализируются омела белая, ремнецветник европейский и др. Известно 1964 вида полупаразитов.

Надо думать, что между растениями-хозяевами и растениями-паразитами складываются достаточно сложные взаимоотношения, регуляция которых возможна при наличии понятной для обеих сторон передачи информации (некоторым образом сигнальной системы, как в случае контакта фитопатогенов с высшими растениями). Ведь для успешного существования растениям-паразитам должно быть гарантировано заражение, а для растений-хозяев — защитные функции. Так, семена многих паразитических видов не прорастают в земле до тех пор, пока не окажутся вблизи корней растений-хозяев, которые выделяют в почву особые соединения, стимулирующие прорастание семян паразита и несущие информацию относительно направления роста его гаусториев. Вблизи проникновения гаустории омелы направление роста сосудов у растения-хозяина отклоняется в сторону присоски, что также наводит на мысль о существовании сигнальной системы, облегчающей установление контакта паразита с хозяином.

Для успешного внедрения в растение паразиту требуется не только пространственный, но и временной контакт с тем, чтобы активная фаза жизненного цикла паразита совпала с соответствующей фазой растения-хозяина. Подобная адаптация паразита, а именно, синхронизация их жизненных циклов с сезонным развитием расте-

ний-хозяев гарантирует заражение в нужный для паразита момент. В случае неподходящего момента паразиты способны к временной приостановке развития, например, рано появившиеся проростки повилики прекращают свой рост до тех пор, пока рядом не разовьются проростки подходящих травянистых растений — будущих хозяев.

К адаптивным свойствам растения-паразита следует отнести обеспеченность высокой семенной продуктивностью и долговечность. Так, полупаразит *Striga*, широко распространенный на хлебных злаках стран Африки, Австралии и Южной Азии, образует на одном растении до полумиллиона очень мелких семян, сохраняющих всхожесть на протяжении не менее 20 лет.

Наконец, в процессе адаптации паразиты подключают на метаболическом уровне тонкую биохимическую сигнализацию — выработку определенного набора ферментов, облегчая таким образом проникновение в тело хозяина и использование поступающих от него веществ.

Защитная реакция растения-хозяина связана с выработкой фитоиммунитета — невосприимчивости (устойчивости) к растению-паразиту. К защитным приспособлениям следует отнести особенности структуры покровных тканей, которые могли бы вызвать определенные трудности при проникновении зачатков паразита (опушение, толстая кутикула, специфические выделения и др.), выделение растительных антибиотиков (фитоалексинов), особенности химического состава клеток и тканей. Например, большая устойчивость к грибным паразитам (фитопатогенам) характерна для растений, содержащих много алкалоидов, сапонинов, эфирных масел. Это относится и к галофитам с повышенным содержанием солей.

*Сапрофиты* — пример гетеротрофного способа питания, при котором источником углерода служат органические вещества отмерших организмов. Это самый целесообразный тип физиологических взаимоотношений растений, имеющий прямое отношение к биологическому круговороту веществ. Сапрофиты осуществляют разложение органических остатков, переводя сложные соединения в более простые. В растительном мире они представлены в основном грибами, актиномицетами, бактериями; иногда встречаются среди мхов и папоротников; у цветковых представителей семейства орхидных, грушанковых и др. Примером подобных сапрофитов является растение темных ельников гнездовка — *Neottia nidus avis*, полностью утратившее хлорофилл и перешедшее на питание готовым органическим веществом.

Некоторые сапрофиты получают органические вещества не в виде мертвых остатков в почве, а от живого гриба-микоризообразователя. Строго говоря, они не являясь сапрофитами и представля-

ют собой скорее микротрофный паразитизм. К ним относятся например, растения напочвенного покрова хвойного леса: вертляница (*Monotropa hypopitys*), надбородник безлистный (*Epipogon aphyllum*) и др. Микотрофный паразитизм представляет собой достаточно эффективный способ питания, о чем свидетельствует пример гигантских азиатских бесхлорофильных орхидей из рода *Galeola*. Они взбираются на деревья высотой до 50 м, имея массу более 100 кг, а плодоносят настолько обильно, что закрывают почву слоем своих семян.

Существует ряд других переходов от сапрофитного способа питания к настоящему паразитизму. Довольно часто можно встретить и примеры перехода от автотрофного питания к сапрофитному: например, способные к фотосинтезу зеленые и сине-зеленые водоросли становятся сапрофитами в глубоких слоях почвы из-за недостаточного освещения; к сапрофитизму нередко переходят и водоросли водоемов, сильно загрязненных органическими веществами.

Еще один часто встречающийся вариант прямых физиологических контактов у растений — срастание корней близко растущих деревьев. Так, в густых насаждениях ели *Picea abies* корнями срастаются до 30% всех деревьев и почти все деревья дуба эллипсоидного (*Quercus ellipsoidalis*), произрастающего в североамериканских лесах. Поскольку через корни осуществляется обмен питательных веществ и воды, такие контакты должны привести или к отношениям конкурентного характера (перехват веществ более сильным и здоровым организмом), или к симбиотическим.

**Косвенные трансбиотические взаимоотношения растений** — наиболее универсальный и широко распространенный тип взаимосвязи растений, складывающийся при их совместном существовании; проявляет себя через изменение растениями среды, воздействующей, в свою очередь, на сообитателей.

В случае, когда какой-то вид или группа видов растений в результате своей жизнедеятельности сильно изменяет (преобразует) основные экологические факторы, которые значительно отличаются от зональных, говорят о средообразующей роли, или средообразующем влиянии первого вида по отношению к остальным.

Средообразующее влияние может осуществляться различными путями. Один из них — взаимовлияние через изменение факторов микроклимата. Например, в силу особенностей структуры фитоценоза (ярусность и т.п.) имеет место ослабление солнечной радиации внутри растительного покрова, обеднение ее фотосинтетически активными лучами, изменение сезонного ритма освещенности. Одни растения влияют на другие через изменение температурного режима воздуха, его влажности, скорости ветра, содержания угле-

кислоты. Микроклимат, складывающийся внутри растительного сообщества под влиянием жизнедеятельности растений, обозначают термином фитоклимат, или фитосреда.

Второй вариант взаимодействия растений в сообществах — через надпочвенный слой мертвых растительных остатков (подстилка в лесу; ветошь, травянистый опад, «степной войлок» — в степи и на лугу).

Взаимовлияния растений через почву сложны и многообразны: лесная подстилка может служить серьезным препятствием для прорастания всходов (невозможность пробиться к свету) или проникновения семян (спор) в почву; тормозить или, наоборот, стимулировать рост растений через продукты распада растительных остатков (известно, что водные вытяжки из лесных подстилок отрицательно влияют на рост многих видов растений, включая степные). Состав и качество подстилки, скорость ее разложения, минерализация определяют химические и физические характеристики почвы, что непосредственно сказывается на условиях минерального и водного питания растений-сообитателей, условиях перезимовки почек возобновления у многолетних трав, на тепловом режиме зимующих многолетников. Поэтому в лесоводстве приняты понятия «почвоулучшающих» и «почвоухудшающих» древесных пород. Большинство лиственных пород относят к первым, они способствуют перекатке элементов минерального питания из более глубоких слоев почвы в верхние горизонты и имеют быстро разлагающийся и минерализующийся опад. Ко второй группе относятся хвойные: ель, сосна, и другие породы, склонные к накоплению слаборазлагающихся остатков с кислой реакцией (грубого гумуса), что ведет к ухудшению водно-физических свойств почвы.

Взаимовлияние растений может осуществляться также за счет выработки ими разнообразных химических соединений. Это активные и пассивные прижизненные выделения, миазмины и др.; химические секреты: секреты нектара, эфирных масел, смол; летучие соединения — фитонциды (при нарушениях целостности тканей); вещества из отмирающих частей растений. Химические выделения растений могут служить одним из способов взаимодействия между растениями в сообществе. Такие химические взаимовлияния получили название аллелопатия (см. разд. 6.3).

Поскольку степень воздействия растений на среду и жизнь сообитателей различна в соответствии с особенностями их морфологии, биологии, сезонного развития и др., то из них наибольший интерес представляют растения-эдификаторы — способные к активному и глубокому преобразованию среды и определяющие тем самым условия существования для других сообитателей. Различают сильные и

слабые эдификаторы. Первые из них определяют условия жизни других растений и режим экологических факторов: ель дает сильное затенение, обеднение почвы питательными веществами; сфагновые мхи — задержку влаги и создание избыточного увлажнения, вплоть до анаэробных условий, увеличение кислотности, особый температурный режим. Вторые — это листовенные породы с ажурной кроной (ясень, береза), растения травяного лесного покрова. В то же время в разных сферах воздействия средообразующая роль одного и того же вида может быть неодинакова: лиственница, например, довольно слабо влияет на элементы микроклимата в приземном слое воздуха, но сильно сказывается на свойствах почвы, благодаря ежегодному опаданию.

Особая форма трансбиотических взаимоотношений растений — конкуренция. По определению Н.В. Дылиса, это те взаимные или односторонние отрицательные влияния, которые возникают на основе использования энергетических и пищевых ресурсов местообитания.

Косвенные трансбиотические взаимодействия осуществляются через посредство других организмов. Например, при повреждении растений животными возможно изменение не только численного соотношения видов, но и частичное или полное устранение конкуренции. Следовательно, последует разрастание неповрежденных растений, усилится их влияние на сообитателей.

Другой пример — взаимовлияние высших растений через взаимодействие микробного населения их ризосфер. От продуктов жизнедеятельности корней высшего растения может зависеть подбор определенного состава окружающей корнями микрофлоры; а изменение ее численности, состава и активности не остается безразличным для населения соседних ризосфер, следовательно, изменяются условия корневого питания для других растений.

Косвенные взаимодействия через растение-посредник имеют место в случаях, когда растения занимают разные сезонные экологические ниши: дуб и липа начинают вегетацию в лесостепных дубравах, т.е. оказывать сильное влияние на среду, в начале лета (время окончания вегетации ранневесенних эфемероидов), в то же время эфемероиды испытывают с их стороны определенное защитное влияние (доказательство тому обильное и пышное цветение светолюбивых ранневесенних эфемероидов в лесах с преобладанием дуба и липы).

Итак, пространственное распределение организмов, связанных с растениями пищевыми и иными связями, подчинено определенным закономерностям. В биогеоценозе выделяются определенные группировки, консорции — сочетания разнородных организмов,

тесно связанных в своей жизнедеятельности: дуб со свойственными ему фитофагами и паразитами из мира животных, растений и микроорганизмов, эпифитами (мхи, лишайники), симбионтами (микориза). Такое растение служит основой для формирования консорции, субстратом для питания и поселения ее членов (консортов), а для некоторых — партнером (например, в симбиозе). Консортивные связи специфичны для каждого вида растений.

Различают консорции первого порядка — автотрофное растение и связанные с ним односторонне (потребление, затенение) виды, а также консорции более широкие — второго, третьего порядков. Причем и в пределах консорции одного растения можно выделить обособленные элементы, например, на дереве дуба обитателями желудей будут насекомые, плесневые грибы и живущие за их счет энтомофаги.

## 6.2. Конкуренция за элементы минерального питания

### *6.2.1. Концепции взаимодействия растений в сообществах*

Взаимодействия между растениями в сообществе являются традиционным предметом эволюционных, экологических и физиологических исследований. Существует две группы концепций, из которых вытекают различные следствия о существовании специализированных приспособлений для взаимодействия растений. В рамках парадигмы «организмизма» постулировалась коадаптационная эволюция взаимоприспособления видов. Согласно этой парадигме, одни виды (эдификаторы) играли основную роль в средообразовании, другие (ассектаторы) эволюционно адаптировались к существованию в фитогенном поле эдификаторов. Р. Уиттекер (1980) модели коадаптивной эволюции видов противопоставил модель сеткообразной эволюции. Согласно этой модели взаимоотношения растений в сообществе определяются экологической индивидуальностью видов (парадигма континуализма). В представлении континуализма эволюция протекала преимущественно в направлении выработки адаптаций к условиям среды, а не к особенностям соседей по сообществу. В эволюционном масштабе времени соседи по сообществу меняются чаще, чем почвенно-климатические условия в регионах. В силу этого специальные эволюционные адаптации к взаимодействиям с соседями по сообществу могут играть лишь второстепенную роль по сравнению с адаптациями к комплексам условий среды. К специфическим отношениям между

растениями относятся, в частности, аллелохимические взаимодействия растений с окружающей биотой, однако этот тип взаимодействий Б.М. Миркин (1985) относит к третьестепенным факторам организации сообщества. Таким образом, при исследованиях взаимодействий растений в процессе жизнедеятельности первоочередное внимание следует обращать на исследования адаптаций, обеспечивающих материально-энергетический баланс растений в сообществе.

### *6.2.2. Конкуренция растений с разными типами стратегий за минеральное питание*

Взаимодействие растений в наиболее общем виде проявляется при сравнении фундаментальной и реализованных экологических ниш. Фундаментальная ниша — набор условий среды, когда вид достигает максимального развития в отсутствие конкуренции. Реализованная ниша — часть фундаментальной ниши, которая остается на долю популяции в результате вытеснения соседями по сообществу. У видов с разными типами стратегий соотношения фундаментальной и реализованных ниш могут быть разными (Миркин, 1985). Отношения растений в сообществе осуществляются сразу по многим каналам: между растениями перераспределяются свет, вода, элементы минерального питания, опылители и т.п. В силу этого для растений постулируется режим многофакторной конкуренции (диффузная конкуренция) (Куркин, 1994). Harper (1977) для взаимодействия растений предлагает (цит. по: Миркин, 1985) шире использовать термин «интерференция», поскольку взаимовлияния растений могут быть не только отрицательными (конкурентное подавление). Однако, как подчеркивает Б.М. Миркин, в «интерференции, как неком комплексном наборе ценотических взаимовлияний, конкуренция является главной компонентой».

Конкурентоспособность определяется как способность вида устойчиво удерживаться в фитоценозе без прогрессирующего снижения обилия, поэтому можно оценивать процессы конкуренции по гомеостатированности количественного участия вида при сравнении одновидовых и смешанных посевов.

Виолентность — способность видов захватывать и удерживать ресурсы среды. Весьма удобным ресурсом, с точки зрения простоты регуляции уровня и анализа распределения в растении, является минеральное питание — важнейший объект внутриценотических отношений у растений. К.А. Куркин (1994) считает, что способность сохранять концентрационный гомеостаз элементов минерального питания в растениях при нарастающем дефиците этих веществ в

почве является важной чертой мощности растений в конкуренции. Отметим, что в литературе практически отсутствует физиологическая интерпретация поведения растений с разными типами стратегий при конкурентной борьбе за минеральное питание.

Остановимся на взаимодействии растений при совместном выращивании. При нарастании фитоценотического давления существенно меняются как абсолютные показатели продуктивности растений, так и доленое участие отдельных видов в формировании биомассы при совместном выращивании. Так, амарант в оптимальных условиях быстрее остальных исследованных видов накапливает биомассу и легко вытесняется при нарастании фитоценотического давления: при достаточном исходном уровне питания и высоком уровне фитоценотического стресса в четырехкомпонентной смеси биомасса снизилась в 56 раз, тогда как у овсяницы — только на 20%. Тимофеевка и клевер заметно уступают в скорости накопления биомассы, но и меньше угнетаются при стрессе. Последнее связано с реализацией растениями стратегии виолентности. Так, клевер в естественных условиях, обладая высокой экологической толерантностью (Цыганов, 1983), интенсивно входит в группу доминирования в первые же годы вегетации (Миркин, 1985). Тимофеевка, разрастаясь весьма медленно, попадает в группу доминирования не сразу (длительность развития — одно из условий «накопления» конкурентоспособности) (Куркин, 1994). Овсяница сочетает быстрый рост с более высокой, чем у щиряцы, фитоценотической и экотипической устойчивостью.

Таким образом, экспериментально воспроизводится предложенная Б.М. Миркиным схема соотношения фундаментальных и реализованных ниш у видов с разными стратегиями. У пациентов и виолентов реализованная ниша по объему приближается к фундаментальной, поскольку конкурентное вытеснение у этих видов слабо выражено. У эксплерентов реализованная ниша весьма мала по сравнению с фундаментальной из-за интенсивного вытеснения эксплерентов из сообщества.

Как и при анализе морфологических и физиологических характеристик растений при абиотическом стрессе, в градиенте фитоценотического давления у видов с разными стратегиями гомеостатированность процессов и показателей сильно различаются. Гомеостатированность показателей минимальна у наименее конкурентоспособного амаранта.

Как и в случаях адаптации растений к меняющимся режимам минерального питания, при нарастании фитоценотического давления растения с преобладанием R-стратегии не формируют активных компенсаторных реакций.



### *6.2.3. Особенности дифференциации ниш при минеральном питании растений в сообществе*

Рассмотрим тесно связанный с конкурентоспособностью вопрос о дифференциации экологических ниш между видами в ходе восстановительной сукцессии. В многомерной экологической нише Хатчинсона популяция занимает некоторый гиперобъем в пространстве градиентов ресурсов, физическом пространстве, времени ценологических отношений. В ходе эволюции в результате взаимного вытеснения при конкуренции реализуется принцип Г.Ф. Гаузе, когда ниши видов дифференцируются своими центрами (хотя периферические части перекрываются). Дисперсия распространения вида по каждому из градиентов убывает (Уиттекер, 1980). Происходит «упаковка» возрастающего числа популяций вдоль градиента ресурса: новые виды либо «втискиваются» в уже имеющуюся последовательность, либо занимают ниши по «краям» за счет удлинения градиента (Миркин и др., 1989). Дифференциация ниш не снимает, но уменьшает конкуренцию (Уиттекер, 1980).

В сукцессиях, протекающих в мезофитных условиях, происходит замена R-стратегов K-стратегиями (Миркин, Наумова, 1998). Parrish, Bazzaz (1982, цит. по: Миркин, Наумова, 1998) гомеостатированность накопления биомассы при фитоценологическом стрессе у видов поздних сукцессий связывают с повышенной способностью к дифференциации ниш. Виды из инициальных сообществ, напротив, характеризуются низкой способностью к дифференциации ниш (Parrish, Bazzaz, 1976, 1979; Garbut, Bazzaz, Levin, 1985, цит. по: там же). Гомеостатированность роста у этих видов в фитоценологическом градиенте минимальна, и они в большей степени страдают от конкурентного подавления. Не обладая свойством регуляции численности в зависимости от плотности (Нагрег, 1977, цит. по: Миркин, 1985), эти виды формируют «оппортунистические» популяции, где особи могут широко варьировать по размеру.

Однако при кажущемся снижении конкуренции в многовидовом климаксовом сообществе, наоборот, должно произойти нарастание борьбы за ресурсы, поскольку плотность упаковки популяций и режим фитоценологической сомкнутости возрастает, а количество свободных ресурсов, например, азота (Работнов, 1985) падает. Как указывал Л.Г. Раменский (1956, цит. по: Миркин, Наумова, 1998), в режиме фитоценологического давления растения занимают более узкое, компактное положение на оси фактора, т.е. конкуренция ведет к сужению распределения популяции в пространстве экологической ниши. Такое ограничение для видов с высокой способностью к дифференциации ниш не ведет к угнетению растений,

поскольку растения начинают более интенсивно использовать оставшиеся на их долю ресурсы (площадь питания, запас доступных элементов минерального питания и т.д.).

Connell, Slatyer (1977, цит. по: там же) рассматривают «толерантную модель», когда сукцессионную последовательность составляли виды с нарастающей толерантностью к обеднению среды. Р. Уиттекер (1980) постулирует для видов более поздних стадий сукцессии наличие более узких и специализированных ниш, что и снижает конкурентное взаимовытеснение растений (в соответствии с принципом конкурентного исключения Г.Ф. Гаузе). Для случаев дифференциации ниш в пространстве и во времени это справедливо (например, дифференциация ниш во время цветения способствует более полному опылению за счет снижения конкуренции за опылителей). Однако при использовании такого подхода к объяснению снижения конкуренции за элементы минерального питания в многовидовом сообществе, например луговом, возникают определенные трудности.

Рассмотрим один из вариантов снижения конкурентного подавления растений при дифференциации экологических ниш в ходе сукцессии. Известна тенденция, согласно которой энергетически и материально более выгодно, когда адаптация к какому-либо фактору осуществляется на более «низком» иерархическом уровне, не затрагивая верхних этажей. Действительно, перестройка работы ферментной системы путем изменения режима синтеза одного или нескольких типов белков требует меньших затрат времени, энергии и вещества, чем перестройка морфогенеза или структуры популяции, когда требуются уже изменения режимов очень многих синтезов, меняются энергозависимые транспортные процессы между частями растений и т.д.

Снижение конкурентного подавления накопления биомассы в процессе дифференциации ниш может происходить за счет того, что конкурентная борьба разворачивается на более низком, физиологическом уровне, не затрагивая более высоких — морфогенетического и популяционно-ценотического. Как известно, компенсационные процессы включаются последовательно по мере нарастания давления среды (Новосельцев, 1978). При изменениях режимов минерального питания сначала меняется режим функционирования мембранных транспортных систем клеток ризодермы корней. Эта реакция, в зависимости от длительности и величины изменения концентрации питательного раствора, может реализоваться на двух уровнях: при небольших кратковременных изменениях в среде наблюдаются быстрые обратимые изменения функционирования встроенных в мембраны транспортных каналов, более длитель-

ные изменения в среде вызывают относительно устойчивые изменения мембраны, связанные с процессами синтеза и встраивания в мембраны новых белковых каналов. По мере нарастания изменений в среде все большую роль начинают играть изменения в структуре корня (Вахмистров, 1985). У видов с более выраженными S-стратегиями целый ряд показателей поглотительной функции более гомеостатирован, чем у R-стратегов. Это связано с тем, что у видов с выраженной способностью к дифференциации экологических ниш шире возможности к перестройке функционирования для компенсации ухудшения условий среды, т.е. у них более развиты свойства пациентности. Таким образом, эффективная дифференциация ниш в процессе минерального питания может происходить при наличии следующих физиологических возможностей растений:

1) растения должны обладать достаточно выраженной потенциальной пациентностью к тому фактору, вдоль оси которого осуществляется дифференциация ниш;

2) при достижении критического уровня фитоценотического давления со стороны соседей по сообществу в растении должны срабатывать компенсаторные механизмы, которые позволили бы сохранить прежние темпы роста при изменившемся уровне обеспечения ресурсами (сохранение R-свойств);

3) в результате конкурентного давления растения занимают более узкое, смещенное, по сравнению с «доконкурентным» периодом, положение на оси фактора, однако это ограничение не сказывается на темпах роста в силу более интенсивного использования ресурсов.

Таким образом, мы предлагаем несколько иную трактовку процесса дифференциации ниш по сравнению с предложенной Р. Уиттекером (1980) для случая минерального питания. Одновременно вегетирующие растения, потребляющие одинаковые наборы элементов питания, должны, по-видимому, обладать не узкоспециализированными нишами, а достаточно развитым адаптивным потенциалом для того, чтобы, активно перестраивая поглотительную систему, поддерживать интенсивный рост растений в широком интервале возмущений во внешней среде. Именно таким образом растения могут динамично и активно адаптироваться к той весьма динамичной гетерогенности корнеобитаемой среды, которую создает конкуренция за воду и элементы минерального питания, а также физико-химическое микрораспределение питательных веществ в почвах: растения «выедают» те или иные вещества, в почве создаются зоны их повышенной или пониженной концентрации и т.п.

В этом случае:

1) у видов, формирующих последовательные стадии сукцессии, должны расширяться границы экологической толерантности, и это

может быть определено по изменениям положения видов на экологических шкалах;

2) совместное выращивание видов с разными стратегиями должно по-разному влиять на динамику дифференциации показателей растений.

### 6.3. Аллелопатия: химические взаимодействия между растениями

О влиянии растений друг на друга через продукты их жизнедеятельности знали уже античные естествоиспытатели. Во всяком случае, Теофраст указывал на подавление грецким орехом многих других плодовых культур. Однако термин «аллелопатия» был предложен лишь в 30-х годах Молишем. Придав изучению аллелопатии статус научного направления, Молиш, увы, заложил и те противоречия новой отрасли биологического знания, которые не были разрешены исследователями и в сводках по аллелопатии, публиковавшихся после работ Молиша. Не всегда корректные методы, которые использовали «аллелопатчики», и их скорее эмоциональные, чем рациональные, оценки возможных эффектов биохимических взаимовлияний растений поставили изучение аллелопатии в положение некоей паранауки, дискуссии вокруг которой не затихают и сегодня. В литературе можно отыскать самый широкий спектр оценок возможного вклада аллелопатии в организацию естественных растительных сообществ или агроценозов — от признания их главным фактором до полного игнорирования.

**Об объеме понятия аллелопатия.** Вещества, которыми растения могут влиять друг на друга, можно объединить в три группы, различаемые достаточно условно, так как одно и то же вещество может иногда выступать в двух или даже трех экологических ипостасях.

**А.** Вещества сигнальной природы, которые несут только информационную роль воздействия на внешний рецептор и не играют никакой роли в метаболизме растений. Эти вещества действуют по принципу «все или ничего».

**Б.** Вещества, играющие в метаболизме регуляторную роль. Это органические соединения, стимулирующие или тормозящие процессы роста и развития растений путем воздействия на механизмы и функции (различные фитогормоны, многие физиологически активные биологические вещества и гербициды системного действия).

**В.** Вещества-ресурсы, которые используются партнерами в качестве источника вещества и энергии. В этом качестве могут выступать почти все виды растительных выделений, хотя, конечно, далеко не все организмы могут их усваивать (роль этих веществ велика в

основном для гетеротрофных организмов, лишенных иной возможности получить энергию).

Через какие же материальные каналы осуществляется аллелопатия, можно ли считать аллелопатией отношения только через вещества А и В (если вообще возможны в растительном мире вещества типа А) или мы должны рассматривать в рамках аллелопатии отношения через вещества всех трех типов? В последнем случае целесообразно было бы считать аллелопатией отношения только между растениями или в рамках этого понятия стоит рассматривать и отношения растений и микроорганизмов? Наконец, если растения «общаются», то видоспецифично ли это общение и могут ли растения через химические вещества узнавать друг друга? Попытаемся проанализировать, как эти вопросы рассматриваются в литературе.

Молиш понимал аллелопатию достаточно широко, включая в нее и полезные, и вредные отношения между растениями и микроорганизмами. Аналогично широко понимал этот термин и Г. Грюммер (1957). Э. Раис (1978) трактовал аллелопатию несколько уже, включая в нее лишь отрицательные взаимовлияния, хотя в более поздних работах вернулся к широкому пониманию явления по Молишу и Грюммеру.

В отличие от Молиша, Грюммера и Раиса, Муллер (Muller, 1969, цит. по: Миркин, Усманов, 1991), Уиттекер (1980) и Дж. Харборн (1985, цит. по: Миркин, Усманов, 1991) не относят к аллелопатии отношения между растениями и микроорганизмами. Что касается каналов, через которые осуществляются отношения, то, если исключить Р. Уиттекера, который считал возможным относить к аллелопатии отношения между растениями через вещества А и Б, то остальные авторы допускают аллелопатию через любые вещества, хотя, как будет показано далее, вещества типа В не могут играть сколько-нибудь существенной роли в отношении высших растений.

Таким образом, понимание аллелопатии можно свести всего к двум основным вариантам: узкое, когда под этим типом отношений понимаются только отношения между растениями и в этом случае из возможных агентов отношений исключается группа веществ типа В, и широкое, когда в аллелопатию включаются и отношения высших растений и микроорганизмов и соответственно агентами общения становятся все возможные биохимические вещества.

При широком понимании аллелопатии постепенно в объем понятия начинают включаться не только горизонтальные отношения между высшими растениями и вертикальные — между высшими растениями и микроорганизмами, но и отношения между растениями и почвой. А это уже, строго говоря, является нарушением вся-

ких правил игры в науке: в старое понятие вкладывается совсем новое содержание.

В особенности ясно это размывание объема понятия аллелопатия проявилось при изучении очень сложного и комплексного феномена «почвоутомление». Почвоутомление трактовалось как накопление в почве аллелопатических веществ, достигающих токсического уровня. Субстратуутомление при этом оказалось итогом накопления разных соединений: аминокислот, которые стимулируют рост растений, а также некоторых органических кислот (например, оксипропионовой) и фенольных соединений, которые, напротив, ингибируют рост.

*О видоспецифичности аллелопатических отношений.* В работах по аллелопатии традиционно большое внимание уделяется вопросам «общения» и «узнавания» растениями друг друга, т.е. допущению некой «аллелопатической дуэли» между организмами видов А и В или, напротив, «аллелопатической симпатии».

Данные литературы не дают оснований для доказательства реального существования «аллелопатической дуэли», однако исследованиями охвачено мало видов, и методы исследований пока далеки от совершенства, поэтому полностью отвергать эту гипотезу на основании эмпирического материала рискованно. Правда, вера в ее перспективность ослабляется анализом сходных ситуаций в других разделах биологии.

Т.А. Работнов (1992) считает, что аллелопатическое отталкивание в наибольшей мере возможно при встрече в одном сообществе видов, которые развивались изолированно, например, на разных континентах (влияние североамериканского шалфея на занесенные из Европы однолетники — овсюг и др., эвкалипта австралийского — на травяной полог в насаждениях на Кавказе и в Северной Америке и т.д.). Имеются аналогичные доказательства о более сильном влиянии друг на друга видов из далеких таксономических групп (что в какой-то мере связано с географическими различиями). В целом же эта гипотеза экспериментально не подтверждена, хотя сделать это было в целом очень несложно. В то же время опыт изучения влияния гербицидов на растения показывает, что возможно «привыкание» (разумеется, за счет преадаптаций) через 2–10 поколений (Жученко, 1988), и потому нет оснований отказываться от гипотезы возможности аллелопатического привыкания. Наконец, действие шалфея или эвкалипта невидоспецифично, так как они подавляют сразу большое число видов. Иначе говоря, можно полагать, что если вещества типа Б очень сильные ингибиторы, то они ингибируют большую группу видов, а если они достаточно слабые, то к ним акцепторы легко привыкают и «аллелопатических дуэлей» в принципе не бывает.

Существует и другая диаметрально противоположная гипотеза А.М. Гродзинского об аллелопатической коадаптации. В этом случае аллелопатическая избирательность подталкивается веществами типа феромонов в отношениях растений с насекомыми или фитоалексинов в отношениях с фитопатогенами.

Априори можно предположить, что такая ситуация возможна, но экспериментальных факторов сопряженной эволюции по сей день нет. Р. Уиттекер (1980) вообще считает, что высшие растения эволюционируют в составе экосистем в соответствии с сетчатой моделью, т.е. независимо, когда каждый вид по-своему приходит в сообщество, по-своему уходит из него и их совмещение в едином коллективе достигается только за счет дифференциации (упаковки) ниш.

Остается открытым вопрос о целенаправленном обмене корневыми метаболитами как канале узнавания растениями друг друга. Возможность межкорневого обмена метаболитами может быть обусловлена пассивной утечкой или активным выделением веществ корнем. Перераспределение попавших в межкорневое пространство веществ полностью описывается термодинамическими и конвекционными процессами (Най, Тинкер, 1980), т.е. без привлечения гипотезы о направленной передаче метаболитов от одного вида растений к другому через почву. В фундаментальной сводке В.П. Иванова (1973) отмечается лишь асимметричность переноса через среду  $C^{14}$ -ассимилятов (вид А передает виду В больше, а вид В передает виду А меньше меченых веществ). Тем более возможность прямой передачи веществ от растения к растению (минуя почву) мало вероятна в связи с крайне редкими случаями анатомического срастания корней.

Редкость срастания при высокой вероятности этого события за счет насыщения почвы корнями (Най, Тинкер, 1980) наводит на мысль, что именно аллелопатические отношения препятствуют «сталкиванию» корней в почве и помогают процессам дифференциации ниш за счет расхождения корней по разным горизонтам и более равномерного их размещения в пространстве почвы. Экспериментальные данные для утверждения или отрицания этой гипотезы отсутствуют, но авторы полагают, что получение таких данных сделало бы процесс дифференциации ниш в подземной сфере сообщества более понятным: аллелопатия «разводит» корни по разным горизонтам и тем самым ослабляет интенсивность конкуренции.

Таким образом, если сегодня нет оснований для полного отвержения гипотезы «аллелопатической дуэли» видов или, напротив, формирования «аллелопатических симпатий», то общие биологические представления и экспериментальные данные говорят в пользу

неспецифичности влияния аллелопатических веществ на виды, хотя это не исключает на количественном уровне различного реагирования видов на вещества, выделяемые особо сильным донором.

**О сигнальной роли аллелопатических соединений.** Сигнал — это понятие из области теории информации, определяющее знак, процесс или явление, несущее сообщение о событии либо передающее команды управления.

Гипотеза о сигнальной роли аллелопатических веществ чрезвычайно привлекательна, поскольку предлагает в набор факторов, регулирующих ценотические отношения, ввести новый мощный механизм, который сравнивают с конкуренцией или действием физических условий среды. По-видимому, эта гипотеза уходит корнями в труды Н.Г. Холодного, одного из первооткрывателей фитогормонов (ауксина). Обнаружив существование фитогормонов, т.е. веществ, кардинально меняющих жизнедеятельность растений, в которых эти гормоны и вырабатываются, он догадался о существовании сигнальных веществ во взаимоотношениях между растениями. Сигнальное действие предполагает качественное изменение акцептирующей системы независимо от концентрации сигнального вещества. Такие эффекты широко известны в физиологии животных и насекомых: это феромоны, которые качественно меняют поведение животных и насекомых, когда по принципу «все или ничего» возникает нервный импульс в аксонах. Однако уже фитогормоны не подчиняются правилу «все или ничего»: появляются все новые доказательства действия фитогормонов по принципу «доза — эффект».

По-видимому, в вопросе о сигнальной роли аллелопатических агентов имеет место не всегда осознаваемый перенос понятий по цепочке: гормоны животных — гормоны растений — сигнальные вещества в фитоценозах. Однако уже в первом ее звене есть по меньшей мере сомнительные моменты химической природы аллелопатических веществ. Если у животных существуют десятки гормонов системного действия, то у растений наличие гормонального действия доказано только для нескольких групп веществ: ауксины, цитокинины, гиббереллины, абсцизовая кислота и этилен и др. В отличие от животных, где новые гормоны обнаруживаются постоянно, у физиологов растений это чрезвычайно редкое событие: на статус гормона из «новых» веществ выдвигается лишь фузикокин, жасмоновая кислота и несколько других соединений. Экспериментальных данных для обоснования сигнальной роли аллелопатических веществ, прямо скажем, недостаточно, гипотеза пока остается на крайне низком уровне приближения к теории.

**Роль аллелопатии в организации естественных фитоценозов.** Слабость разработки гипотез узнавания растениями друг друга и спе-



цифических сигнальных функций аллелопатических агентов заставляет нас вновь вернуться к оценке роли аллелопатии в организации естественных сообществ. Это нужно сделать хотя бы из чисто практических соображений: стоит ли вообще в фитоценологии «городить аллелопатический огород»?

При понимании фитоценоза как совокупности популяций, организованных дифференциацией ниш, которая является результатом конкурентных отношений с переходом фундаментальных ниш в реализованные, возникает вопрос о возможности появления дополнительных осей пространства ниш за счет аллелопатических факторов. Таким образом, отношения аллелопатии и конкуренции при этом могут быть сведены к трем альтернативным постановкам вопроса об аллелопатии:

а) является ли она самостоятельным фактором, который может вне зависимости от конкуренции определять состав видов сообщества;

б) фактором ли, который влияет на конкурентную способность видов, подавляя ее у одних или стимулируя у других и помогая ускорять «упаковку» ниш за счет более равномерного распределения корней;

в) или вообще не играет существенной роли в естественных сообществах, кроме коррекции механизма расхождения корней по нишам, о чем мы уже говорили.

Неприемлемость первой альтернативы вытекает из уже выполненного анализа состояния проблемы, и потому в равной степени неправомерно как противопоставление аллелопатии конкуренции, так и рассмотрение аллелопатии как варианта конкуренции. Конкуренция при условии дефицита ресурсов остается основным фактором организации сообщества, обуславливающим раздел экологических ресурсов в соответствии с занятыми популяциями реализованными нишами. Эксперименты по «чистой конкуренции» при полном исключении возможности аллелопатии (Люттге, Хигинботам, 1984) показывают возможность объяснения конкуренции только способностью видов потреблять тот или иной ресурс в силу своих эколого-физиологических особенностей. Аналогично без обращения к регулирующей роли аллелопатии трактуют конкуренцию К.А. Куркин (1994) и Тильман (Tilman, 1988).

Вернемся вновь к аналогии с фитогормонами, которые играют исключительно важную роль в координации процессов внутри растения. В свое время это породило вполне естественную мысль использовать фитогормоны и их синтетические (более дешевые) аналоги для обработки посевов с целью регуляции роста или жизненного цикла растений. Однако результаты экзогенного регулирования

фитогормонами (т.е. в режиме аллелопатического воздействия) продуктивности или структуры полевых посевов или естественных сообществ очень скромны. Отсутствие массового внедрения обработок посевов фитогормонами определяется вовсе не недостатком на этот счет энтузиазма, а скорее слабым и редким проявлением эффектов фитогормонов. Механизмы компенсации растениями экзогенных обработок гормонами сейчас широко исследуются (Evans, 1984), однако уже известно, что для растений характерны многочисленные и весьма эффективные системы инактивации экзогенных, физиологически активных веществ. Так что и в роли аналогов фитогормонов аллелопатически активные вещества не могут выступать в качестве кардинальных регуляторов состава и структуры сообществ.

Еще одна широко обсуждаемая перспектива — выделение из аллелопатически активных веществ — биогербицидов. Не обсуждая общую биологическую бесперспективность гербицидов, отметим крайне низкую видовую специфичность действия практически всех существующих пестицидов.

Аллелопатически активные прижизненные корневые выделения могут играть решающую роль в механизмах расхождения корней при возможности их механического столкновения в процессе роста. Однако, вероятно, это невидоспецифический процесс, так как срастания корней крайне редки при любых сочетаниях видов в сообществе (за исключением случаев паразитического «присасывания» к корням растения-хозяина). Кроме того, такое отталкивание должно действовать на очень небольших расстояниях, в противном случае не наблюдалось бы очень высокое насыщение корнями верхних почвенных горизонтов в луговых и степных сообществах.

Необходимо строго определить объем аллелопатии, так как лишь в этом случае при совершенствовании методов можно ожидать новых результатов, которые будут полезны и для фитоценологии, в особенности для агрофитоценологии, где на аллелопатию сегодня списывают любые факты взаимодействия культурных и сорных растений. Мы предлагаем различать три широких класса взаимоотношений, которые в той или иной мере входят в широкое понимание аллелопатии.

1. Конкуренция — соревнование за потребление абиотических ресурсов.

2. Аллелопатия — горизонтальные отношения, при которых аллелопатические агенты лишь ингибируют или стимулируют потребление ресурсов или способствуют расхождению растений по нишам.

3. Трофические (вертикальные) отношения высших растений и микроорганизмов.

## 6.4. Растения и фитопатогены: введение в фитоиммунологию

Современное представление об иммунной системе растений сложилось намного позднее выявления основных принципов иммунитета человека и животных, хотя, по образному выражению американского эволюциониста Э. Купера, «иммунная система так же стара, как самое старое беспозвоночное, и столь же юна, как человек».

История эволюции иммунного ответа, основное назначение которой в самом общем виде заключается в ее умении распознавать и элиминировать чужеродные вещества, клетки и ткани, насчитывает более 400 млн лет и восходит еще к началу палеозойской эры.

Иммунитет определяется как способ защиты организма от живых тел и веществ, несущих на себе признаки чужеродности. В понятие живых тел и веществ, несущих признаки чужеродности, Купер включает бактерии, вирусы, простейших, червей, белки, ткани, измененные аутоантигены, т.е. главной функцией иммунных систем, по его мнению, служит распознавание своего и чужого.

В то же время иммунитет растений не просто контролирует их устойчивость к чужеродным (паразитарным) организмам, но и охраняет их целостность и генетическое постоянство. В его ведении находятся такие явления, как совместимость тканей при прививках; совместимость антигенов пыльцы и пестика при опылении; реакции, возникающие в ответ на поранение; детоксикация экзо- и эндотоксинов, в частности ксенобиотиков, и др., причем механизмы иммунитета растений зачастую совершенно непохожи на те, с которыми приходится иметь дело иммунологам животных.

Данный раздел практически полностью построен на материалах, полученных и обобщенных О.Л. Озерцковской (1999).

### *6.4.1. Природа защитных реакций растений, их сходство и различия с иммунитетом животных*

Защита человека и животных осуществляется благодаря приемам иммунизации и вакцинации, которые позволяют повысить в организме концентрации иммуноспецифических антител. Последние являются продуктом длительной эволюции самих организмов. Так, дифференциация тканей животных привела к появлению у них специализированных органов, тканей и клеток, ответственных за иммунную систему, основу которой составляют тимус, костный мозг, селезенка, групповые лимфотические фолликулы и лимфоциты.

На сегодня известны две независимые группы лимфоцитов: В-лимфоциты и Т-лимфоциты, взаимодействие которых между собой и их совместная работа с макрофагами обеспечивают весь

спектр иммунологических реакций. Жизнедеятельность лимфоцитов тесно связана также с гуморальной системой, что позволяет доставить их в любую точку тела, как только в этом возникнет необходимость.

У растений, в отличие от животных, намного проще сама дифференцировка тканей и нет специализированных органов иммунной системы. В то же время, поскольку каждая растительная клетка может дать при определенных условиях начало целому растению (клонирование), то она содержит в себе и всю необходимую для жизнедеятельности информацию, в том числе защитную.

В 1963 г. было высказано предположение о возможном функционировании у высших растений интерфероноподобной защитной системы и о роли интерфероноподобных белков в защитных реакциях растительного организма. В настоящее время это предположение можно считать доказанным, хотя растительные белки, аналогично антителам животных способные узнавать чужеродные антигены, пока не найдены.

Интерферон животных не оказывает непосредственного влияния на вирусную частицу, а включает программу метаболических процессов, направленную на развитие устойчивого состояния, включая синтез новых белков и РНК. Положительные результаты по подавлению репродукции растительного вируса интерфероном человека навело исследователей на мысль о возможном существовании у растений компетентных структур, осуществляющих функции включения интерфероноподобного защитного механизма.

Ими оказались вещества белковой природы: *лектины* и *антивирусные белки* растений. Физиологическая роль лектинов еще не изучена в достаточной степени, известно лишь, что это белки неиммунной природы, связывающие сахара, агглютинирующие клетки и (или) преципитирующие гликоконъюгаты, способные ингибировать рост патогенных микроорганизмов, индуцировать лизис зооспор. Однако имеются сведения, что лектины бобовых стимулируют рост клубеньковых бактерий. Известны также факты избирательного взаимодействия лектинов с патогенными микроорганизмами, которое зависит от вирулентности последних. Так, препарат лектина, полученный из листьев картофеля, специфически агглютинирует бактерии *Pseudomonas solanacearum* 34-х авирулентных штаммов и не обладает такой способностью по отношению к 54-м вирулентным штаммам. Выяснилось, что благодаря лектиноподобному веществу, выделяемому клетками паренхимы, клетки авирулентных бактерий агглютинируются в сгустки, которые впоследствии лизируются. Например, лектины, выделенные из листьев растений фасоли, устойчивых к *P. phaseolicola*, агглютинируют бактерии данно-

го вида, тогда как белковые экстракты восприимчивых растений такой способностью не обладают. Имеются сведения, что авирулентные штаммы *P. pisi* также индуцируют в растениях табака образование лектина, агглютинирующего эти бактерии. Таким образом, узнавание и иммобилизация патогена с помощью лектинов является одним из звеньев в устойчивости растений к бактериальному патогену.

Однако основным компонентом защитной системы растительного организма от патогенов следует признать антивирусные белки растений (АВБ), присутствие которых наблюдается довольно продолжительное время с момента заражения растения. Так, при заражении белой фасоли вирусом табачной мозаики, в околонекротических тканях листа был обнаружен антивирусный белок, присутствие которого наблюдалось в течение примерно двух недель с момента заражения растения. Белок был сконцентрирован в тканях, непосредственно примыкающих к очагу некроза, хотя некоторое его количество обнаружено в тканях между некротическими пятнами и даже в незараженных листьях верхнего яруса. Синтез антивирусного белка фасоли частично угнетали ингибиторы синтеза РНК и белка. Очевидно, большая часть антивирусного белка существует в тканях растений в виде предшественника или находится в связанном состоянии и для его высвобождения не требуется синтеза РНК и белка. Синтез антивирусного белка фасоли ингибировался также при повышенной температуре.

Антивирусный белок, выделенный из экстракта листьев картофеля, наоборот, устойчив к нагреванию и частично устойчив к трипсину. Особенность его в том, что он активизируется вирусом при инокуляции иммунного растения. Двуспиральная РНК, которая является индуктором интерферона, и системно распространяющийся в тканях картофеля данного сорта Y-вирус картофеля также способны индуцировать антивирусный белок.

В настоящее время известно довольно большое количество индуцируемых вирусной инфекцией антивирусных белков растений, часть из которых приводится в табл. 17.

Наиболее изученным из антивирусных белков растений является выделенный из листьев табака антивирусный фактор (АВФ), который выделяется из экстрактов листьев табака уже через несколько часов после их инокуляции вирусом табачной мозаики. При электрофорезе были получены множественные формы этого белка, причем наиболее активная фракция АВФ была представлена гомогенным белком с молекулярной массой 21–22 кД. Испытание антивирусных свойств этого соединения показало, что для защиты от системного инфицирования вирусом табачной мозаики доста-

## Индукцируемые антивирусные белки растений

Растение	Индуктор	Свойства
<i>Nicotiana glutinosa</i>	ВТМ	гликопротеид; 22 кД; РрН 2,5; осаждение сульфатом аммония более 70%
<i>N. tabacum</i>	ВТМ	26 кД; 57кД; РрН 2,5; осаждение сульфатом аммония более 70%
<i>Chenopodium amaranticolor</i>	ВНТ	фосфорилированный гликопротеид
<i>Datura stramonium</i>	ВТМ, ХВК	20–30 кД; РрН 2,5; осаждение сульфатом аммония более 70%
<i>Lycopersion esculentum</i>	ВТМ	индукция через 2–28 сут.
<i>Phaseolus vulgaris</i>	ВТМ, ВТМ РНК	осаждение сульфатом аммония более 70%; индукция через 2–14 сут. и через 24 сут.
<i>Solanum tuberosum</i>	ХВК, УВК	20 кД; осаждение сульфатом аммония более 70%; индукция через 24 сут.

точно одной молекулы белка на клетку растения. Следует отметить, что множественные формы имеют и интерфероны.

Между интерферонами и антивирусными белками растений также имеется сходство, как по химическому составу, так и по ряду физико-химических свойств. Обнаружены индукторы (двуспиральная РНК), общие для интерферона и интерфероноподобных белков растений. В частности, предлагается соотносить белок и интерферон следующим образом: интерферон — антивирусный белок, обычно гликолизированный, индуцируется вирусной инфекцией, имеет молекулярную массу 15–38 кД, относительно термостойкий и устойчивый к рН 2,5. По определению международного комитета по номенклатуре (1980), интерферон — это белок, который проявляет, по крайней мере в гомологичных клетках, неспецифическую антивирусную активность, опосредованную метаболическими процессами в клетке, включая синтез РНК и белка. Таким образом, индуцируемые растениями антивирусные белки удовлетворяют всем критериям определения интерферона, кроме опосредованного влияния на состояние противовирусной устойчивости, выполнение которого требует от исследователя понимания механизма регуляции защитных реакций, мало изученных для большинства этих белков в настоящее время.

Поэтому ожидать сегодня, что в растительных тканях могут формироваться и функционировать антитела в их классическом пони-

мании, не представляется возможным. С этих позиций фитоиммунитет следует рассматривать как систему, охраняющую структурную и функциональную целостность растений, основанную на свойстве распознавать и отторгать генетически чужеродную информацию. Растения не имеют иммунокомпетентных лимфоцитов и не способны образовывать антитела, но им свойственна способность распознавать генетически чужеродные клетки и молекулы.

#### *6.4.2. Возбудители растительных болезней*

В порядке убывающей вредоносности возбудители болезней растений можно расположить следующим образом: грибы — вирусы — бактерии — паразитические цветковые растения. Паразитарные грибы, количество которых по ориентировочным подсчетам составляет не менее 10 000 видов, уносят более 20% общего урожая мировой сельскохозяйственной продукции. И только 150–200 видов бактерий относятся к растительным патогенам. Надо полагать, что бактерии для растений менее вредоносны, чем паразитарные грибы, тогда как для человека и теплокровных животных, наоборот, именно бактерии представляют наибольшую опасность. Причиной этому может быть несколько факторов.

1. Как правило, бактерии термофильны, поэтому организм млекопитающих является для них более подходящим субстратом, чем растительные ткани.

2. Бактерии лучше себя чувствуют в щелочной среде, грибы же предпочитают более кислую.

3. Бактерии лишены способности активно проникать в ткани. Они попадают в организм животных в основном через дыхательную и пищеварительную системы. Грибы же образуют особые структуры, с помощью которых пробивают растительные покровы и клеточные стенки.

4. Большинство грибов образуют два вида спор, одни из которых служат для распространения, другие — для выживания в неблагоприятных условиях. Бактериям для распространения служат сами бактериальные клетки (споры образует только часть бактерий), и они не имеют необходимых для перезимовки органов, ввиду чего затрудняется их сохранность от одного вегетационного сезона до другого.

По характеру патогенных свойств паразиты растений можно отнести к факультативным паразитам, факультативным сапрофитам, облигатным паразитам и симбионтам.

**Факультативные паразиты** — микроорганизмы, живущие как сапрофиты на мертвых остатках растений; при благоприятных для них условиях могут нападать на живые растительные ткани, отдавая

предпочтение ослабленным и больным. Все они полифаги, и круг их хозяев достаточно широк.

**Факультативные сапрофиты** — наоборот, в основном паразитируют и только иногда переходят к сапрофитному образу жизни. Круг их хозяев значительно уже.

**Облигатные паразиты** — живут в природе только за счет живых растительных тканей, являются монофагами и составляют около 25% всех паразитов растений. Их жертва — сильные, активно вегетирующие растения. К облигатам относятся все вирусы.

**Симбионты** — мирное сосуществование обоих партнеров в случае их физиологической полноценности. Симбиотические отношения переходят в паразитические в случае ослабления одного из них.

По характеру питания фитопатогены делятся на некротрофы и биотрофы.

*Некротрофно* питаются все факультативные паразиты и часть факультативных сапрофитов. Прежде чем проникнуть в клетку растения, они ее убивают, поэтому внедрению таких паразитов всегда предшествует гибель растительных клеток.

*Биотрофное* питание присуще облигатам и остальной части факультативных сапрофитов. Продукты питания для этих патогенов — живые клетки хозяина. Поскольку на первых порах паразитирования биотрофы не губят хозяев, а сосуществуют с ними, то растительная клетка в качестве источника питания служит им дольше, чем некротрофам. Грибы этого типа распространяются, как правило, по межклетникам, проникая в клетку через специальные присоски — гаустории, через которые и выкачивают питательные вещества.

Аппарат воздействия на растения некротрофных фитопатогенов включает, как минимум, две разные группы веществ — токсины и экстрацеллюлярные (внеклеточные) ферменты, которые выделяются ими в межклеточную среду. С помощью токсинов патогены убивают растительные клетки, а затем уже с помощью ферментов превращают клеточное содержимое в удобную для усвоения форму. А поскольку токсины представлены низкомолекулярными веществами, они способны убивать клетки хозяина, находящиеся на значительном расстоянии от самого паразита. Например, *Phytophthora cinnamomi* убивает клетки корня эвкалипта, находящиеся на расстоянии 0,5 мм от гиф гриба. Химическая природа и структура молекул раскрыты пока лишь у очень немногих токсинов: известно, что некоторые из них включают пептидные, аминокислотные или углеводные группы, которые могут быть ответственными за присоединение токсинов к определенным местам на плазматической мембране растительной клетки, но функциональным действием токсины не обладают.



Токсины — одно из самых древних средств нападения микроорганизмов на высшие растения. Без них не могут обойтись факультативные паразиты, да и часть факультативных сапрофитов тоже. Вопрос о том, имеются ли токсины у биотрофов, до сих пор еще не решен.

Некротрофы, обладающие токсинами, различаются по уровню своей специализации, в зависимости от того, как много растительных видов они поражают. В соответствии с этим их токсины подразделяют на хозяин-специфические и неспецифические, действующие на многие виды растений. По этому признаку все имеющиеся токсины можно разделить на три группы.

**Фитотоксины** — вещества, выделяемые микроорганизмами в среду, где они растут; убивающие ткани растений и тем самым превращающие их в пригодный для заселения питательный субстрат. Они не специфичны в действии, т.е. вызывают повреждение широкого круга растений, как хозяев, так и не хозяев, которые их выделяют. Влияют на тяжесть заболевания, но не являются необходимыми для возникновения болезни.

**Вивотоксины** — выделяются не только в среду при сапрофитном питании паразита, но и в ткани зараженного растения на паразитических стадиях существования микроорганизмов. Токсины этого типа могут вызывать у растений некоторые симптомы, близкие к симптомам болезни.

**Патотоксины** — токсины, специфичные к своему растению-хозяину; повреждают в пределах вида лишь те растения, которые восприимчивы к патогену, вырабатывающему эти токсины. Хозяин-специфические токсины выделяются грибом на ранних стадиях инфекционного процесса и являются основными факторами его патогенности. Вероятно, патотоксины являются непосредственной причиной болезни, поскольку вызывают те же симптомы, что и само заражение. Эти токсины настолько точно отражают картину болезни, что ими можно в ряде случаев заменить самого паразита.

Образование и выделение ферментных белков осуществляется у некротрофов в везикулах, продуцируемых аппаратом Гольджи, в которых они и достигают плазматических мембран.

В отличие от некротрофов, биотрофные патогены обладают чрезвычайно узким набором экстрацеллюлярных ферментов, поэтому способ их воздействия на клетки растений совершенно иной. Он включает подавление одних сигнальных систем, вызывающих активные защитные реакции в клетках хозяина-растения, и одновременно включает индуцирование других сигнальных систем, например, запуск секреторной активности, направленной на изоляцию патогена и воссоздание вокруг гаусториев новой оболочки.

Активно функционирующие гаустории, очевидно, нарушают нормальные процессы синтеза оболочки на поверхности экстрагаусториальной мембраны, ингибируя или разрушая ферментные компоненты целлюлозосинтазного комплекса и используя их для питания вместе с молекулами углеводных предшественников.

Воздействие биотрофов на клетку хозяина настолько мягкое, что пораженная клетка может и не ощущать присутствие патогена. Как правило, проникновение биотрофного гриба сопровождается только локальным разрушением клеточной стенки, и здесь решающая роль принадлежит пектолитическим ферментам, ингибирование которых специфическими белками-ингибиторами, локализованными в клеточной стенке растения, может служить препятствием для внедрения гриба. Так, ингибитор полигалактуроназы синтезируется в растении специально для защиты от пектолитического фермента фитопатогенных грибов. Следовательно, проникнуть через растительную клеточную стенку могут грибы, полигалактуроназа которых нечувствительна к действию ингибитора из данного вида растений. Это может произойти и в случае, если орган растения находится в такой стадии, когда содержание ингибитора в его тканях достаточно низкое.

В последние годы накапливается все больше экспериментальных данных, свидетельствующих об участии белков-ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений от повреждений, в том числе фитопатогенными микроорганизмами. В литературе обсуждается также функция полигалактуроназы прорастающих пылевых зерен и соответственно — ингибитора в тканях цветка фасоли и др.

Для того, чтобы стать паразитом, микроорганизм должен пройти процесс специализации (приспособиться к своему будущему хозяину). Под специализацией следует понимать приуроченность патогена к одному или нескольким растениям-хозяевам. Так, различают узко- и широкоспециализированные группы возбудителей болезней:

- *полифаги* — широкоспециализированные патогены — вызывают заболевания различных родов внутри одного семейства растений и даже растений из различных семейств. Например, возбудитель серой гнили *Botrytis cinerea*;
- *монофаги* — узкоспециализированные патогены — паразитируют только на растениях одного рода или даже одного вида.

Внутри вида могут также возникать особые формы, присущие только определенным сортам. Такие формы получили название физиологических рас.

Иммунитет, предохраняющий большинство растений от поражения большинством паразитов, не являющихся по отношению к

этим растениям специфическими, называется неспецифическим иммунитетом. Его еще называют общим, конституционным, врожденным или естественным. Н.И. Вавилов называл его видовым иммунитетом, поскольку он предохраняет растения от поражения теми микроорганизмами, которые не приобрели способность поражать данный растительный вид.

Патогены становятся по отношению к растениям специфическими, когда они вместе проходят процесс сопряженной эволюции. Устойчивость же растений, их отдельных сортов к специфическим болезням получила название специфической, или сортовой устойчивости.

Для того, чтобы стать по отношению к растению специфическим патогеном, последний должен пройти вместе с растением процесс сопряженной эволюции. В начале 50-х годов американцем Т. Флором была предложена теория ген-на-ген, ставшая одной из центральных догм фитоиммунологии. Основная идея развиваемой Т. Флором концепции — в результате сопряженной эволюции растения-хозяина и его паразита у них возникают комплементарные (соответствующие друг другу) пары генов: ген устойчивости у растения и преодолевающий его ген вирулентности у паразита. Естественный отбор будет благоприятствовать тем новым признакам растений, которые защищают их от паразитов и тем новым признакам паразитов, которые преодолевают защитные механизмы хозяина. Казалось бы, что чем большим количеством генов вирулентности располагает раса, тем выше ее жизнеспособность. В действительности, в популяции паразита накапливаются лишь те гены вирулентности, которые необходимы для преодоления генов устойчивости растения-хозяина.

### *6.4.3. Восприятие, распознавание, рецепция*

В случае проникновения фитопатогена в растительную клетку образуется поверхность взаимодействия двух организмов. При этом клеточные стенки растений примерно на 90% состоят из сложных углеводов, четверть которых представляет собой кристаллические целлюлозные микрофибриллы, выполняющие функцию каркаса. Фибриллы погружены в матрикс, состоящий из структурно более сложных, чем целлюлоза, полисахаридов. Клеточные стенки грибов также представляют собой систему микрофибрилл, встроенных в аморфный матрикс. В зависимости от таксономической принадлежности грибов скелетные компоненты их клеточных стенок могут быть построены из целлюлозы, глюкана или хитина. Остальные биополимеры (хитозаны, маннаны, липиды и др.) служат цементирующими веществами, образуя химические связи с микрофибрил-

лами. Под действием различных стрессовых агентов, включая механическое повреждение тканей и их инвазию фитопатогенами, происходит усиленный распад полисахаридов клеточных стенок растений с высвобождением олигосахаридов. По некоторым сведениям, клеточная стенка и ряд полимеров в пораженных тканях растения расщепляются под действием экстрацеллюлярных гидролаз гриба. Оказалось, что олигосахариды, образующиеся при деградации полисахаридов клеточных стенок, обладают четко выраженными регуляторными функциями и способны к регуляции иммунных и ростовых функций растения. Олигосахариды, образующиеся из полисахаридов клеточных стенок грибов-фитопатогенов, являются экзогенными по отношению к растению, тогда как олигосахариды из полимеров клеточных стенок растений можно назвать эндогенными регуляторами растительных тканей.

В начале 50-х годов Р. Толбойс сумел увидеть во взаимодействии паразита и хозяина две последовательные стадии, которые назвал детерминантной и экспрессивной. На детерминантной, или определяющей стадии (от англ. to determinate — определять) и решается, будет ли защищаться растение. На второй экспрессивной (от англ. to express — выражать) фазе происходит выражение того, что уже было ранее решено на детерминантной фазе.

Перемещение внимания фитоиммунологов с экспрессивной на детерминантную фазу, т.е. от самих защитных реакций к тем причинам, которые их вызывают, стало возможным лишь в последние 10–15 лет. Именно это новое направление исследований и обеспечило тот очевидный прогресс, который сейчас имеет место в фитоиммунологии: распознавание чужеродной генетической информации — главная функция иммунитета.

Явление распознавания определяет также первые этапы совместности либо несовместности антигенов пыльцы и пестика при опылении растений, совместимость трансплантата и растения-реципиента при прививках, симбиотические отношения у растений и грибов микоризообразователей, а также растений семейства бобовых и бактерий-азотофиксаторов. В этом случае, если антигены, расположенные на поверхности взаимодействующих тканей, окажутся совместимыми, отторжения не произойдет и результаты опыления, прививок, симбиоза окажутся положительными. Если, напротив, антигены окажутся несовместимыми, то произойдет отторжение. Наиболее четким примером способности растительной ткани отличить свое от чужого представляет собой распознавание пыльцы пестиком. Показано, что определяющая роль в этом процессе принадлежит поверхностным белкам гликопротеидной природы, так называемым S-белкам, которые являются продуктами S-генов.

При прививании растений тоже встречаются известные трудности, хотя они выражены в меньшей степени, чем при трансплантации у животных. Если у млекопитающих и человека иммунная система распознает и отторгает ткани, принадлежащие другому индивидууму того же вида (пересадка органов возможна только между однойщевыми близнецами), то у растений внутривидовые прививки являются обычным делом: известны случаи межродовых и межсемейственных прививок.

Процесс распознавания патогенов становится возможным благодаря специальным поверхностным рецепторам (своеобразным органам чувств клетки).

Поверхность каждой клетки представляет собой мозаику из таких рецепторов. Рецепторы, в большинстве своем имеющие углеводную природу (но встречаются и белки), представляют собой специализированные участки, которые могут избирательно связываться с определенными молекулами, находящимися либо в свободном состоянии, либо на поверхности других клеток. С одними молекулами рецепторы реагируют, а другие игнорируют. Обо всех событиях, происходящих на границе, поверхность клетки быстро сообщает в центр, где и принимается соответствующее решение — принять или отторгнуть. Таким образом, исход от соприкосновения растительной клетки с клеткой патогена будет зависеть от взаимодействия поверхностных молекул, синтезируемых одним организмом, с макромолекулами на поверхности другого.

К настоящему времени описано не менее 40 типов поверхностей взаимодействия. В частности, поверхность взаимодействия между клетками хозяина и паразита будет различаться в зависимости от того, проникает паразит внутрь клетки или развивается в межклетниках. Иногда протопласт паразита непосредственно соприкасается с протопластом хозяина, и тогда взаимное распознавание предполагает взаимодействие молекул на поверхности цитоплазматических мембран партнеров.

Что касается млекопитающих, то здесь иммунокомпетентные клетки распознают антигены с помощью рецепторов, расположенных на клеточной поверхности, что является необходимым условием для реализации иммунного ответа. Достаточно хорошо изучена сущность рецепторов В-клеток (точки распознавания на лимфоцитах), которые представляют собой антитела иммуноглобулиновой природы. Часть иммуноглобулиновых рецепторов свободно выделяется наружу, а часть остается прикрепленной к мембране лимфоцита. Рецепторы синтезируются постоянно и отделяются от клеточной поверхности лимфоцита.

#### *6.4.4. Стратегия самообороны: сигнальная схема и последовательность реакции*

Присутствие патогенов «выдают» растению элиситоры — поверхностные либо выделяющиеся паразитом вещества, которые первыми соприкасаются с поверхностью растения. Эти вещества распознаются растением, сигнализируя о включении системы защитных реакций. Вначале их называли индукторами, поскольку они индуцируют устойчивость. Впоследствии термин «индуктор» предложили заменить на «элиситер» (от англ. to elicit — извлекать, вызывать).

Элиситерами могут быть такие соединения, как хитин, хитозан, глюканы, гликопротеины, липополисахариды, липогликопротеиды, пектолитические и протеолитические ферменты. Как правило, большинство элиситеров содержат в своем составе углеводы, хотя бывают и исключения. Так, элиситер фитоалексина гороха — мониликолин А, выделенный из паразита, вызывающего плодовую гниль яблок и груш (*Monilia fructigena*), представляет собой полипептид с молекулярной массой около 8000 Д.

Кстати, мониликолин А был первым элиситером, выделенным в Австралии в лаборатории профессора И. Круикчанка. Сейчас их известно несколько десятков, хотя не все они одинаково хорошо охарактеризованы. К настоящему времени более или менее очищен только один элиситер из клеточных стенок возбудителя фитофтороза сои. Оказалось, что он представлял собой олигосахарид, состоящий из нескольких глюкозных остатков, связанных 1,3- и 1,6-связями.

Часто один и тот же патоген содержит не один, а два или даже три элиситера, разной химической природы и по-разному локализованных в составе патогенов.

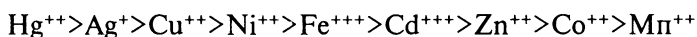
Элиситеры индуцируют фитоалексины — низкомолекулярные антибиотики высших растений, которые практически отсутствуют в здоровых тканях и возникают в ответ на контакт с фитопатогенами; при быстром достижении антимикробных концентраций фитоалексина выполняют свою основную биологическую функцию — отражение атаки чужеродного антигена.

Каждое ботаническое семейство имеет фитоалексины разной химической природы, за синтез которых отвечают и разные ферментные системы.

Предполагается, что в здоровом растении группа генов, ответственных за образование ферментов, синтезирующих фитоалексины, зарепрессирована. Индукция же связана с дерепрессией этих участков генома клетки, в результате чего и начинается синтез фермен-

тов. В пользу подобного предположения говорит тот факт, что под влиянием заражения несовместимыми паразитами в растительных тканях начинается активный синтез молекул РНК и усиленный синтез белка. Если инфицированные ткани обработать метаболитическими ядами, ингибирующими синтез РНК и белка, то образование фитоалексинов прекращается.

Индуктировать образование фитоалексинов могут не только паразитарные грибы, но и бактерии, вирусы, нематоды, а также некоторые насекомые. Кроме того, их образование может индуцироваться под влиянием ряда химических агентов и физических воздействий. По этой причине все существующие элиситеры были разделены на два класса: биотические (имеющиеся у микроорганизмов) и абиотические. К числу абиотических относятся соединения, не имеющие ничего общего с продуктами метаболизма фитопатогенов. Это, например, соли тяжелых металлов, которые по своей способности индуцировать образование пизатина располагаются следующим образом:



К числу абиотических элиситеров относят и некоторые ингибиторы отдельных метаболитических процессов (иодацетат, фтористый натрий, 2,4-динитрофенол, некоторые антибиотики, фенольные соединения, цитокинины, циклический аденозинмонофосфат и, наконец, многие пестициды). Элиситерами являются и некоторые физические воздействия, например облучение УФ лучами, частичное замораживание. Есть сведения, что умеренное постукивание по листьям конских бобов вызывает у них образование фитоалексинов, тогда как сильный удар — нет.

Между двумя классами элиситеров есть существенные различия:

1. Биотические элиситеры вызывают образование фитоалексинов в значительно больших концентрациях, чем абиотические. Так, абиотические элиситеры оказываются активными в концентрациях  $10^{-3}$ – $10^{-5}$  М, тогда как биотические — в  $10^{-9}$  М и ниже. Причем даже в максимально индуцирующих концентрациях абиотические элиситеры редко могут вызывать образование фитоалексинов в концентрациях, приводящих к полному подавлению роста паразитов.

2. Под влиянием абиотических элиситеров в растительных тканях индуцируются не только фитоалексины, но и ряд других соединений, не имеющих никакого отношения к реакции несовместимости паразита и хозяина. Биотические элиситеры, наоборот, вызывают прицельное индуцирование только фитоалексинов.

Большинство известных к настоящему времени элиситеров было обнаружено на основании их способности вызывать накопление в

растительных тканях фитоалексинов. Впоследствии выяснилось, что многие из элиситеров не только индуцируют синтез этих веществ, но и вызывают некротизацию тканей, являющуюся неотъемлемой составной частью СВЧ, а также образование раневой перидермы, отторгающей зону инфицирования от здоровой ткани. Так, многие из числа ныне известных элиситеров индуцируют не только фитоалексины, но и вызывают образование целого комплекса защитных реакций, связанных с реакцией СВЧ, и поэтому их правильнее называть элиситерами защитных реакций.

СВЧ (или сверхчувствительность) — это местная защитная реакция растений, в основе которой лежит быстрая локальная гибель части инфицированных клеток вместе с проникшим в них патогеном. Чем интенсивнее протекает реакция СВЧ, тем быстрее отмирают инфицированные клетки. СВЧ у растений возникает при первичном контакте с инфекцией, тогда как у человека — в ответ на повторное введение антигена.

Схема самообороны растительной клетки, а именно: элиситеры вызывают СВЧ-гибель клеток хозяина, а образование фитоалексинов, которые накапливаются в отмерших клетках, губят присутствующего там паразита, — имеет ряд несоответствий.

Во-первых, элиситер паразита, нанесенный на поверхность растительной ткани, вызывает гибель поверхностных клеток, с которыми он непосредственно соприкасается, тогда как фитоалексины образуются в более глубоко расположенных слоях клеток, куда элиситер вряд ли проникает.

Во-вторых, СВЧ-гибель клеток растения наступает вскоре после соприкосновения с элиситером паразита. Так, клетка листа или черешка картофеля погибает уже спустя 30 мин после того, как ее цитоплазматическая мембрана приходит в соприкосновение с гифой несовместимой расы возбудителя фитофтороза, тогда как фитоалексины начинают образовываться лишь спустя несколько часов после гибели клеток. Более того, если с помощью определенных приемов задержать СВЧ-гибель клетки, то настолько же задерживается и начало образования фитоалексина, и, наоборот, если СВЧ-гибель ускоряется, то ускоряется и образование фитоалексина.

Наконец, сам факт, что в местах инфицирования растительных тканей фитопатогеном или обработки их элиситерами у растений развивается локальная устойчивость.

Рассматривая приведенные несоответствия, включая возникновение устойчивости в отдаленных тканях растения, можно предположить существование сигнала, способного системно распространяться от места инфекции. Соответственно сигналы могут быть разделе-



ны на локальные, распространяющиеся на ограниченное число клеток, и системные, транспортирующиеся по всему растению или его органу. Предполагается, что распространение сигналов в первом случае происходит диффузно, а во втором — сигнальные молекулы транспортируются по флоэме. Оказалось, что некоторые из олигосахаридов, предназначенные индуцировать системные ответы, способны транспортироваться по флоэме, тогда как другим олигосахаридам, индуцирующим образование фитоалексинов, нет необходимости передвигаться в отдаленные участки растения, так как фитоалексины накапливаются локально. Таким образом, олигосахарины являются хорошей иллюстрацией к концепции, развиваемой И.А. Тарчевским, об использовании клетками информационного потока катаболитов в качестве сигнальных молекул, воздействующих на различные стадии процесса анаболизма.

Защитная ответная реакция растительной ткани включает в себя как минимум два последовательных этапа: элиситер вызывает СВЧ-гибель соприкасающихся с ним растительных клеток, а уже СВЧ-реакция служит как бы вторичным сигналом к образованию фитоалексинов. Можно было бы предположить, что сигнал к их возникновению передает некое вещество, которое освобождается из погибших (или погибающих?) клеток растения-хозяина. И такое вещество было недавно обнаружено американским фитоиммунологом П. Альберсхеймом. Это фрагмент клеточных стенок сои, состоящий из 12 молекул галактуроновой кислоты, соединенных между собой  $\alpha$ -1,4-глюкозидными связями. Близкий по строению фрагмент удалось выделить из препарата цитрусового пектина.

Выяснилось, что пектолитические ферменты воздействуют на клеточную стенку растения и высвобождают из нее пектиновый фрагмент, являющийся своеобразным химическим посыльным, как бы вторичным элиситером, вызывающим образование фитоалексинов в прилегающих здоровых клетках. Очевидно, в погибающих под действием элиситеров паразита растительных клетках также активизируются собственные ферментные системы, разрушающие клеточную стенку и высвобождающие индуцирующий фитоалексины фрагмент. А поскольку гибель или повреждение клеток вызывают многие химикаты и физические воздействия, то неудивительно, что в ответ на их обработку в растительных тканях образуются фитоалексины. Ведь недаром их количество часто прямо пропорционально степени токсичности элиситера для клетки растений.

Таким образом, в ответ на широкий набор воздействий, убивающих или повреждающих растительные клетки, из их клеточных оболочек высвобождается своеобразный химический курьер, или иммунологический посыльный, который диффундирует в приле-

гающие клетки, где либо индуцирует образование защитных веществ, либо повышает способность к их образованию.

Особое значение приобретают неспецифические свойства фитоалексинов, в силу чего они предохраняют поврежденные растения от широкого набора потенциально опасных для них патогенов. Ведь мало ли каким патогеном может поразиться уже поврежденный участок.

Сегодня, благодаря имеющимся данным, основные звенья патоген-индуцированной сигнальной сети можно представить следующим образом: контакт патогена с растением — образование элиситеров различной природы (белков-элиситинов, продуцируемых патогенами; олигосахаридов клеточных стенок растения; олигосахаридов клеточных стенок патогена; гликопротеидов патогена, олигопептидов и др.; элиситеров, связывающих с рецепторными белками плазмалеммы, что вызывает нарушение их конформации и автофосфорилирование) — активация иммобилизованных в плазмалемме или связанных с ней ферментов (оксидазы, фосфолипазы, аденилцетаткиназы и др.). Некоторые из этих соединений вызывают синтез бактерицидных или фунгицидных веществ или активацию последующих звеньев сигнальной сети. Например, липооксигеназное превращение линолената приводит к появлению летучих гексоналей и гексанолов, 12-углеродных соединений, а также фитогормона жасмоната, играющего важную роль в экспрессии генов устойчивости и формировании иммунитета. Или, в результате активации оксидазы и быстрого накопления салицилата (ингибитора каталазы), отмечается повышение концентрации перекиси водорода, что приводит, с одной стороны, к подавлению развития патогенов, а с другой — к сверхчувствительности клеток и последующему некрозу, к пероксидазным сшивкам полимеров клеточной стенки-пектинов, лигнина, белков и связанному с этим повышению прочности механического барьера растительных клеток, что также препятствует инфицированию.

Итак, клетка несовместимого хозяина, распознавшая элиситер проникающего паразита (индуктор-1), гибнет в результате реакции СВЧ. Из ее клеточных стенок высвобождается индуктор-2 — олигосахарин, который предупреждает об опасности более глубоко расположенные ткани, мобилизуя их таким образом на борьбу с инфекцией. Налицо своеобразная эстафета индуцирования: один индуктор является причиной СВЧ-гибели клетки, второй — причиной образования фитоалексинов. Действия обоих индукторов разъединены во времени и в пространстве.

Возможно, существует и индуктор-3, который вызывает образование раневой перидермы, отделяя таким образом участок, под-

верженный инфекции, от здоровой ткани. Извещенные об опасности клетки синтезируют фитоалексины, которые направляются в некротизированные клетки, где и накапливаются в губительных для паразита концентрациях. Надо сказать, что синтезируя в целях самозащиты растительные антибиотики, растения также подвергают себя опасности, поскольку фитоалексины являются ядом и для здоровых клеток. Яд этот действует неизбирательно и убивает подряд все живое, включая производящие его клетки. Накапливаясь в некротизированных клетках, фитоалексины не только убивают паразита, но и сами подлежат уничтожению путем отторжения некротизированных тканей.

В отличие от растений, иммунная система человека и животных может позволить себе выброс антител в кровяное русло, не опасаясь за жизнь клеток собственного тела. Антитела теплокровных настолько специфичны, что будут уничтожать только антигены паразита, не затрагивая собственные клетки.

В преодолении иммунного статуса растений вовлекаются специально секретируемые патогеном соединения: токсины, литические ферменты, специфические и неспецифические иммуносупрессоры.

В процессе эволюции патогены сумели также отобрать несколько эффективных вариантов, позволяющих им обмануть распознающие системы растения-хозяина.

**Вариант первый** — «утеря элисителей». Поскольку элисители, находящиеся на поверхности взаимодействия паразита и хозяина, позволяют последнему распознавать и отторгать паразита, то патогену проще всего было бы совсем убрать элисители из своего состава. Однако вещества паразита, которые растения превратили в своих провокаторов, выполняют у патогена определенные функции, без которых паразиту трудно обойтись. К тому же, если патоген ликвидирует один провокатор, то растение может приобретать способность распознавать другой, а затем и третий и т.д. Подобный путь «утери» элисителей малоэффективен, однако существует и другой. Это явление большей выживаемости менее вирулентных рас по сравнению с более вирулентными, получившее название «стабилизирующий отбор». Такой отбор обеспечивает устойчивость данного вида или популяции к изменениям. Предположим, в популяции паразита появляется раса с генами вирулентности, позволяющими ей преодолеть комплементарные гены устойчивости хозяина. Это ставит ее в положение вне конкуренции с другими расами, поскольку только она способна поражать устойчивую форму растения, которую другие расы поражать не в состоянии. Но это же делает вирулентную расу уязвимой (менее жизнеспособной и менее конкурентоспособной) в сапрофитной фазе или на восприимчивых

сортах растений. На этой фазе простые расы, не имеющие генов вирулентности или имеющие их в меньшем количестве, будут вытеснять высоковирулентную расу. Излишняя вирулентность понижает способность к выживанию. Значит, раса приобретает новые гены вирулентности за счет неких потерь, которые сделали ее менее жизнеспособной. Возможно, что потерей в данном случае и была утеря метаболита, выполняющего роль провокатора.

**Вариант второй** — маскировка элиситеров или явление молекулярной мимикрии. В этом случае на поверхности патогена, взаимодействующего с хозяином, находятся довольно известные растению антигены или вещества, похожие на вещества самого растения, тогда как сами индукторы паразита спрятаны глубоко под ними. Паразит не распознается и беспрепятственно проникает в растение. В иммунологии растений это явление молекулярной мимикрии было установлено фитоиммунологом Т.И. Федотовой и впоследствии подтверждено исследованиями Н.Н. Гусевой и Б.Б. Громовой. Все они показали, что у фитопатогена и его растения-хозяина есть общие вещества — антигены. И чем больше общих антигенов имеет паразит с растением, тем больше вероятность поражения растения данным паразитом.

**Вариант третий** — образование специфических элиситеров. У совместимого паразита или его расы происходит какое-то изменение молекул элиситера, в результате чего они перестают быть комплементарными участками растения и ими не распознаются. Такие элиситеры вызовут защитную реакцию у устойчивых сортов растений, но не у восприимчивых, т.е. будут обладать специфическими свойствами. К сожалению, в настоящее время фитоиммунологи располагают незначительными сведениями о специфических элиситерах. Один из них обнаружен в клеточных стенках и выделениях возбудителя фитофтороза сои. Им оказался гликопротеин, на 90% состоящий из белка и на 10% — из углеводов, отвечающих за его активность.

Большинство из известных сейчас элиситеров обладают неспецифическими свойствами. Это означает, что индукторы, присутствующие у всех рас фитопатогенов, независимо от наличия у них генов вирулентности, могут индуцировать защитные реакции у всех сортов растений, независимо от присутствия у них генов устойчивости.

Возможно, что неспецифические индукторы затрудняют поиск специфических элиситеров, которые присутствуют у паразитов наравне с неспецифическими.

**Вариант четвертый** — включение антиэлиситеров (супрессоров). Речь идет о наличии у некоторых паразитов антииндукторов (супрессоров), перекрывающих действие элиситеров. Впервые супрес-

соры были открыты при изучении иммунных систем животных. Ими оказалась особая группа лимфоцитов, оказывающая подавляющее действие на защитные реакции организма. У растений супрессоры-антииндукторы были открыты после обнаружения индукторов-элиситеров. Супрессоры фитопатогенных организмов делятся на две группы: одни из них убивают или повреждают растительные клетки, другие — только блокируют или задерживают защитные реакции. К первой группе супрессоров следует отнести токсины паразитов. Естественно, что растительная клетка, убитая токсинами паразита, лишается способности распознавать патоген, а тем более отвечать защитным реакциям. Ко второй группе супрессоров относятся импедины (от англ. to impede — задерживать, препятствовать), название которых означает нетоксический бактериальный фактор, подавляющий защитный механизм хозяина. Возможно, подобное разделение супрессоров на токсины и импедины отражает в какой-то мере разделение патогенов на некротрофы и биотрофы:

- *некротрофы* продуцируют токсины, убивающие клетку на некотором расстоянии от самого паразита;
- *биотрофы* — супрессоры типа импединов, которые выделяются патогеном при непосредственном взаимодействии с растительной клеткой.

#### *6.4.5. Повышение устойчивости растений к фитопатогенам*

Избежать опустошительных эпифитотий и поддерживать то равновесное состояние в природе, которое сложилось между хозяином и паразитом, позволяет неспецифическая устойчивость растений, и работы в этом направлении привлекают все больше внимания не только фитоиммунологов, генетиков и селекционеров, но также биохимиков, физиологов и др. Так, получены интересные данные, согласно которым, при инфицировании устойчивых и восприимчивых сортов, изменения ряда физиологических и биохимических параметров, характеризующих фотосинтез, дыхание, проницаемость мембран, а также состав белков, имели диаметрально противоположную направленность. В частности, содержание АТФ увеличивается у устойчивых сортов и уменьшается у восприимчивых. Недостаток же макроэргических соединений и некоторых пластических веществ снижает активность биосинтетических процессов в клетках, необходимых для обновления внутриклеточных структур растения и образования защитных барьеров на пути патогена. Надо полагать, что мобилизация защитных механизмов клетки требует значительных энергетических затрат. Заражение восприимчивого сорта сопровождается повышением интенсивности дыхания и сни-

жением интенсивности сопряженного с окислением фосфорилирования и, следовательно, снижением показателя Р/О, т.е. имеет место разобщение дыхания и фосфорилирования. У устойчивых растений усиление дыхания сопровождается повышением его энергетической эффективности (дыхание, сопряженное с фосфорилированием). Итак, в восприимчивых тканях все сводится к тому, что клеточные ресурсы перестают расходоваться на нужды самой клетки и переключаются на синтез вирусных частиц или питание патогенов грибной и бактериальной природы, что и приводит к деградации клеточных структур.

Повысить устойчивость растений к предстоящей встрече с инфекцией позволяет сенсibilизация растительной ткани. Термин «сенсibilизация» был введен в фитоиммунологию швейцарским фитопатологом Э. Гойманом. Он понимал сенсibilизацию как повышение реактивности организма в ответ на внедрение чужеродных веществ, что давало возможность поднять устойчивость растений к фитопатогенам.

Полагают, что первичное действие большинства фитотоксинов направлено на изменение проницаемости плазмалеммы, вызванное нарушением функций электрогенных насосов и ионных каналов, в силу чего возникает утечка электролитов. В этом процессе участвуют элиситеры, обладающие свойством ионофоров, ингибиторов  $H^+$ -АТФаз, или дестабилизаторов плазмалеммы, и те из иммуносупрессоров, которые также влияют на ионный обмен, в частности подавляют АТФазную активность.

Принципиальное отличие элиситеров от супрессоров заключается в том, что первые стимулируют передачу сигналов внутрь клетки в целях инициации защитных реакций, вторые блокируют передачу этих сигналов. Так вот спустя 2 ч после обработки корней картофеля 0,2%-м солевым раствором токсина доля неповрежденных корневых волосков у устойчивого сорта Луговской статистически не отличалась от контроля ( $95 \pm 5\%$ ), тогда как у неустойчивых сортов Лукьяновский и Ирена Барская она достоверно снижалась (соответственно  $78,5 \pm 5$  и  $72 \pm 4\%$ ). Показатель устойчивых к патогену кольцевой гнили сортов картофеля находился в прямой зависимости от способности растений к восстановлению рН наружного раствора до физиологических значений. В стабилизации апопластного рН-гомеостаза участвуют электрогенные насосы типа плазмалеммных  $H^+$ -АТФаз, метаболическая регуляция которых осуществляется более эффективно у клеток толерантных сортов, чем у клеток неустойчивых. Таким образом, поддержание растительными клетками внеклеточного рН-гомеостаза можно рассматривать как один из механизмов неспецифической устойчивости.

Если успехи практической иммунологии человека и животных не вызывали сомнений, то у ведущих фитопатологов еще до недавнего времени не было единого мнения относительно возможности приобретенного иммунитета у растений. Так, в свое время Н.И. Вавилов считал возможным наличие приобретенного иммунитета у растений. Э. Гойман уже не признавал возможность иммунизации растений, ссылаясь на смущающие его обстоятельства:

1. Растения обладают слишком низкой температурой тела, для того чтобы в их тканях активно протекали защитные реакции. Например, клубень картофеля имеет собственную температуру  $0,005^{\circ}\text{C}$ , тогда как температура человека составляет  $36,6^{\circ}\text{C}$ . Если судить по количеству тепла, освобождающемуся при диссимиляции, то жизненные процессы в организме человека протекают в 7000 раз активнее, чем в клубне картофеля.

2. Клетки растений бедны протоплазмой. И если у животных они почти целиком заполнены ею, то у растений протоплазма образует только тонкий пристенный слой, тогда как все остальное пространство (примерно 9/10 объема) занимают вакуоли. А активные защитные реакции организма протекают именно в протоплазме.

Все это и привело Э. Гоймана к выводу, что если и существует иммунизация растений, основанная на сенсibiliзации, то она локальна и быстро преходяща.

Действительно, последующие исследования показали, что в зараженном растении устойчивость приобретают только те клетки, которые расположены в зоне заражения либо непосредственно к ним примыкают. Об этом писал еще Мюллер, основываясь на своих исследованиях по фитофторозу картофеля.

Тем не менее удалось установить, что возникающая под действием элиситера сенсibiliзация является вовсе не локальной, но системной. Локальная устойчивость развивается только на месте развития инфекции или нанесения препарата, не распространяясь по растительным тканям. Системная устойчивость, наоборот, проявляется у растения на расстоянии от точки взаимодействия с патогеном или веществом и захватывает все растительные ткани.

Успехи фитоиммунологии, достигнутые за последнее время, подтвердили гениальное предсказание Н.И. Вавилова. Оказалось, что элиситер, выделенный из возбудителя фитофтороза, — так называемый липогликопротеидный комплекс вызывает у картофеля системную сенсibiliзацию всего растения. Но для этого необходимо наличие как минимум двух условий:

1) элиситер должен быть отделен от присутствующего у того же паразита супрессора (-1,3-, -1,6-глюканов);

2) он должен быть использован в строго определенной концентрации, не большей и не меньшей.

Очевидно, эффективная защита хозяина требует правильно выбранного индуктора (элисitera), причем в строго определенной концентрации, для того чтобы достигнуть нужного уровня дерепрессии клеточного генома. Индуктор при этом является как бы ключом к замку, открывающим устойчивость растения-хозяина и освобождающим его защитные силы. Возможно также, что зарепрессирован и индуктор паразита, освобождающийся только при взаимодействии с растением. Происходит как бы взаимное индуцирование, в ходе которого растение высвобождает индуктор паразита, а последний дерепрессирует образование фитоалексинов у растения.

Таким образом, с помощью иммунизации в растениях стимулируются свойства неспецифической или общей устойчивости. В какой-то мере она напоминает полевую, полигенную или относительную устойчивость, с той лишь разницей, что последняя является генетически определенным признаком того или иного сорта, тогда как благодаря сенсбилизации регулируется устойчивость в пределах онтогенеза данного генотипа.

Хотя иммунизация обеспечивает не абсолютный, а только относительный уровень устойчивости, зато он проявляется по отношению ко всем расам паразитов, а также ко многим другим видам фитопатогенов.

Подобный уровень устойчивости вряд ли сможет преодолеваться паразитами именно в силу своего неспецифического действия, т.е. отсутствия определенной мишени, к которой легко мог бы адаптироваться паразит. Ведь известно, что полигенная устойчивость не преодолевается патогенами, хотя ее уровень относительно невелик. Именно поэтому полевая, или полигенная, устойчивость и представляет наибольшую перспективу для практиков, занимающихся выведением болезнеустойчивых сортов.

Неудачные попытки иммунизации растений в прошлом имели на то ряд оснований.

Во-первых, не было известно, чем именно следует иммунизировать растения. Попытки иммунизировать растительные ткани проводились вслепую, а поскольку о существовании элиситеров не подозревали, в рабочие растворы, которыми обрабатывали растения с целью повысить их устойчивость, элиситеры могли и не попадать. Единых методов получения иммунизирующих растворов не было и быть не могло, поскольку элиситеры у разных патогенов различны по химической природе и по-разному локализованы: одни находятся на их поверхности, другие — в составе выделений, тре-



ты — локализованы внутриклеточно, но выходят из клеток паразитов при соприкосновении с растением.

Во-вторых, в том случае, если даже элиситер попадал в состав иммунизирующей жидкости, он мог попасть в нее в иной, чем это необходимо, концентрации. Для того чтобы растение оказалось в состоянии сенсibilизации, элиситер в составе рабочей жидкости должен быть в строго определенной концентрации — не большей и не меньшей. Малая концентрация элиситера окажется недостаточной для сенсibilизации, тогда как слишком большая вызовет некроз и образование фитоалексинов. Существует довольно ограниченная область концентраций, в которой элиситер вызывает нужный эффект, и эта концентрация вряд ли может быть случайно достигнута.

В-третьих, если даже допустить, что элиситер оказался в рабочих растворах и попал в них в нужной концентрации, то его действие могло оказаться перекрытым супрессором, присутствующим у этого же патогена. Иными словами, выделить элиситер из паразита, отделив его от супрессора, и затем использовать в строго определенной концентрации вслепую, конечно, не представлялось возможным, чем и объясняются неопределенные результаты прошлых опытов по иммунизации растений.

\*\*\*

Проблемы факториальной экологии описаны в огромном числе публикаций. Охватить все, что написано о всех факторах среды и их комбинациях, не представляется возможным. Поэтому во второй части учебного пособия пришлось коснуться лишь некоторых типов воздействий на растения и реакций растений на эти воздействия. Реакция растений на каждый из факторов среды описана далеко не полностью. Эта фрагментарность описаний адаптивных комплексов отражает незавершенность теоретической базы экологической физиологии растений. Однако общая экологизация подходов в естественных науках, потребность в практическом управлении адаптивным потенциалом растений делает проблему построения системы общетеоретических подходов в экологической физиологии все более насущной.

Наиболее часто используемые параметры  
продукционного процесса растений

Параметры	Объяснение (формула)	Единица изм.
<b>Прямые параметры</b>		
<i>Весовые параметры</i>		
$W_p$ – вес растения	$W_p = W_l + W_s + W_r$	мг
$W_\Delta$ – сухой вес растения		мг
$W_l$ – вес листьев		мг
$W_s$ – вес стебля		мг
$W_r$ – вес корня		мг
$W_{sh}$ – вес надземной части	$W_{sh} = W_l + W_s$	мг
$W_{rp}$ – вес репродуктивной части	Масса цветов, соцветий, плодов, семян и т.д.	мг
$W_{seed}$ – вес семян	Средний вес 50 воздушно сухих семян	мг
<i>Линейные параметры</i>		
$h$ – высота растения		мм
$a$ – длина листа		мм
$b$ – ширина листа	Ширина терминальной (верхушечной) доли, если лист рассеченный	мм
$\Delta$ – диаметр корня		мм
<i>Численные параметры</i>		
$n_s$ – число стеблей		шт.
$n_m$ – число растущих почек		шт.
$n_l$ – число листьев		шт.
<b>Расчетные параметры</b>		
<i>Площадь ассимилирующих поверхностей</i>		
$S_l$ – площадь листьев	$S_l = k \times a \times b \times n_l$ ; $k$ – видоспецифический коэффициент $< 1$ .	мм <sup>2</sup>
$S_{max}$ – максимальная площадь листовой поверхности	Площадь поверхности наиболее крупного листа десятидневного растения $S_{max} = k \times a_{max} \times b_{max}$	мм <sup>2</sup>
$S_{сеч}$ – площадь поперечного сечения корня, элементов ксилемы и флоэмы	$S_{сеч} = \pi \Delta / 4$	см <sup>2</sup>
$S_r$ – площадь корня	$S_r = L \pi \Delta$	мм <sup>2</sup>

Параметры	Объяснение (формула)	Единица изм
<i>Параметры корня*</i>		
$L$ – длина корня	$L = V_r / S_{\text{сеч}}; L = z \times 4$	мм
$V_r$ – объем корня	$V_r = W_r$ (для молодых корней) $V_r = \Delta^2 / 4 \times \pi L$	мм <sup>3</sup>
$V_{\text{цц}}$ – объем центрального цилиндра корня	$V_{\text{цц}} = \pi \Delta_{\text{цц}} L$ $\Delta_{\text{цц}}$ – диаметр центрального цилиндра	мм <sup>3</sup>
$V_{\text{кк}}$ – объем коры корня	$V_{\text{кк}} = V_r - V_{\text{цц}}$	мм <sup>3</sup>
<i>Оценка корней в почве</i>		
$L$ – длина корня на единичный объем почвы	$L = 4z$ , где $z$ – число корней на 1 см <sup>2</sup> почвенного среза (шт/см <sup>2</sup> ), 4 – эмпирический пересчетный коэффициент	см см <sup>-3</sup>
<i>Оценка возраста листьев</i>		
$D, LAD$ (leaf area duration – продолжительность жизни листьев)	$L \times \Delta t$ , $L$ – листовой индекс, $t$ – время	сут
Пластохронный индекс, ПИ	$\text{ПИ} = n + (\lg L_n - \lg L_{n+1}) = n + (L_n(L_n/10) / L_{n+1}(L_n/L_{n+1}))$ , где $n$ – номер листа (яруса) снизу, $L_n$ – длина листа, $L_{n+1}$ – длина листа следующего яруса	
Листовой пластохронный индекс, ЛПИ	ЛПИ <sub>а</sub> = ПИ – $a$ , где $a$ – порядковый номер листа, индекс которого определяется	
<i>Отношения между параметрами веса, длины и площади растения</i>		
Соотношение вес / высота	$W_p / h$	мг мм <sup>-1</sup>
SRR (shoot: root ratio – отношение побег : корень)	Соотношение массы (длины, площади) побега и корня; $W_{\text{ш}} / W_r; h / L; S_L / S_R$	мгмг <sup>-1</sup> см см <sup>-1</sup> см <sup>2</sup> см <sup>2</sup>
LWR (leaf weight ratio – доля листовой массы)	Отношение массы листьев на единицу массы целого растения; $W_L / W_p$	мг мг <sup>-1</sup>
ППЛ – поверхностная плотность листа	$\text{ППЛ} = W_p / S_l$	мг см <sup>-2</sup>
УПР – удельная площадь растения LAR (Leaf area ratio – обеспеченность листовой поверхности)	Отношение площади листьев на единицу массы целого растения; $S_l / W_p$	м <sup>2</sup> кг <sup>-1</sup>
УПЛ – удельная площадь листа	Отношение площади листа на единицу массы листа; $S_l / W_l$	м <sup>2</sup> кг <sup>-1</sup>

Параметры	Объяснение (формула)	Единица изм
RWR (root weight ratio – доля корневой массы)	Отношение массы корня на единицу массы целого растения, $W_r / W_p$	мг мг <sup>-1</sup>
RAR (root area ratio – доля листовой поверхности)	Отношение площади корня на единицу массы целого растения, $S_r / W_p$	м <sup>2</sup> кг <sup>-1</sup>
SLA (specific leaf area – удельная листовая поверхность)	Отношение площади листа на единицу его массы, или площади всех листьев на единицу массы всех листьев, $S_l / W_p$ ; $S_l n_l / S_{wl}$ ; где $S_{wl}$ – общая масса листьев растения	м <sup>2</sup> кг <sup>-1</sup>
SRA (specific root area – удельная корневая поверхность)	Отношение площади корня на единицу его массы $S_r / W_r$	м <sup>2</sup> кг <sup>-1</sup>
SRL (specific of root length – удельная длина корня)	Отношение длины корня на единицу его массы, $L / W_r$	м кг <sup>-1</sup>
SWR (stem weight ratio – доля массы стебля)	Отношение массы корня на единицу массы растения, $W_r / W_p$	мг мг <sup>-1</sup>
RGR (relative growth rate – относительная скорость роста)	Показатель прироста биомассы на единицу существующей $W_2 - W_1 / W_1 = \Delta W / W_1 \Delta t$ ; $W_1$ – вес исходный; $W_2$ – вес конечный	мг мг <sup>-1</sup> сут
NAR (net assimilation rate – скорость чистой (нетто) ассимиляции)	Скорость прироста массы на единицу листовой поверхности $W_2 - W_1 / S_l \Delta t$ , $Y_g \Delta S / S_p Y_g$ – коэффициент эффективности роста (КЭР), $\Delta S$ – количество ассимилированного субстрата	кг м <sup>-2</sup> сут <sup>-1</sup> г дм <sup>-2</sup> сут <sup>-1</sup>
LAI (leaf area index – индекс листовой поверхности)	Отношение площади листьев на единицу площади почвы $L = S_l / P$ ; $P$ – площадь почвы	м <sup>2</sup> м <sup>-2</sup>
CGR (crop growth rate – скорость прироста биомассы посева)	$W_2 - W_1 / P \Delta t$ ; $P$ – площадь почвы	кг м <sup>-2</sup> почвы с <sup>-1</sup>
RE (reproductive effort – репродуктивное усилие)	1) $W_p^p / W_p$ 2) $W_{sp}^p / W_{sh}^p$	мг мг <sup>-1</sup>
Оводненность	$(W_p - W_d) / W_d$	мг мг <sup>-1</sup>
Отношение сырого и сухого веса	$W_d / W_p$	мг мг <sup>-1</sup>
Морфологический индекс Грайма (М)	$M = (a + b + c) / 2$ , где $a$ – максимальная высота растения; $b$ – величина горизонтального разрастания; $c$ – максимальная величина опада	баллы (безразмерная)

Параметры	Объяснение (формула)	Единица изм.
Аллометрический коэффициент Грайма	$RGR_r / RGR_{\text{ж}}$ , где $RGR_r$ – $RGR$ корня, $RGR_{\text{ж}}$ – $RGR$ надземной части	$\text{мг}^2 \text{мг}^{-2}$
КХЭ – коэффициент хозяйственной эффективности		(хозяйственно ценный урожай / биологический урожай) $\times 100$
<b>Водный обмен</b>		
WUE (water use efficiency – эффективность использования воды)	Отношение массы поглощенной воды к приросту ( $\Delta m$ ) сухой массы за период времени	$\text{мг} \text{мг}^{-1} \text{сут}^{-1}$
Транспирация: 1) общая; 2) относительная	1) $W_1 - W_2 / t$ ; 2) $W_1 - W_2 / W_1 t$ , где $W_1$ – сырой вес срезанной надземной части, $W_2$ – то же через 3–15 мин, $t$ – интервал между взвешиваниями	1) $\text{г} \text{мин}^{-1}$ ; 2) $\text{г} \text{г}^{-1} \text{мин}^{-1}$ ( $\text{ч}^{-1}, \text{сут}^{-1}, \text{сезон}^{-1}, \text{жизненный цикл}^{-1}$ )
$EXU_a$ ( $EXU_w$ ) (rate of exudation – скорость эксудации)	Отношение массы выделяемой через надземные органы каплевой жидкости к величине листовой поверхности (или массе растения)	$\text{мг} \text{м}^{-2} \text{день}^{-1}$ $\text{мг} \text{г}^{-1} \text{день}^{-1}$
$VOL_a$ ( $VOL_w$ ) (rate of volatilization – скорость испарения)		Отношение массы испаряемой листьями воды к величине листовой поверхности (или) массе растения)
<b>Характеристика метаболизма и газообмена</b>		
<b>Фотосинтез</b>		
Скорость $\Phi_{\text{инп}}$	Скорость обмена $\text{CO}_2$ листьями при интенсивности радиации приспособления. Определяется графически путем проведения касательной от начала координат к световой зависимости $\Phi_v$	$\text{мг}_{\text{CO}_2} \text{дм}^{-2} \text{ч}^{-1}$
Дневная продуктивность фотосинтеза (PPn), скорость видимого фотосинтеза	$PPn = 0,68 \Phi_{\text{инп}} S_i t$ , где $t$ – продолжительность светового времени суток, 0,68 – пересчетный коэффициент $\text{CO}_2$ в эквивалентах глюкозы	$\text{г} \text{г}^{-1} \text{сут}^{-1}$

Параметры	Объяснение (формула)	Единица изм.
$\Delta S$ – количество ассимилированного субстрата.	$\Delta S = PP_n - (R_1 + R_2 + R_3)$ , $R_1$ – дыхательные затраты листьев в ночное время, $R_2$ – дыхательные затраты черешков и стебля в ночное время, $R_3$ – дыхательные затраты подземных органов в ночное время	г сут <sup>-1</sup>
$P_g$ – gross-фотосинтез	$P_g = R_E + \Delta W$ ; $P_g = R_E + \Delta S$ , где $R_E$ – дыхательные затраты	г сут <sup>-1</sup>
Ассимиляционное число	Отношение интенсивности фотосинтеза к концентрации хлорофиллов $a$ и $b$	моль $CO_2$ моль <sub>хл</sub> <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>
$FS$ – фотосинтетическое усилие	$FS = W_i \times 100\% / W_{sh}$	%
$F$ – чистая продуктивность фотосинтез	$F = (W_2 - W_1) / t ((S_n + S_n) / 2)$	кг м <sup>-2</sup> сут <sup>-1</sup>
$PS$ (rate of photosynthesis – скорость фотосинтеза)	Накопление С на единицу поверхности листа за промежуток времени	
<b>Дыхание</b>		
$R, r$ – скорость дыхания	Методы: газометрия манометрия	мг $CO_2$ г <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup> ммоль $O_2$ г <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>
$LR_a(LR_w)$ (rate of leaf respiration – скорость дыхания листа)	Убыль С на единицу поверхности листа (или массы растения) за промежуток времени	μмоль $CO_2$ м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> ; нмоль $CO_2$ г <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>
$SR_a(SR_w)$ (rate of stem respiration – скорость дыхания стебля)	Убыль С на единицу поверхности листа (или массы стебля) за промежуток времени	μмоль $CO_2$ м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> ; нмоль $CO_2$ г <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>
$RR_a(RR_w)$ (rate of root respiration – скорость дыхания корня)	Убыль С на единицу поверхности листа (или массы корня) за промежуток времени	μмоль $CO_2$ м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> ; нмоль $CO_2$ г <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>
$R$ – затраты дыхательного субстрата	$R = 0,68 W_p t$	г сут <sup>-1</sup>
Удельное дыхание, УД	Отношение дыхательных затрат на единицу биомассы; $R_E / W_p$	г $CH_2O$ г <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup>
$R_E$ – суммарное дыхание	$R_E = R_g + R_m$	мг $CO_2$ г <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>
Дыхание роста, $R_g$ , $D_p$ Дыхание поддержания, $R_m$ , $D_n$	Методы: темновой, экстраполяционный, температурный	мг $CO_2$ г <sup>-1</sup> ч <sup>-1</sup>
$Y, GEC$ – growth efficiency coefficient, КЭР – коэффициент эффективности роста Коэффициент утилизации (utilization coefficient) Видимая эффективность роста (growth apparent efficiency)	Какую долю составляет прирост от затраченного на его образование материала (ассимилятов) и на его поддержание во время его образования? $Y = \Delta W / \Delta W + R_E$	г г <sup>-1</sup>

Параметры	Объяснение (формула)	Единица изм.
$Y_g$ , истинная эффективность роста (true growth efficiency) Истинная продуктивность (true growth yield) Эффективность роста Эффективность конверсии	Какую долю составляет прирост от затраченного на его образование материала? $Y_g = \Delta W / \Delta W + R_g$	г г <sup>-1</sup>
ЭКП – экономический коэффициент продуктивности	Какая доля всех затрат материала за данное время (сутки, вегетационный период) происходит за счет дыхания? $\Delta W + R_E / R_E$	г г <sup>-1</sup>
Соотношение дыхания и gross-фотосинтеза	Какую долю дыхательных затрат составляет вся потеря ассимилятов? $R_E / \Delta W + R_E$	г г <sup>-1</sup>
$Y_{EG}$ трофический коэффициент	Какую долю составляет прирост от дыхательных затрат на его образование? $Y_{EG} = \Delta W / R_g$	
<b>Минеральное питание</b>		
PNC (plant nutrition concentration – концентрация элемента минерального питания в растении)	Отношение концентрации элемента на единицу массы растения; $PNC = N_p / W_p$ , где $N_p$ – общее содержание элемента минерального питания в растении	мг мг <sup>-1</sup>
NUE (nutrition use efficiency – эффективность использования элемента минерального питания)	Отношение массы поглощенного иона к приросту ( $\Delta m$ ) сухой массы за период времени	мг мг <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup>
NP (nutrition productivity – продуктивность элемента минерального питания в растении)	$NP = RGR / PNC$	мг <sup>2</sup> мг <sup>-2</sup>
MPT (mean residence time – среднее время нахождения элемента минерального питания в растении)	.	Среднее время нахождения элемента минерального питания от момента поглощения до потери органа в результате опадания, поедания и т.д.
<b>Влияние условий корневого и воздушного питания</b>		
Коэффициент урожая при 700/350 ppm CO <sub>2</sub>	Частное от деления ln общей сухой массы на растение при объемной концентрации 700 ppm на ln общей сухой массы, на растение при объемной концентрации 350 ppm	г г <sup>-1</sup>

<i>Параметры</i>	<i>Объяснение (формула)</i>	<i>Единица изм.</i>
Урожай при низком уровне питательных элементов	Урожай за 21 день на 0,01 растворе Роризона (РР) × 100 / урожай за 21 день на 1,00 РР	г г <sup>-1</sup>
Урожай при низком N	Урожай за 21 день на РР с 0,01 азота × 100 / урожай за 21 день на 1,00 РР	г г <sup>-1</sup>
Урожай при низком Р	Урожай за 21 день на РР с 0,01 фосфора × 100 / урожай за 21 день на 1,00 РР	г г <sup>-1</sup>
Урожай при низком К	Урожай за 21 день РР с 0,01 калия × 100 / урожай за 21 день на 1,00 РР	г г <sup>-1</sup>
Урожай при низком Са	Урожай за 21 день на РР с 0,01 кальция × 100 / урожай за 21 день на 1,00 РР	
<i>Характеристика всхожести семян</i>		
Итоговый % прорастания на свету	Итоговый % прорастания при постоянных 18°C на свету низкой интенсивности	%
Итоговый % прорастания в темноте	Итоговый % прорастания при постоянных 18°C в продолжительной темноте	%
Максимальный уровень всхожести	Максимальный % финальной всхожести за день	%
% всхожести сразу после сбора	% всхожести сразу после сбора при 20–15°C	%
Минимальная температура для 50% всхожести	Минимальная температура для 50% всхожести от максимальной всхожести	°C
Максимальная температура для 50% всхожести	Максимальная температура для 50% всхожести от максимальной всхожести	°C
Диапазон температуры прорастания		
<b>Физические характеристики</b>		
Электропроводность гомогената листьев, корней	$S' = 1 / R'$	См (Сименс)
Электропроводность корня	$S_r'' = 1 / R_r''$	См
Концентрация питательных и почвенных растворов: 1) определение концентрации иона в растворе с помощью ионоселективных электродов;		мэкв / л



Параметры	Объяснение (формула)	Единица изм
2) определение концентрации иона в растворе через электропроводность раствора	$S = 1 / R$ $C = 10,37 \times S^{1,065}$ ; $R$ – сопротивление раствора	См
Скорость поглощения элемента минерального питания из питательного раствора	Разность между исходной и конечной концентрациями элемента минерального питания в растворе за промежуток времени; $C_1 - C_2 / t$ ; где $C_1$ – исходная концентрация элемента, $C_2$ – конечная концентрация	мг мин <sup>-1</sup>
Осмотическое давление почвенного раствора	$P = 0,365 \times S$	бар
Массовый перенос питательного вещества к поверхности корня	1. Масса поглощенной воды = транспирации. 2. Количество поглощенного элемента корневого питания = транспирация × концентрация элемента питания в почвенном растворе. 3. Относительный массовый перенос ≈ количество поглощенного элемента корневого питания / $S_r (W_p, W_{sh}$ и т.д.)	мг мг мг мг мм <sup>-2</sup> мг мг <sup>-2</sup>
ФАР – фотосинтетически активная радиация	Радиация в пределах 400 – 700 нм	моль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> или Вт м <sup>-2</sup>
Поглощение света травостоем (функция пропускания ФАР)	Измерение освещенности на разной высоте травостоя от уровня почвы	лк см <sup>-1</sup>
Водный потенциал	$\psi = v \times P$ ; где $v$ – наружный мольный объем воды; $P$ – осмотическое давление $\psi = R \times T \ln a_w / V_w$ ; где $R$ – газовая постоянная, $T$ – абсолютная температура, $V_w$ – парциальный мольный объем воды, $a_w$ – активность воды	атм., Па
Гидравлическая проводимость		

\* При допущении, что форма корня приблизительно соответствует форме цилиндра.

---

## Литература

---

- Андреева Т.Ф., Маевская С.Н., Воевудская С.Ю., Черканова Н.Н.* Изменения роста и метаболизма в онтогенезе растений горчицы при длительном недостатке неорганического фосфора // Физиология растений, 1993, Т. 40, № 2. С. 214–217.
- Антонова Л.А., Кайгородова М.С., Лоскутова Н.М.* Динамика запасов фитомассы в разнотравно-красноковыльной степи Троицкого заказника // Экология, 1994, № 5. С. 13-18.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т. М.: Мир, 1989.
- Бойко М.Ф.* Типы жизненных стратегий мохообразных степной зоны // Ботанический журн., 1990. Т. 75. № 12. С. 1681-1689.
- Биологический энциклопедический словарь. М.: БСЭ, 1986. – 800 с.
- Большая Советская энциклопедия/Статья о И.М. Сеченове. Т. 38. С. 623–626.
- Васильев А.А.* Экономическая модель растения: Общий подход // Физиология растений, 1995. Т. 42. № 1. С. 45–51.
- Вахмистров Д.Б.* Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985. – 245 с.
- Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р., Мустафина А.Р., Вальке Р.* Сравнение динамики содержания эндогенных цитокининов в побегах трансгенных и нетрансформированных проростков табака под влиянием теплового шока // Физиология растений, 1995. 42. № 5. С. 694–697.
- Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р., Усманов И.Ю.* Фитогормоны: результаты и перспективы совместных исследований // Вестн. АН РБ. 1998. Т. 3. № 1. С. 39-45.
- Винокурова Е.Ю.* Онтогенез *Angelica sylvestris* L. Барнаул: Алт. гос. мед. ин-т, 1994. – 19 с.
- Гамалей Ю.В.* Отток фотоассимилятов в природных и экспериментальных условиях // Физиология растений, 1996. Т. 43. С. 328–343.
- Гамалей Ю.В.* Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиология растений, 1998. № 4. С. 614–631.
- Гиляров А.М.* Соотношение органицизма и редуционизма как основных методологических подходов в экологии // Журн. общей биологии, 1988. Т. 49. № 2. С. 202-217.
- Гладун И.В., Карнов Е.А.* Образование ассимилятов и их распределение после цветения между метелкой и вегетативными органами у риса // Физиология растений, 1993. Т. 40. N 5. С. 728-733.

- Головки Т.К. Количественное соотношение фотосинтеза и дыхания у травянистых растений // Ботан. журн., 1983. Т.68. С. 779–788.
- Головки Т.К., Гармаш Е.В. CO<sub>2</sub>-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* в условиях подзоны средней тайги // Физиология растений, 1997. Т. 44. № 6. С. 864–872.
- Головки Т.К., Добрых Е.В. Связь дыхания с содержанием азота в биомассе райграсса однолетнего // Физиология растений, 1993. Т. 40. № 3, С. 438–442.
- Головки Т.К., Лавриненко О.В. Влияние плотности популяции райграсса однолетнего на листовую поверхность и продукционный процесс // Физиология растений, 1994. Т. 41. № 3. С. 331–337.
- Голубев В.Н. Особенности вегетации растений в реликтовых средиземноморских сообществах Южного берега Крыма // Ботанический журнал, 1993. Т. 78. № 9. С. 21–29.
- Голубовский М.Д. Личностное знание и парадоксы истории генетики. К 175-летию со дня рождения Г. Менделя // Природа, 1997. № 6. С. 67–78.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. — 528 с.
- Гринева Г.М., Брагина Т.В. Структурные и функциональные параметры формирования адаптаций к затоплению у кукурузы // Физиология растений, 1993. Т. 40. № 4. С. 662–667.
- Гродзинский А.М. Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Наукова думка, 1973. — 590 с.
- Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений / В кн.: Аллелопатия. М.: Иностранная литература, 1957. — 246 с.
- Данилова М.Ф., Кашина Т.К. Фотопериодизм, развитие листа и диморфизм тилакоидов хлоропластов *Perilla Ocymoides* // Физиология растений, 1995. Т. 42. № 1. С. 14–22.
- Добрых Е.В., Головки Т.К. Влияние азотного питания на рост и дыхание райграсса однолетнего в связи с продуктивностью растений. РАН, Ур. отд., Коми НЦ, Сыктывкар, 1992.
- Долотовский И.М. Генетико-селекционные аспекты взаимодействия растений. Уфа: БФАН, 1987. — 164 с.
- Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений / В кн.: Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ, 1986. С.104–114.
- Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1988. — 767 с.
- Забуга В.Ф., Забуга Г.А. Сезонный рост сосны обыкновенной в лесостепи Предбайкалья // Экология, 1992, № 2. С. 11–17.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. — 404 с.
- Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза XXXVII Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1977. — 56 с.
- Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Ботанический журн., 1980. Т. 65. № 3. С. 311–322.
- Иванов В.П. Растительные выделения и их значения в жизни ценозов. М.: Наука, 1973. — 295 с.

- Казарян В.О., Вартанян Г.Е., Мнацакян Л.А.* О влияние азотного питания на интенсивный рост и баланс физиологически активных веществ в отдельных органах подсолнечника и сирени // Биол. журн. Армении, 1989. Т. 42. № 3. С. 256–258.
- Каримова Ф.М.* Аденилатциклазная система в растениях. Автореф. на соиск. докт. биол. наук. М., 1994. – 46 с.
- Карманова И.В., Рысина Г.П.* Поведение некоторых лесных видов растений в нарушенных лесных сообществах // Изв. АН СССР. Сер. биологическая, 1995. № 2. С. 231–239.
- Кефели В.И., Турецкая Р.Х., Коф Э.М., Власов П.В.* Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале // Методы определения природных фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М.: Наука, 1973. С. 7–13.
- Климов С.В., Трунова Т.И., Мокроносоев А.Т.* Механизм адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды через изменение донорно-акцепторных отношений // Физиология растений, 1990. Т. 37. №5. С. 1024–1035.
- Кондаков Н.И.* Логический словарь-справочник. М.: Наука, 1975. – 717 с.
- Кондратьев М.Н., Лебединская С.О.* Нитратредуктазная и протеолитическая активность пшеницы в генеративный период // Физиология растений, 1995. Т. 42. № 3. С. 399–407.
- Кочанков В.Г.* Множественные пути регуляции перехода к цветению / Третий съезд Всероссийского общества физиологов растений. Тезисы докладов. СПб, 1993. Т.4. С. 339.
- Кренке Н.П.* Теория циклического старения и омоложения. Л.: АН СССР, 1940. – 145 с.
- Кудоярова Г.Р., Докичева Р.А., Веселов С.Ю., Трапезников В.К., Иванов И.И.* Влияние минерального питания на БАП-индуцированный ростовой ответ и содержание эндогенных фитогормонов у растений пшеницы // Физиология растений, 1993. 40. № 6. С. 892-896.
- Кудоярова Г.Р., Докичева Р.А., Веселов С.Ю., Трапезников В.К., Иванов И.И.* БАП-индуцированная ростовая реакция растений пшеницы и эндогенное содержание гормонов, обусловленное уровнем минерального питания// Физиология растений, 1993. Т. 40. № 6. С. 893–897.
- Кудоярова Г.Р., Усманов И.Ю.* Гормоны и минеральное питание (Обзор)// Физиология и биохимия культурных растений, 1991. Т. 23. № 3. С. 233–244.
- Кудоярова Г.Р., Усманов И.Ю.* Гормональная регуляция соотношения биомассы побег/корень при стрессе //Журн. общей биологии, 1999. № 6. С. 56–60.
- Кудоярова Г.Р., Усманов И.Ю., Гюли-Заде В.З., Иванов И.И., Трапезников В.К.* Влияние уровня минерального питания на рост, концентрацию цитокининов и ауксинов в проростках пшеницы // Физиология растений, 1989. Т. 36. №. 5. С. 1012–1015.
- Кулагин Ю.З.* Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. – 126 с.
- Кулагин Ю.З.* Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование. М.: Наука, 1980. – 116 с.

- Кулагин Ю.З. Индустриальная дендрология и прогнозирование. М.: Наука, 1985. – 118 с.
- Кулаева О.Н. Влияние корней на обмен веществ листьев в связи с проблемой действия на лист кинетина // Физиология растений, 1962. Т. 9. № 2. С. 229–239.
- Кулаева О.Н. Восприятие и преобразование гормонального сигнала у растений: Анализ проблемы и введение к публикации материалов Международного симпозиума «Восприятие и трансдукция гормональных сигналов у растений». М., 1994. С. 661–672.
- Кулаева О.Н., Хохлова В.А., Фофанова Т.А. Цитокинины и абсцизовая кислота в регуляции роста и процессов внутриклеточной дифференцировки // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. С. 71–86.
- Кун Т. Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975. – 300 с.
- Куркин К.А. Ценотический подход к изучению структуры и эволюции ценопопуляций луговых растений// Экология, 1994. № 2. С. 15–21.
- Кучеров Е.В., Мудлашев А.А., Галева А.Х. Эколого-ценотическая характеристика *Adonis vernalis* L. на Южном Урале// Растительные ресурсы, 1993. 29. № 2. С. 11–16.
- Лавриенко О.В. Влияние плотности популяции на донорно-акцепторную систему растений/Третий съезд Всероссийского общества физиологов растений. Тезисы докладов. СПб, 1993. Т. 4. С. 350.
- Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания  $C_3$ -растений. М.: Наука, 1977. С. 194.
- Литун П.П., Драгавцев В.А. Эколого-генетическая организация количественного признака и природа индивидуальной изменчивости растений: Взаимодействие генотип–среда у растений и его роль в селекции / Сб. научн. трудов КНИИСХ. 1988. С. 36–48.
- Люттге Х., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растениях. М.: Колос, 1984. – 408 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. – 598 с.
- Малафеев Ю.М., Кряжинский Ф.В., Прямоусова С.А. Фенологические даты как индикаторы биологической продуктивности // Экология, 1994. № 1. С. 80–82.
- Мамушина Н.С., Зубкова Е.К. Функционирование основных этапов темного дыхания на свету у  $C_3$ -растений с разным сезонным ритмом // Физиология растений, 1995. Т. 42. № 1. С. 3–37.
- Марков М.В. Популяционная экология растений. Казань: Изд. Казанского ун-та, 1986. – 110 с.
- Марков М.В., Плещинская Е.Н. Репродуктивное усилие у растений // Журн. общей биологии, 1987. Т. 48. № 1. С. 77–83.
- Маслов А.И., Кузьмин А.Н. Некоторые аспекты взаимодействия фотодыхания и темного дыхания // Азотное и углеродное питание растений и их связь при фотосинтезе. Пушино, 1987. С. 58–66.
- Медведев С.С. Электрофизиология растений. СПб: СПУ, 1998. – 180 с.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. – 136 с.

- Миркин Б.М.* Еще раз об организмизме в фитоценологии // Ботанический журнал, 1989. Т. 74. № 1. С. 3-13.
- Миркин Б.М.* Рец. на книгу О.В. Смирновой «Структура травяного покрова широколиственных лесов» // Журн. общей биологии, 1989. Т. 1. № 2. С. 283–285.
- Миркин Б.М.* Наука о растительности как междисциплинарный комплекс: структура, современное состояние и некоторые проблемы // Журн. общей биологии, 1995. Т. 56. № 5. С. 517–528.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Генеалогия основных концепций современной науки о растительности // Успехи соврем. биологии, 1996. Т. 116. № 1. С. 7–21.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. – 412 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. — 222 с.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю.* Аллелопатия. Состояние теории и методы изучения // Журн. общей биологии, 1991. Т. 52. № 5. С. 646–655.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г.* Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общей биологии, 1999. № 6. С. 67–80.
- Миркин Б.М., Хазиахметов Р.М.* Будущее агросферы: Новая «Зеленая революция» или «Зеленая эволюция»? // Журн. общей биологии, 1995. Т. 56. № 2. С. 256–268.
- Мокроносов А.Т.* Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд. УГУ, 1978. С. 5–30.
- Мокроносов А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. – 193 с.
- Мокроносов А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. – 64 с.
- Мокроносов А.Т., Багаутдинова Р.И.* Компенсаторные явления в регуляции фотосинтеза // Зап. Свердлов. отд.-е ВБО. Свердловск, 1970. № 5. С. 68–76.
- Мурей И.А.* Параметры интегральных пулов ассимилятов в фотосинтезирующих тканях растений // Физиология растений, 1984. Т. 31. Вып. 6. С. 1049–1058.
- Мурей И.А., Величков Д.К.* Анализ продукционного дыхания в фотосинтезирующих тканях целого растения // Физиология растений, 1983. Т. 30. Вып. 6. С. 1126–1133.
- Мурей И.А., Ничипорович А.А.* Зависимость общего сухого веса растений посевов от величины ценотического действия // Физиология растений, 1974. Т. 21. Вып. 3. С. 12–18.
- Мурей И.А., Рахманкулова З.Ф.* Соотношение фотосинтеза и составляющих дыхания у сахарной свеклы в вегетативную фазу роста растений // Физиология растений, 1990 (а). Т. 37. № 3. С. 468–475.
- Мурей И.А., Рахманкулова З.Ф.* Взаимосвязь между фотосинтезом и темновым модифицированным дыханием на свету у кукурузы // Физиология растений, 1990 (б). Т. 37. № 3. С. 462–467.

- Мурей И.А., Шульгин И.А.* Увеличение эффективности использования ФАР на фотосинтез в посеве по мере затенения листьев // Физиология растений, 1978. Т. 25. № 3. С. 492–499.
- Най П.Х., Тинкер П.С.* Движение растворов в системе почва – растение. М.: Колос, 1980. – 365 с.
- Ничипорович А.А.*, Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. XV Тимирязевское чтение. М.: АН СССР. 1956. — 93 с.
- Новикова Н.С., Романова А.К., Маслов А.И.* Фотосинтез и азотфиксация клевера лугового в разных условиях освещенности и азотного питания // Физиология растений, 1994. Т. 41. № 3. С. 344–349.
- Новосельцев В.Н.* Теория управления и биосистемы. М.: Наука, 1978. — 319 с.
- Одум Г.* Экология. М.: Мир, 1986. В 2 т.
- Озерецковская О.Л.* Индуцирование устойчивости растений//Аграрная Россия, 1999. № 1. С. 4–9.
- Омарова Э.И., Богданова Е.Д., Полимбетова Ф.А.* Регуляция потери воды при изменении структуры листового аппарата у мягкой озимой пшеницы // Физиология растений, 1995. Т. 42. № 3. С. 435–437.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. — 399 с.
- Приступа С.О., Безпала В.М., Подоляко И.В.* Изменения в онто- и морфогенезе тропических растений под влиянием удобрений в условиях закрытого грунта // Сб.: Вивчення онтогенезу рослин природ. та культур. флор у ботан. закладах Європи. Нац. АН України. Київ–Львів, 1994. С. 197.
- Пьянков В.И., Ламберс Г.* Программа исследований функциональных типов растений северной зоны // Физико-химические основы физиологии растений и биотехнологии (3-й ежегодный симпозиум 27–28 июня 1997). М. 1997. С. 67.
- Пьянков В.И., Мокроносов А.Т.* Основные тенденции изменения растительности земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений, 1993. Т. 40. № 4. С. 515–531.
- Пьянков В.И., Молотковский Ю.И.* Видовой состав и экологическая роль С-4 злаков в аридной зоне Средней Азии (заповедник «Тигровая балка», Южный Таджикистан) // Экология, 1992. № 3. С. 18–26.
- Работнов Т.А.* О типах стратегий растений// Экология, 1985. № 3. С. 3–12.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1992. — 350 с.
- Райс Э.* Аллелопатия. М.: Мир, 1978. — 392 с.
- Раменский Л.Г.* Избранные работы. Л.: Наука, 1971. — 334 с.
- Рахманкулова З.Ф., Усманов И.Ю.* Адаптивные реакции разных сортов пшениц при дефиците элементов минерального питания / Физико-химические основы физиологии растений и биотехнология. 27–28 июня 1997. М.: Изд. РОФР, 1997. С. 68.
- Рахманкулова З.Ф., Рамазанова Г.А., Усманов И.Ю.* Рост и дыхание растений разных адаптивных групп при дефиците элементов минерального питания// Физиология растений, 2000. № 6.
- Рахманкулова З.Ф., Усманов И.Ю.* Морфофизиологические параметры пшениц разных адаптивных групп в норме и при дефиците минерального питания// Физиология растений, 2000. № 4. С. 534–540.

- Розенберг Г.С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. — 265 с.
- Розенберг Г.С., Беспалый В.Г., Попченко В.И., Усманов И.Ю. и др.* Сводное экспертное заключение по проекту Крапивинского гидроузла на р. Томи в Кемеровской области // В сб.: Экологическая экспертиза: теория и практика. Самара, 1997. С. 107–141.
- Романовский Ю.Э.* Конкуренция за флюктуирующие ресурсы: эволюционные и экологические следствия // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50. № 3. С. 304–315.
- Сабинин Д.А.* Физиологические основы питания растений. М.: АН СССР, 1955. — 512 с.
- Свешникова В.М.* Водный режим дерновидных злаков Евразийской степной области // Ботанический журнал, 1993, 78, № 8. С. 67–79.
- Семихатова О.А.* Дыхание поддержания и адаптация растений // Физиология растений, 1995. Т. 42. С. 312–319.
- Семихатова О.А.* Оценка адаптационной способности растения на основании исследований темнового дыхания // Физиология растений, 1998. Т. 45. С. 142–148.
- Семихатова О.А., Заленский О.В.* Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания. Физиология фотосинтеза. М.: Наука. 1982. С. 130–145.
- Семихатова О.А., Иванова Т.И., Юдина О.* С Дыхательная цена произрастания растений в условиях засоления // Физиология растений, 1993. Т. 40. С. 558–566.
- Семихатова О.А., Николаева М.Г.* Дыхательная способность высших растений. Таксономический обзор // Физиология растений, 1996. Т. 43. № 3. С. 450–461.
- Сеченов И.М.* Большая Советская энциклопедия. Т.38. С. 623–626.
- Скворцов А.К.* Коллекция видов ивы в Ботаническом саду МГУ // Бюллетень ГСБ. 1961. Вып. 1. № 40. С. 9–16.
- Слесаренко Г.С.* Формовое разнообразие сахалинской популяции лоха многоцветкового (*Elaeagnus multiflora* Thunb.). Южно-Сахалинск: Сахал. гос. пед. ин-т, 1994. — 4 с.
- Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. — 207 с.
- Степанов С.А., Кумаков В.А.* Влияние температуры на функциональную активность конуса нарастания побега яровой пшеницы // Вопр. ботаники Ниж. Поволжья, 1993. № 7. С. 93–103.
- Сукачев В.Н.* О некоторых новых засухоустойчивых ивах // ДАН, 1953. Т. 84. №2. С. 349–352.
- Тарчевский И.А.* Катаболизм и стресс растений. ЦП Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1993. — 80 с.
- Теплова И.Р., Кудоярова Г.Р., Никитина В.С.* Изменение гормонального баланса этиолированных проростков кукурузы под действием экзогенных гормонов // Иммуноферментный анализ регуляторов роста растений. Применение в физиологии растений и экологии. Уфа: Изд-во БНЦ УрО АН СССР. С. 78–82.
- Титов Ю.В.* Организация и динамика луговых сообществ. Автореф. дисс. на соиск. докт. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1988. — 33 с.



- Тоолинг Х.Г.* Связь фотосинтеза, роста растений и геометрической структуры листьев растительного покрова с режимом солнечной радиации на разных широтах // Ботанический журнал, 1967. Т. 52. № 5. С. 606–616.
- Тоолинг Х.Г.* Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеоиздат. 1977. 200 с.
- Тоолинг Х.Г.* Оптимальная фотосинтетическая деятельность посевов при ценоотическом взаимодействии растений // Физиология растений. 1982. Т. 29. Вып. 5. С. 964–971.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. — 326 с.
- Урманцев Ю.А.* Эволюционика. М.: Наука, 1988. — 65 с.
- Усманов И.Ю.* Эколого-физиологические характеристики некоторых видов растений с разными типами стратегий из антропогенных сообществ // Биологические науки, 1986. № 10. С. 66–70.
- Усманов И.Ю.* Аутоэкологические адаптации растений к изменениям азотного питания. Уфа: Изд-во БФ АН СССР, 1987. — 148 с.
- Усманов И.Ю.* Функциональный анализ типов адаптивных стратегий растений. Автореф. дисс. на соиск. докт. биол. наук. Киев: Ин-т ботаники АН УССР им. Н.Г. Холодного, 1989. — 253 с.
- Усманов И.Ю.* Принципы и подходы физиологии растений в демографии растений // Биологические науки, 1991. № 8. С. 92–101.
- Усманов И.Ю., Ильясов Ф.Р., Наумова Л.Г.* Адаптивные стратегии растений Южного Урала // Экология, 1995. № 1. С. 3–8.
- Усманов И.Ю., Кудоярова Г.Р., Мустафина А.Р.* Видовая специфичность гормонального и ростового ответов на уровень минерального питания/ Иммуноферментный анализ регуляторов роста растений. Применение в физиологии растений и экологии. Уфа: Изд. БНЦ АН СССР, 1990. С. 46–51.
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В.* Распределение материально-энергетических ресурсов в корнях растений с разными типами адаптивных стратегий // Доклады АН СССР, 1987. Т. 297. № 3. С. 754–757.
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В.* Физиологические реакции растений с разными типами эколого-ценотических стратегий на изменение условий выращивания // Изв. АН СССР. Сер. биологическая, 1990. № 3. С. 427–433.
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В., Янтурин С.И.* Адаптивные стратегии трав на солончаках Южного Урала. Реакция на абиотический стресс // Экология, 1989. № 4. С. 20–27.
- Федоров А.К.* Различия в особенностях онтогенеза, определяющие у злаков однолетний или многолетний образ жизни // Изв. АН СССР. Сер. биологическая, 1995. № 1. С. 25–31.
- Федоров А.К.* Реакция растений на свет и продолжительность вегетационного периода // Изв. АН СССР. Сер. биологическая, 1995. № 2. С. 157–162.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М.: Изд-во МГУ. 1980. — 464 с.
- Хазиахметов Р.М., Наумова Л.Г.* Биологические аспекты развития агроэкологии // Успехи соврем. биологии. 1996. Т. 116. Вып. 5. С. 517–532.
- Хохряков А.П.* Эволюция биоформ растений. М.: Наука, 1981. — 167 с.

- Царик И.В.* Некоторые особенности онтогенеза особей *Primula poloninensis* в Черногоре//Сб.: Вивчення онтогенезу рослин природ. та культур. флор у ботан. закладах Європи. Нац. АН України, Київ–Львів, 1994. С. 262–263.
- Цыганов В.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. – 197 с.
- Чмора С.Н.* Дыхание листьев на свету // Рост и газообмен  $CO_2$  у лесных деревьев/ Под ред. Уткина А.И. и др. М.: Наука, 1993. С. 105–128.
- Чмора С.Н., Слободская Г.А.* Количественные соотношения дыхания на свету и в темноте у листьев  $C_3$ -растений // Физиология растений, 1985. Т. 32. № 2. С. 292–298.
- Шакирова Ф.М., Безрукова М.В., Хайруллин Р.М.* Стимуляция увеличения уровня лектина в проростках пшеницы под влиянием солевого стресса // Изв. АН РАН. Серия биологическая, 1993. №1. С.143-145.
- Шакирова Ф.М., Безрукова М.В.* Изменение уровня АБК и лектина в корнях проростков пшеницы под влиянием 24-эпибрассинолида и засоления // Физиология растений, 1998. Т. 45. № 3. С. 451–455.
- Шахов А.А.* Фотоэнергетика растений и урожай. М.: Наука. 1993. С. 247, 255–269.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. – 278 с.
- Шевелуха В.С.* Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос, 1992. – 593 с.
- Шильяк Д.* Децентрализованное управление сложными системами. М.: Мир, 1994. – 575 с.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. – 360 с.
- Юсуфов А.Г.* Эволюция онтогенеза и индивидуальности у растений // Проблемы эволюционной физиологии растений. Л.: Наука, 1974. С. 96–98.
- Янбухтина Д.М., Усманов И.Ю.* Поливариантность параметров адаптивности / Precedings of the international conference of plant anatomy and morphology. 2–6 июня 1997. СПб: Диада, 1997. С. 335–336.

\*\*\*

- Aerts R., Peijl M.J. van der.* A simple model to explain the dominance of low productive perennials in nutrient-poor habitats// Oikos, 1993. 66. № 1. P. 144.
- Aguiar M.R., Paruelo J.M., Sala O.E., Lauenroth W.K.* Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe // J. Veget. Sci., 1996. V. 7. № 3. P. 381–390.
- Ansley R.J., Dugas W.A., Heuer M.L., Trevino B.A.* Stem flow and porometer measurements of transpiration from honey mesquite// J. of Exp. Bot., June 1994. 4. № 275. P. 847–856.
- Antos J.A., Allen G.A.* Biomass allocation among reproductive structures in the dioecious shrub *Oemelia cerasiformis* — a functional interpretation // J. of Ecology, 1994. 8. P. 21–29.

- Arendonk van J.C. M., Poorter H.* The chemical composition and anatomic structure of leaves of grass species differing in relative growth rate // *Plant, Cell and Environment*, 1994. 17. P. 963–970.
- Austin M.P., Gaywood M.J.* Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory // *J. Veget. Sci.*, 1994. V. 5. N 4. P. 473–482.
- Benbi D.K.* Modelling leaf area and yield of wheat. 15<sup>th</sup> World Congr. Soil Sci., Acapulco, July, 1994, Trans. Vol. 4b. Comiss 3. Poster Sess. Mexico, 1994. P. 133–134.
- Bobbink R., Dubbelden K., Willems J.H.* Seasonal dynamics of phytomass and nutrients in chalk grassland // *Oikos*, 1989. 55. № 2. P. 216–224.
- Box E.O.* Plant functional types and climate at the global scale // *J. Veget. Sci.*, 1996. V. 7. № 3. P. 309–320.
- Brewitz E., Larsson M.* Short-term effects of reduced shoot water status on nitrogen uptake and translocation in tomato // *Physiol. plantarum*, 1992. 85 (3). Part 2. P. 74.
- Bullock J.M., Mortimer A.M., Begon M.* The effect of clipping on interclonal competition in the grass *Holcus Lanatus* — a response surface analysis // *J. of Ecology*, 1994. 82. P. 259–270.
- Bunce J.A.* Responses of respiration to increasing atmospheric carbon dioxide concentrations // *Physiol. plantarum*, 1994. 90. P. 427–430.
- Burns J.G., Miles P.D.* Long-term effects on growth and development of short periods of N deficiency during the seedling stage of lettuce. Proc. 2nd ESA Congress, 1992. Warwick: 1993. P. 40–41.
- Campbell B.D., Grime J.P.* An experimental test of plant strategy theory // *Ecology*, 1992. 73(1). P. 15–29.
- Chapin F.S.* The mineral nutrition of wild plants // *Annual review of ecology and systematics*, 1980. 11. P. 233–260.
- Chapin F.S., Bret-Harte M.S., Hobbie S.E., Zhong H.* Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change // *J. Veget. Sci.*, 1996. V. 7. N 3. P. 347–358.
- Chapin F.S.* Effects of nutrient deficiency on plant growth: evidence for a centralized stress-response system // *Importance of Root to Shoot Communication in the response to Environmental Stress* / Ed. Davies W.J., Jeffevat B. Bristol, UK: British Society for Plant Growth Regul., 1990. P. 135–148.
- Chazen O., Neumann P.M.* Hydraulic signals from the roots and rapid cell-wall hardening in growing maize (*Zea mays* L.) leaves are primary responses to polyethylene glycol-induced water deficits // *Plant. Physiol.*, 1994. V.104. № 6. P. 1385–1392.
- Diamond J.* Factors controlling species diversity: overview in synthesis. *A.M. Miss Bot. Gard.*, 1990. P. 117–129.
- Daie J., Seeley S.D., Cambell W.F.* Nitrogen deficiency influence on Abscisic acid in tomato // *Hort. Science*, 1979. V.14. № 3. P. 261–262.
- Deor D.N., Shalkh M.G., Deore G.N.* Effects of defoliation and shading of ear on wheat. *J. Maharashtra Agr. Univ.*, 1992. 17. № 2. P. 329–330.

- Diaz S., Grime J.P., Harris J., McPherson E.* Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. *Monthly Nature*, 1993. V.1. № 8. P. 77–78.
- Dijk van H.* Genetic variability in Plantago species in relation to their ecology. 4. Ecotypic differentiation in P. Major. *Theor. and Appl. Genet.*, 1989. 77. № 5. P. 749–759.
- Ehrlen J., Eriksson O.* Toxicity in fleshy-fruits — a nonadaptive trait? // *Oikos*, 1993. 66. № 1. P. 107–113.
- Evans M.L.* Function of hormones at the cellular level of organization // *Encycl. Plant. Physiol.* № 10. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1984. P. 23–79.
- Evans R.D., Black R.A.* Growth, photosynthesis and resource investment for vegetative and reproductive modules of *Artemisia tridentata* // *Ecology*, 1993. 74. N 5. P. 1516–1528.
- Evers A.M.* The influence of fertilization and environment on some nutritionally important quality criteria in vegetables — a review of research in the nordic countries // *Agr. Sci. Finl.*, 1994. 3. № 2. P. 177–188.
- Farhutdinov R., Dedov A., Kudoyarova G.* Roots growth and auxin concentration in wheat seedlings supplied with ammonium or nitrate as the source of nitrogen // *Plant Physiology and Biochemistry*, 1996. Special issue. P. 51.
- Farhutdinov R.G., Veselov S.U., Kudoyarova G.R., Valcke R.* Influence of temperature increase on evapotranspiration rate and cytokinin content in wheat seedlings // *Biol. Plant.*, 1997. V. 39. № 2. P. 289–2916.
- Farrani W., Jill M., Grane J.* The status of and requirement for water in developing bean embryos // *Plant Physiol.*, 1994. № 105. № 1. P. 164–167.
- Farris M.A., Lechowicz M.J.* Functional interactions among traits that determine reproductive success in a native annual plant // *Ecology*, 1990. 71. № 2. P. 548–557.
- Fekete G., Tuba Z., Melko E.* Background processes at the population level during succession in grassland on sand // *Vegetatio*, 1988. 77. P. 33–41.
- Franco A.C., Nobel P.S.* Influences of root distribution and growth on predicted water uptake and interspecific competition // *Oecologia*, 1990. 82. № 2. P. 151–157.
- Galiba G., Simon-Sarkadi L., Salgo A., Kocsy G.* Genotype dependent adaptation of wheat varieties to water stress in vitro // *J. Plant Physiol.*, 1989. 134. № 6. P. 730–735.
- Ganeshiah K.N., Uma Shaanker R.* Seed and fruit abortion as a process of self organization among developing sinks // *Physiol. plantarum*, 1994. 91. P. 81–89.
- Goldbach E., Goldbach H., Wagner H., Michael J.* Influence of N-deficiency on the abscisic acid content on sunflower plants // *Physiol. Plant.*, 1975. V. 34. № 1. P. 138–140.
- Goldberg D.E.* Components of resource competition in plant communities. In: *Perspectives of plant competition*. N.-Y. e. a., 1990. P. 27–49.
- Grace J.B.* On relationship between plant traits and competitive ability. In: *Perspectives in plant competition*. N.-Y. e. a. Acad. Press, 1990. P. 51–65.
- Grime G.P.* *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester etc., J. Wiley & sons, 1979. — 222 p.

- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R.* Comparative plant ecology: a functional approach to communities of British species. L.: Unwin Hyman publ., 1988. – 892 p.
- Grime G.P., Hodgson J.G., Hunt R.* Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants // *Oikos*. 1997. V. 79. P. 259–281.
- Hermly M., Stieperaere H.* Capitalists and proletarians (McLeod, 1884): an early theory of plant strategies // *Oikos*. 1985. V. 44. № 2. P. 364–366.
- Hinchee M., Rost T.* The control of lateral root development in cultured pea seedlings. // *Botany*, 1986. V. 147. P. 137–147.
- Hirose T., Lambers H., Konings H., Werf van der A.* Modelling of respiration: effect of variation in respiration on plant growth in two *Carex* species // *Functional Ecology*, 1989. 3. P. 655–665.
- Horgan R.* Cytokinin biosynthesis // *Cytokinins – Plant Hormones in Search of a role*. Monograph 14 Eds. R. Horgan and B. Jeffcoat. Bristol: British Plant Growth Regulator Group, 1987. P. 1–8.
- Horgan R.* Present and future prospects for cytokinin research // *Physiology and Biochemistry of cytokinins in plants* / Eds. Kaminek M., Mok D.W. S., Zazimalova E. The Hague: Academic Publishing, 1990. P. 3–13.
- Horgan G.M., Wareing P.F.* Cytokinins and the growth responses of seedlings of *Betula pendula* Roth and *Acer pseudoplatanus* L. to nitrogen and phosphorus deficiency // *J. Exp. Bot.*, 1980. V. 31. № 121. P. 525–532.
- Hufford L.* Modes of ontogenetic sequence diversification in floral evolution. *J. Cell Biocem.*, 1993. P. 3.
- Huisman J.* The models of Berense and Tilman: two different perspectives on plant competition? // *Functional Ecology*, 1994. 8. P. 282–288.
- Jackson M.B.* Are Plant Hormones Involved in Root to Shoot Communications? // *Advances in Botanical Research*, 1993. V. 19. P. 104–167.
- Keddy P.R.* Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology // *J. Veget. Sci.*, 1992. № 3. P. 157–164.
- Keddy P.R., Twollan-srutt L., Wisheu I.C.* Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *J. of Ecology*, 1994. 82. P. 635–643.
- Keough J.R., Grace J.B., Guntenspergen G.R.* The relationships between growth characteristics, salinity tolerance and competitive ability among perennial marsh species // *Amer. J. Bot.*, 1989, 76. № 6. P. 110.
- Kozaki A., Takeda G.* Photorespiration protects C-3 plants from photooxidation // *Nature*, № 3. P. 557–560.
- Kraus E., Aydemir Y., Duin S., Kollofel C., Lambers H.* Yield advantage of a «slow-» over a «fast-» respiring population of *Lolium perenne* cv. S 23 depends on plant density // *New Phytol.*, 1993. 123. P. 39–44.
- Kuiper P.G., Bos M.* *Plantago*: a multidisciplinary study. Springer-Verlag, 1992. – 368 p.
- Kuiper D., Schuit J., Kuiper P.J.C.* Effects of internal and external cytokinin concentration on root growth and shoot to root ratio of *Plantago maior* ssp *pleiosperma* at different nutrient conditions // *Plant and Soil*, 1988. V.111. № 1. P. 231–236.

- Kutschera U., Kohler K.* Cell elongation, turgor and osmotic pressure in developing sunflower hypocotils // *J. of Exp. Botany*, 1994. 4. № 274. P. 591–595.
- Lambers H., Poorter H.* Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences // *Advances in ecological research*. Academic press, 1992. V. 23. P. 188–242.
- Lambers H., van der Werf A.* Respiratory patterns in roots in relation to their functioning / In: *Plant roots. The hidden half*. Eds. Y. Waisel et. al. Marcel Dekker, Inc., New York. 1983. P. 229–263.
- Leegood R.C., Lea P.J., Adcock M.D., Häusler R.E.* The regulation and control of photorespiration // *J. Exp. Bot.*, 1995, № 46. P. 1397–1414.
- Lemaire G., Chartier M.* Relationships between growth dynamics and nitrogen uptake for individual sorghum plants growing at different plant densities. Proc. 2nd ESA Congress, 1992. Warwick: 1993. P. 98–99.
- Leshem T. et al.* Plant membranes. London Kluwer Acad. Publ, 1992. – 265 p.
- Leopold A.C., Nooden L.D.* Hormonal regulatory systems in plants // *Hormonal Regulation of Development*. II. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1984. P. 4–22.
- Li C.J., Bangerth F.* The possible role of cytokinins, ethylene and indoleacetic acid in apical dominance // *Progress in Plant Growth Regulation*. Eds. Karssen C.M., Van Loon L.C., Vreugdenhil D. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers., Amsterdam. 1990. P. 431.
- Macdonald S.E., Chinappa C.C.* Population differentiation for phenotypic plasticity in the *Stellaria longipes* complex // *Amer. J. Bot.*, 1989. 76. № 11. P. 1627–1637.
- McIntosh R.P.* The continuum continued: John T. Curtis' influence on ecology // John T. Curtis. Fifty years of Wisconsin plant ecology. Madison: Publ. of Wisconsin Acad. Sci., Arts and Letters. 1993. P. 95–122.
- Meinész A., Caye G., Loques F., Molenaar H.* Polimorphysm and development of *Posidonia oceanica* transplanted from different parts of Mediterranean into the National Park of Port-Cros. *Bot. Mar.*, 1993. № 36. P. 209–216.
- Minchin P.E. H., Thorpe M.R., Farrar J.F.* Short-term control of root-shoot partitioning // *J. of Exp. Botany*, 1994. 45. № 274. P. 615–622.
- Mirkin B.M.* Which plant communities do exist? // *J. Veget. Sci.*, 1994. V. 5. № 2. P. 283–284.
- Mortensen L.M.* The influence of elevated CO<sub>2</sub> concentration on the growth of some plant species in grown chambers and in field plots. In: *Glob. Change and Arct. Terr. Ecosyst.: Int. Conf.*, Oppdal, 21–26 Aug. 1993. Abstr. P. 121.
- Naujalis J.* *Sporiniai induociai kaip augalu bendriju komponentai*. Vilnius: Baltic ECO leidybos centras, 1995. – 295 p.
- Noble I.R., Gitay H.* A functional classification for predicting the dynamics of landscapes // *J. Veget. Sci.*, 1996. V. 7. № 3. P. 329–336.
- Nonami H., Okatami M., Fukuyama T., Hashimoto Y.* Leaf expansion and growth-induced water potential in transpiring leaves. *XY Int. Bot. Cong.*, Yokohama, Japan, 1993. Abs. P. 430.
- Nordtrom AC, Eliasson L* Levels of endogenous indole-3-acetic acid and indole-3-acetylaspatic acid during adventitious root formation in pea cuttings // *Physiol. Plant.*, 1991. V 82. P. 599–605.

- Oksanen L., Ranta E.* Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories // *J. Veget. Sci.*, 1992. № 3. P. 175–186.
- Pawar H.K.* Consumptive use of water and yield relationship in ginger and its economic analysis // *J. Maharashtra Univ.*, 1992. 17. № 3. P. 431–433.
- Pilet P.-E., Saugy M.* Effect of applied and endogenous IAA on maize root growth // *Planta*, 1985. V. 164. P. 254–258.
- Pilet P.-E., Saugy M.* Effect on root growth of endogenous and applied IAA and ABA // *Plant. Physiol.*, 1987. V. 83. P. 33–38.
- Plenet D., Lubet E., Esvan J.M.* Effects of N level on dry matter and nitrogen accumulation for high yielding maize. Proc. 2nd ESA Congress 1992, Warwick, 1993. P. 294–295.
- Pons T.L., Werf A. van der, Lambers H.* Photosynthetic nitrogen use efficiency of inherently slow- and fast-growing species: possible explanation for observed differences. In: *A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions*, edited by J. Roy and E. Garnier, SRB Academic Publishing, Hague, 1994. Netherlands. P. 61–77.
- Poorter H.* Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In: *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction*. Ed. J. Roy and E. Garnier. Academic Publishing, Hague, 1994. Netherlands. P. 111–127.
- Poorter H.* Intraspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. In: *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. Ed. by H. Lambers et. al. Academic Publishing. Hague, 1989. Netherlands. P. 45–68.
- Poorter H.* Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and functional approaches // *Physiologia Plantarum*, 1989. V. 75. P. 237–244.
- Poorter H., Bergkotte M.* Chemical composition of 24 wild species in relative growth rate // *Plant, Cell and Environment*, 1992. 15. P. 221–229.
- Poorter H., Graham D.F.* Transpiration, Intercellular Carbon Dioxide Concentration and Carbon-isotope Discrimination of 24 Wild Species Differing in Relative Growth Rate // *Plant Physiol.*, 1994. 21. P. 507–516.
- Poorter H., Lewis Ch.* Testing differences in relative growth rate: a method avoiding curve fitting and pairing // *Physiol. Plantarum*. 1986. 67. P. 223–226.
- Poorter H., Pothmann P.* Growth and carbon economy of fastgrowing and slowgrowing grass species as dependent on ontogeny // *New. Phytol.*, 1992. 120. P. 159–166.
- Poorter H., Remkes K., Lambers H.* Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate // *Plant Physiol.*, 1990. 94. P. 621–627.
- Poorter H., Remkes K.* Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate // *Oecologia*, 1990. 83. P. 553–559.
- Poorter H., van der Werf A., Atcin O.K., Lambers H.* Respiratory energy of roots vary with potential growth rate of plant species // *Physiologia plantarum*, 1991. 83. P. 469–475.
- Ribaut J.-M., Pilet P.-E.* Effects of water stress on growth, osmotic potential and abscisic acid content of maize roots // *Physiol. Plant*. 1991. V.81. № 1. P. 156–162.

- Rice S.A., Bazzaz F.A.* Drowth consequences of plasticity of plant traits in response to light conditions // *Oecologia*, 1989. 78. P. 508–512.
- Robinson J.M.* Speculations on carbon dioxide starvation, Late Tertiary evolution of stomatal regulation and floristic modernization. *Plant, Cell and Environment*, 1994. 17. P. 345–354.
- Saab I.N., Sharp N.E., Pritchard J., Voetberg G.* Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials // *Plant Physiol.*, 1990. V.93. № 6. P. 1329–1336.
- Salisbury F.B., Marinos N.G.* The ecological role of plant growth substances // *Hormonal regulation of development. III.* Berlin etc.: Springer-Verlag, 1985. P. 707–764.
- Schmidt B. K., Bazzaz F.A.* Plasticity in plant size and architecture in rhizome-derived and seed-derived *Solidago* and *Aster* // *Ecology*, 1990. 7. № 2. P. 523–535.
- Sharma B.M.* Growth and nutrient uptake by pearl millet as influenced by temporary flooding // *Indian Soc. Soil Sci.*, 1992. 4. № 4. P. 857–859.
- Shirley N.M., Maier V.P., Darryl P.L.* Abscisic acid accumulation and carotenoid and chlorophyll content in relation to water stress and leaf age of different types of citrus // *J. Agr. and Food Chem.*, 1990. 38. № 6. P. 1326–1334.
- Singh M., Kackar N.L., Jindal S.K.* Variation in morphological and seed related traits of *Prosopis cineraria* (L.) Druce in natural stands // *Ann. Arid Zone*, 1993. 3. № 2. P. 114–144.
- Slafer G.A., Halloran G.M., Connor D.J.* Leaf Appearance in Wheat and Rate of Change in Photoperiod. XV Int. Bot. Cong., Yokohama, Japan, 1993. Abs. P. 444.
- Stanley A., Bazzaz F.A.* Quantification of plasticity of plant traits in response to light intensity: comparing phenotypes at a common weight // *Oecologia*, 1989. 78. P. 502–507.
- Stephen B., Aarssen L.W.* Plastic allometry in young sugar maple (*Acer sacharum*): adaptive responses to light availability // *Amer. J. Bot.*, 1994. 81. № 4. P. 400–406.
- Taylor D., Aarssen L.W., Loehle C.* On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies // *Oikos*, 1990. 58. № 2. P. 239–250.
- Tilman D.* Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of predictive theory of competition // *Perspectives in plant competition.* N.-Y. e. a. Acad. Press, 1990. P. 117–141.
- Tilman D.* *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.* Princeton: Princeton univ. press, 1988. — 360 p.
- Torrey J.G.* Root hormones and plant growth // *Ann. Rev. Plant physiol.*, 1976. № 27. P. 435–459.
- Trewavas A.J.* Plant hormone substances — metabolic flywheels for plant development // *Cell Biol. Int. Repts.* 1983. V.7, № 8. P. 569–575.
- Usmanov I.* The role of stochastic processes in the realization of physiological reactions to changing environment. IVth workshop of the ESF network on



- whole plant physiology. Utrecht, Netherlands, December 14–16. 1994. P. 66.
- Vegh K.R.* Root growth and nutrient uptake in drying soils. Proc. 2nd ESA Congress, 1992, Warwick, 1993. P. 310–311.
- Waller D.M.* How does most-fruiting get started. Trends Ecol. and Evol., 1993. 8. N 4. P. 122.
- Weaver R.J., Johnson J.O.* Relation of hormones to nutrient mobilization and the internal environment of the plant: the supply of mineral nutrition and photosynthate // Hormonal regulation of development. III. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1985. P. 3–36.
- Werf A. van der, Visser A.J., Schieving F., Lambers H.* Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast- and slow-growing species // Functional Ecology, 1993. 7. P. 63–74.
- Wilson J. B.* A review of evidence of the control of shoot / root ratio, in relation to models // Annals of Botany, 1988. V. 61. P. 433–449.

---

# Содержание

---

<b>Введение .....</b>	<b>3</b>
<b>Часть I. Адаптивный потенциал растений .....</b>	<b>7</b>
<b>Глава 1 . Реакция на внешний раздражитель у растений и животных: сходство и различия .....</b>	<b>7</b>
1.1. Сравнительная характеристика адаптивных систем растений и животных .....	7
1.2. Обобщенная схема реагирования на внешние воздействия .....	9
1.2.1. Молекулярно-биологический уровень .....	10
1.2.2. Клеточный уровень .....	11
1.2.3. Целое растение .....	11
1.3. Особенности системы «восприятие — обработка информации — адекватный ответ» у растений .....	14
1.3.1. Рецепция растений .....	14
1.3.2. Передача сигнала у растений .....	15
1.3.3. Формирование ответной реакции .....	17
1.3.4. Система обратной связи .....	18
1.4. Централизованная и децентрализованная системы управления у растений и животных .....	18
1.4.1. Качество информации .....	19
1.4.2. Надежность механизмов интеграции у растений и животных .....	19
1.4.3. Энергетическая цена передачи информации .....	21
<b>Глава 2. Структура адаптивной реакции: элементы и взаимодействия .....</b>	<b>24</b>
2.1. Рецепция изменений условий среды .....	24
2.1.1. Рецепторы у растений. Общие свойства .....	25
2.1.2. Хеморецепция .....	28
2.1.3. Фоторецепция .....	32

2.1.4. Гравирецепция .....	37
2.1.5. Другие рецепторы .....	39
2.2. Системы передачи сигнала .....	42
2.2.1. Внутриклеточные системы передачи информации .....	43
2.2.2. Трансформация и передача сигнала между пространственно разделенными органами растений .....	48
2.2.3. Основные виды межклеточных сигналов .....	54
2.3. Эффекторы .....	61
2.3.1. Множественность первичных адаптивных реакций .....	62
2.3.2. Дифференциация морфофизиологических оптимумов .....	63
2.3.3. Независимое формирование адаптаций .....	65

### **Глава 3. Донорно-акцепторные отношения и энергетическая цена адаптации..... 69**

3.1. Донорно-акцепторные отношения .....	69
3.2. Энергетика адаптации .....	73
3.2.1. Принцип максимальной продуктивности .....	74
3.2.2. Составляющие дыхательного газообмена целого растения .....	78
3.3. Количественные соотношения фотосинтеза и дыхания .....	88

### **Глава 4. Адаптивные стратегии..... 98**

4.1. Проблема типов адаптивных стратегий и подходы к их выделению .....	99
4.2. Стресс у растений .....	102
4.3. Подход Д. Тильмана .....	104
4.4. Подход П. Кедди .....	105
4.5. Система Макклиода–Планки .....	106
4.6. Система Раменского–Грайма .....	107
4.6.1. Вегетативный рост .....	115
4.6.2. Переход к цветению .....	122
4.6.3. Устойчивость растений .....	122

## **Часть II. Факторальная экология..... 127**

### **Глава 5. Среда обитания .....** 127

5.1. Факторы: многомерные экологические ниши .....	127
5.2. Режимы .....	129
5.3. Устойчивость растений к низким температурам .....	131
5.4. Аридизация климата .....	135
5.5. Антропогенное загрязнение .....	143
5.5.1. Адаптации по защите онтогенеза .....	148

### **Глава 6. Биотические взаимодействия..... 153**

6.1. Прямые (контактные) взаимодействия .....	153
---	-----

6.2. Конкуренция за элементы минерального питания .....	161
6.2.1 Концепции взаимодействия растений в сообществах .....	161
6.2.2. Конкуренция растений с разными типами стратегий за минеральное питание .....	162
6.2.3 Особенности дифференциации ниш при минеральном питании растений в сообществе .....	164
6.3. Аллелопатия: химические взаимодействия между растениями .....	167
6.4. Растения и фитопатогены: введение в фитоиммунологию .....	174
6.4.1 Природа защитных реакций растений, их сходство и различия с иммунитетом животных .....	174
6.4.2 Возбудители растительных болезней .....	178
6.4.3. Восприятие, распознавание, рецепция .....	182
6.4.4 Стратегия самообороны: сигнальная схема и последовательность реакции .....	185
6.4.5. Повышение устойчивости растений к фитопатогенам .....	192

**Приложение .....** 197

**Литература .....** 205

*Учебное издание*

**Усманов Искандер Юсуфович  
Рахманкулова Зумфира Фаузиевна  
Кулагин Алексей Юрьевич**

## **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

*Учебник*

Редактор М.Ф. Белякова  
Переплет М. Молчанова и С. Носова  
Компьютерная верстка А.В. Егоровой

Изд. лиц. ИД № 01670 от 24.04.2000  
Налоговая льгота – общероссийский  
классификатор продукции ОК-005-93, том 2: 953000

Подписано в печать 05.04.2001. Формат 60х90/16.  
Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура NewtonCTT.  
Печ. л. 14,0. Заказ № 1119. Тираж 1000

Издательско-книготорговый дом «Логос»  
105 318, Москва, Измайловское ш , 4

Отпечатано с готовых диапозитивов заказчика  
в ГУП «Марийский полиграфическо-издательский комбинат»,  
424000, г. Йошкар-Ола, ул. Комсомольская, 112

**ISBN 5-94010-082-1**

