

11-158

# БУЛЕТИНУЛ

АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

# ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

3 1981

ISSN 0568-5192



Серия  
биологических  
и химических наук

# БУЛЕТИНУЛ

АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

# ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

**3** 1981

Журнал основан в 1951 году. Выходит 6 раз в год



Серия  
биологических  
и химических наук

Кишинев «Штиинца» 1981



### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Академик АН МССР, член-корреспондент АН СССР *А. А. Жученко*, академик АН МССР, член-корреспондент ВАСХНИЛ *М. Ф. Лупашку* (главный редактор), академик АН МССР *А. А. Спасский*, члены-корреспонденты АН МССР *В. В. Арасимович*, *Т. С. Гейдеман* (зам. главного редактора), *С. И. Тома*, *Т. С. Чалык*, *А. А. Чеботарь*, доктор химических наук *Д. Г. Батыр* (зам. главного редактора), доктор биологических наук *М. Д. Кушиниренко*, *Б. Т. Матиенко* (зам. главного редактора), *Г. А. Успенский*, доктор сельскохозяйственных наук *В. Н. Лысиков*, доктор геолого-минералогических наук *К. Н. Негадаев-Никонов*, кандидат химических наук *П. В. Влад*, кандидаты биологических наук *Ф. И. Фурдуй*, *Г. Е. Комарова* (ответственный секретарь)

### СОДЕРЖАНИЕ

#### Ботаника

- Б. Т. Матиенко*. Принципы эволюции и адаптивные преобразования в структуре и ультраструктуре растений . . . . . 5  
*Т. С. Гейдеман*. Об адаптации растений в фитоценозах к условиям среды . . . . . 28  
*А. А. Чеботарь*. О взаимоотношениях зародыша и эндосперма на ранних этапах развития . . . . . 34

#### Физиология и биохимия растений

- М. Д. Кушиниренко*. Адаптация растений к засухе . . . . . 40  
*В. А. Коварский*. Неаррениусовская кинетика ферментативного катализа и температурная адаптация эктотермных организмов . . . . . 48

#### Генетика и селекция

- В. С. Шварц*. Адаптивный потенциал аппарата трансляции генетической информации . . . . . 54  
*Н. Н. Балашова*. Иммуногенетические проблемы в связи с селекцией устойчивых сортов сельскохозяйственных растений . . . . . 59

#### Зоология

- И. М. Ганя*. Структура населения наземных позвоночных в различных биогеоценозах Молдавии . . . . . 66

#### Физиология и биохимия человека и животных

- Ф. И. Фурдуй*. Гомеостаз, стресс и адаптация . . . . . 74

#### Химия

- Д. П. Попа*. Экзогенная регуляция роста и развития растений . . . . . 88

\*  
\*  
\*

- Академик АН МССР *Г. В. Лазурьевский* — организатор исследований по химии природных соединений в Молдавии . . . . . 92

#### Рефераты

## БОТАНИКА

Б. Т. МАТИЕНКО

### ПРИНЦИПЫ ЭВОЛЮЦИИ И АДАПТИВНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В СТРУКТУРЕ И УЛЬТРАСТРУКТУРЕ РАСТЕНИЙ

Синтетическая теория эволюции наилучшим образом объединяет ныне достижения всех специальных биологических дисциплин в отношении обоснования развития органического мира, представляя главным образом сплав эволюционного учения и генетической науки [41, 43, 44, 69, 99, 100, 122, 138, 142—144, 161, 166, 169]. Благодаря ей проблема биологического прогресса — ведущая проблема естествознания всех времен — получила более всестороннее развитие. Сегодня становится ясным, что понимание сущности биологического прогресса, в том числе и морфофизиологического, возросло главным образом за счет нового подхода к этой проблеме с точки зрения синтетической теории эволюции. Правда, имеются высказывания [96] о том, что свод основных положений в синтетической теории эволюции все-таки остается неизменным, так как молекулярно-биологические открытия почти не сказались на теории развития органического мира.

Если в области изучения макроэволюции многие вопросы морфологического прогресса были решены до эпохи синтетического подхода, то в области микроэволюции только с возникновением синтетической теории стало возможно полнее раскрыть эволюционные закономерности на популяционно-видовом уровне и показать, что анализ процессов макроэволюции может быть проведен исходя из понятий и закономерностей, установленных учением о микроэволюции. Согласно некоторым авторам [147], самые сложные, на первый взгляд, макроэволюционные феномены, без потери их специфики, объяснимы понятиями микроэволюции.

В последние десятилетия в связи с освещением различных сторон эволюционных преобразований на базе синтеза морфологических и генетических знаний достигнуты новые рубежи в вопросах о характере эволюции (параллельный, конвергентный, дивергентный [9, 20, 21, 37, 45—47, 50, 69, 103, 111, 116, 119, 122, 131, 132, 136, 140, 142—144]). На наш взгляд, синтетическая теория эволюции оказала меньшее влияние на решение вопросов темпов и модусов (путей, форм, стратегий) эволюции. В результате стало возможным говорить о характере эволюции, в частности параллелизмах, как о генетико-эволюционных явлениях, в основе которых лежит развитие в направлении сопряжения дивергентных и конвергентных изменений (принцип гомойологии — [142]). Параллельные ряды в наследственной и ненаследственной изменчивости организмов очевидны и тесно связаны между собой.

Конвергенции и параллелизмы не противопоставляются дивергентному развитию, как это делалось в эпоху кризиса эволюционного учения [45, 125], в начале нашего века [14, 15] или при определении тканевой эволюции [29, 30, 131]. Окончательно выяснены [44, 69, 122]

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

Серия биологических и химических наук  
1981, № 3

Редактор С. А. Фридман  
Обложка художника Н. А. Абрамова  
Художественный редактор Э. Б. Мухина  
Технический редактор Н. В. Попеску  
Корректоры О. И. Попа, А. К. Дерманская

Сдано в набор 24.03.81. Подписано к печати 13.05.81. АБ08507. Формат 70×108<sup>1/16</sup>.  
Бумага типографская № 1. Литературная гарнитура. Печать высокая. Усл. печ.  
л. 8,40. Усл. кр.-отт. 6,06. Уч.-изд. л. 8,14. Тираж 691. Заказ 170. Цена 45 коп.  
Издательство «Штиинца», 277028, Кишинев, ул. Академическая, 3.

Типография издательства «Штиинца», 277004, Кишинев, ул. Берзарина, 8.

основные факторы эволюции, их деление на факторы — поставщики (мутации, популяционные волны, изоляция) и факторы, движущие и направляющие (естественный отбор) эволюционный процесс. Соответственно ясна последовательность и важность факторов. Тенденции к переоценке или переоценке генетических начал (мутационные теории) или, наоборот, к их недооценке сменились истинной оценкой сущности эволюционных явлений и составных частей эволюционного процесса и изменчивости вообще. Усилился и интегративный анализ по отношению к эволюции онтогенезов (организмов) и становления филогенеза в результате исследований, проведенных на различных уровнях и ступенях организации живой материи.

Раскрыты многие особенности эволюции на генетико-молекулярном [95, 96, 103, 145] и клеточном уровнях, включая субклеточную и тканевую ступени [1, 46, 47, 60, 70—80, 87—89, 109, 110, 116, 117, 119, 120, 130, 131, 149, 153, 165]. Эволюционные закономерности широко показаны на организменном [8, 9, 57, 138, 141, 143, 144] и популяционно-видовом уровнях [37, 38, 63]. Показан характер эволюции у жизненных форм (биоморф) растений и в целом соматической эволюции растений [132] и т. д. Биогенотический и биостроматический уровни обсуждены широко в плане уровней организации и как интегративные ступени [42, 43].

Знакомство с литературой по эволюции на различных уровнях организации растений и животных позволяет прийти к выводу, что от одного уровня к другому наблюдается попеременное доминирование дивергенции или конвергенции наряду с их постоянным сопряжением на каждом отдельно взятом уровне. Так, нами [71—73] показано, что на субмикроскопической ступени ведущими в эволюционных преобразованиях являются параллелизмы, так же как и на тканевой ступени [46, 47]. Уже на видовом уровне главным событием их развития является дивергенция [122]. У жизненных форм снова наблюдается доминирование конвергенции и параллелизма [132]. Трудно сказать, что преобладает на генетико-молекулярном уровне и что свойственно биогенотическому уровню.

По-видимому, если дивергентное и конвергентное развитие и сосуществуют в пределах каждого уровня, то одно из них доминирует на каждом уровне в отдельности. Другими словами, в иерархии уровней организации живого дивергентные и конвергентные пути попеременно доминируют. Такая закономерность чередования дивергентного и конвергентного характера эволюции сможет быть полностью раскрыта только после эволюционно-генетического анализа, сначала на каждом уровне, а затем интегрально — по всей иерархии уровней биоты. Интересно, что по теории системогенеза П. К. Анохина в каждый данный момент времени в организме всегда имеется ведущая, доминирующая по выживаемости функциональная система, подчиняющая себе отдельные subsystemы, обеспечивающие в определенном иерархическом порядке эту ведущую, после чего основную роль на себя берет другая и т. д. [113].

Синтетический подход, однако, мало использовался при решении вопросов выявления модусов приспособительной эволюции организмов и, в особенности, путей адаптогенеза у растений. Не обсуждены и принципы эволюции, или принципы филогенетических изменений (модусы органогенеза), и их действие с позиции этого подхода. Следует

подчеркнуть, что для растений еще не проведена широко даже эволюционная оценка на всех уровнях и ступенях организации и в особенности в отношении структур и ультраструктур. В наших предыдущих работах [70—80, 83, 84] и работах наших сотрудников [51, 104, 134] было выявлено, что изменения в анатомической организации плодов и их гистологической зональности развиваются по идиогенному пути. В последнее время нами раскрыта [18, 77—80, 84, 85] на примере ультраструктур идиогенная и арогенная природа их состояний и изменений. Еще раньше [72—74, 165] была выдвинута гипотеза параллельного развития субмикроскопических структур, которая нашла подтверждение в ряде работ [1, 124, 135].

Очередным этапом в проведении эволюционной оценки клеточной и субклеточной организации является оценка структур и ультраструктур с точки зрения принципов эволюции (принципов эволюции органов и функций [147]; принципов филогенетических изменений [113]; модусов органогенеза [122]; законов, правил [15, 69]). Ставится общая задача — с одной стороны, продолжить экстраполяцию принципов эволюции, установленных при изучении животных организмов на растительные и, с другой — вести поиск новых, еще не выявленных принципов у растений. Целью настоящей статьи является раскрытие специфики действия этих принципов в преобразованиях структур и ультраструктур клеток растений. Словом, как «работают» эти принципы, спроектированные на микроскопический и субмикроскопический уровень. К настоящему времени установлено [112], что общие и частные приспособления к изменяющимся условиям среды, т. е. изменения арогенного и идиогенного модуса достигаются на основе частных филогенетических изменений органов и путем реализации определенных принципов приспособительной эволюции [66], которые затрагивают преимущественно только качественные изменения или только количественные.

Существуют и принципы, действие которых распространяется одновременно как на качественные, так и на количественные преобразования одинаково. Кроме того, согласно [45], арогенные и идиогенные изменения могут реализоваться только через специфические для них принципы. Для дивергентного и конвергентного характера развития могут быть также специфичны определенные правила и принципы [131]. Понятно, что принципы, о которых мы здесь говорим, обнаруживаются в пределах морфофизиологического прогресса и касаются главным образом приспособлений в направлении совершенствования структур и функций. Согласно Хаксли [129, 161], такие приспособления в направлении совершенствования функций составляют самостоятельный тип или класс адаптаций наряду с типом адаптаций к физическим факторам среды и типом адаптаций, связанным с наличием во внешней среде определенных организмов (т. е. генотипической среды [69, 122]). Хаксли добавляет, что адаптации, принадлежащие к двум последним типам, содействуют экологическим функциям, в то время как первый тип способствует осуществлению физиологических функций.

Северцов [113] разделяет все принципы филогенетических изменений на две категории. К первой он относит те принципы эволюционных изменений, при которых главная функция органов остается качественно неизменной, но усиливается количественно. Ко второй категории он относит принципы эволюционных изменений, при которых главная функция эволюирующего органа изменяется качественно. Свою классификацию он излагает в виде следующей схемы:

I. Анцестральная функция эволюирующего органа сохраняется у потомков качественно той же, но усиливается количественно.

1. Принцип интенсификации функций Плате.
2. Принцип субституции органов Н. Клейненберга.
3. Принцип физиологической субституции Федотова.
4. Принцип фиксации фаз А. Н. Северцова.
5. Принцип уменьшения числа функций С. А. Северцова.
6. Принцип выпадения промежуточных функций А. Н. Северцова.

II. Анцестральная функция эволюирующего органа изменяется у потомков качественно.

1. Принцип расширения функций Плате.
2. Принцип смены функций Дорна.
3. Принцип субституции функций А. Н. Северцова.
4. Принцип активации функций А. Н. Северцова.
5. Принцип иммобилизации функций А. Н. Северцова.
6. Принцип симиляции функций А. Н. Северцова.
7. Принцип филогенетического разделения органов или функций А. Н. Северцова.

В классификацию Северцова не вошли некоторые принципы других авторов, которые, видимо, были открыты позже или не были просто включены, а порой и не признаны им. К этому надо еще сказать, что весь спектр выявлен на основе изучения филогенетических изменений в животном мире и почти не пополнялся за счет исследований эволюции растительных организмов. Без определения принадлежности к той или иной группе принципов, согласно схеме Северцова, назовем еще некоторые другие. Частично они уже числятся среди принципов, названных модусами органогенеза [122], среди способов возникновения новых структур в работах Майра [69], правил, законов и принципов эволюции или эволюционного процесса [15, 120, 132, 143, 144, 147].

Среди неупомянутых принципов или более новых, а также старых правил в новой редакции отметим: принцип олигомеризации гомологичных органов Догеля [36]; принцип полимеризации органов и структур [157]; принцип компенсации функций и неравномерности темпов преобразования органов [25]; закон филогенетического ускорения [15] или предварения признаков; принцип эволюционной разновозрастности, гетеробатмии [120], ранее гетерохронии [52] или морфологического несоответствия [19]; принцип прогрессивной специализации Депре [154]; принцип эмбрионизации и автономизации онтогенезов [141, 144]. Исследования плодов дикорастущих и культурных видов растений позволили нам выдвинуть три принципа, отражающих тенденции в эволюции плодов, в особенности в их анатомической и субмикроскопической организации, с учетом условий совершенствования внутренней среды, структур и их функций. Первый принцип назван нами принципом идентичности в гистологической зональности органов [74, 77, 78, 85, 115], второй — обозначен как принцип дробной целостности в клеточной организации [79, 80, 82, 85]. Третий принцип относится к области существования кратного соотношения между внешнеморфологическими и анатомическими признаками.

Порой трудно отличить принципы, связанные непосредственно с совершенствованием морфофизиологической организации, от принципов и правил более широкого действия (значения), обеспечивающих не только повышение организации и соответственно морфофизиологический прогресс, но способствующих главным образом развитию биологического прогресса, т. е. изменению образа жизни [112].

Северцов [112] считает, что наиболее широкое значение имеет принцип интенсификации функций, входящий как общая составная часть во все перечисленные им пути изменений органов, структур и функций. Рядом с этим принципом ставится и мультифункциональность органов. Большинство названных принципов морфофизиологических преобразований сравнительно простые. Есть, однако, и более сложные принципы, связанные со взаимным преобразованием органов (корреляции, координации). По мнению Яблокова и Юсуфова [147], достаточно выяснены лишь два общих принципа, отражающие координацию морфофизиологических преобразований в филогенезе. Это принцип гетеробатмии Тахтаджяна и принцип компенсации функций Воронцова. Первый из них относится к координации разных систем органов, второй — к координации отдельных органов и структур внутри одной их системы.

Принцип интенсификации функций. Северцов [112, 113] различает два вида интенсификации функций: 1) интенсификация функций клеток и тканей; 2) интенсификация функций органов. Логически продолжая это разделение, можно говорить и об интенсификации функции субклеточных структур-органелл и их составных частей, более упрощенно устроенных. Следовательно, виды интенсификации функций зависят от ступени и уровня интеграции или организации структур — органоидного, клеточного, тканевого, органного. У растений этот принцип проявляется и на субмикроскопическом уровне, у различных органелл.

Наиболее часто можно наблюдать это явление у эндоплазматического ретикулюма при интенсификации функций клеток секреторной ткани [22] и активации меристематических клеток [2, 3]. Ярким примером интенсификации функций является усиление функций митохондрий при индуцировании разными факторами с образованием разветвленных митохондрий. Это происходит при возрастании активности энергозависимых процессов [31, 79, 80, 109]. На примере аппарата Гольджи клеток корневого чехлика также наблюдается это явление [126]. При этом, как правило, имеется количественное увеличение цистерн эндоплазматического ретикулюма, диктиосом, а в случае разветвленных митохондрий — рост количества лопастей, контактирующих с большим числом цистерн эргастоплазмы.

Следовательно, интенсификация функций сопровождается прежде всего количественными сдвигами как числа дискретных единиц аппарата органеллы [109], так и ее составных частей — метамеров. Понятно, что приведенные примеры наблюдаются в клетках при частных приспособлениях органов и частей растения или животного, т. е. при идиогенном или идиоадаптивном модусе преобразований. По Завадскому и Колчинскому [44], частный прогресс характеризуется преимущественным использованием принципа интенсификации функций на основе уменьшения их числа. Связать эти примеры изменений в субмикроскопической организации клеток с аргонным модусом пока не представляется возможным. Специализация клеток секреторной ткани выступает как частное приспособление или как телогенез. Также следует рассматривать и особенности корневого чехлика, выделяющего слизь и изменения в паренхимных клетках корня с разветвленными митохондриями при кислородной недостаточности, иллюстрирующие приспособления к условиям при смене среды произрастания.

Принципы субституции органов и функций [112, 127, 163]. Поскольку везде идет замещение функций органа или структур, их несущих, мы посчитали целесообразным объединить эти принципы, оставляя в силе возможную частную разницу между ними. Клейненберг

[163] отмечал действие принципа в течение филогенетического и онтогенетического развития. В этом случае один орган замещается органом другого строения и происхождения, находящимся в другом месте, но выполняющим ту же функцию.

У растений принцип субституции органов прослеживается при образовании филлодиев и филлокладиев из черешков и стеблей у акации, иглицы, кактуса, спаржи и др. Функция фотосинтеза, важная для всего растения, сохранилась, но перешла от листьев к стеблям. Экстраполируя этот принцип на органеллы клеток, также можно найти примеры. Так, Бехбуди [150] полагает, что у клеток грибов функция поставки и синтеза материала клеточных стенок выполняется элементами эндоплазматического ретикулума и ломасом взамен структур аппарата Гольджи, которые здесь отсутствуют. Конечно, учитывая филогенетическое положение грибов, трудно говорить, первична эта замена или вторична [121]. Но факт относится, видимо, к области действия принципа субституции.

Возвращаясь к примерам из числа изменений высших растений, напомним общеизвестный факт передвижения пасоки весной не по элементам флоэмы, а по трахеальным элементам [159] или минеральных веществ в случае необходимости вниз — по флоэме [34], что указывает на явление субституции функций у тканей. Нетрудно заметить, что принцип субституции органов также наблюдается в случаях частных приспособлений (в нашем примере у иглицы, кактусов и др.).

О принадлежности к общим или частным приспособлениям нельзя говорить без специального анализа замещения функций у органелл клеток грибов. Принцип субституции, согласно Северцову, можно положить и в основу очень многих случаев редукции органов, хотя редукция может произойти и вследствие смены функций и вследствие уменьшения числа функций.

**Принцип фиксации фаз А. Н. Северцова.** Новая функция возникает в результате закрепления периодически повторяющейся фазы прежней общей функции данного органа; характер функции остается тем же, но интенсивность ее повышается. Яблоков и Юсуфов [147] приводят пример растений с закрепленной за некоторыми корнями функцией запасаения, которая на определенных этапах появилась у части их корней на фоне основных функций транспорта и добывания из почвы питательных веществ. По аналогии можно думать, что у пластид с запасающей функцией (лейкопласты, каротиноидопласты) вторичный синтез с последующим запасанием крахмала, липидных включений и каротиноидов закрепился в процессе филогенетического развития на фоне основной функции первичного синтеза (фотосинтеза). Поскольку у каротиноидопластов (хромопластов) и лейкопластов в запасании крахмала, липидных включений и протенина имеется последовательность и периодичность, что этапы этого ряда и явились моментами закрепления еще более дробных фаз.

**Принцип уменьшения числа функций С. А. Северцова.** Считается, что уменьшение числа функций наблюдается в процессе эволюции главным образом при специализации какого-либо органа или структуры, т. е. при частном характере приспособлений (телогенезе). Уменьшение числа функций сопровождается усилением главной функции органа или структуры с подавлением второстепенных. Этот принцип можно проиллюстрировать изменениями из области преобразований тканей, в частности специализацией устьичного аппарата, когда развивается главная функция газообмена и подавляется функция покровная и фотосинтеза. Хотя в замыкающих клетках устьиц присутствуют

хлоропласты, фотосинтез в них мало эффективен. Вообще у клеток эпидермальной ткани на первом месте выступает защитная и покровная функции по сравнению с фотосинтетической, что подтверждается слабым развитием не только хлоропластов, но и пластидного аппарата в целом [74, 91]. Видимо, надо полагать, что если в некоторых случаях произойдет усиление функции фотосинтеза клеток эпидермиса, то будет снижено проявление функции покровной.

Другой пример: при высокой специализации клеток ситовидных трубок и их органелл, когда основной функцией становится транслокация органических веществ [59], наблюдается снижение основных функций митохондрий и пластид (фосфорилирование). При этом в митохондриях часто почти полностью отсутствуют кристы и имеются решетчатые включения протениновой природы, а в пластидах — ламеллярная система редуцирована, а крахмальные включения есть. Таким образом, с усилением главной функции структуры (тканей, клеток, органелл) ей подчиняется режим остальных второстепенных функций и тем самым имеет место уменьшение числа неглавных функций.

**Принцип выпадения промежуточных функций А. Н. Северцова.** Потери промежуточных функций не имеют широкого распространения [112]. Выпадение промежуточной функции всегда приводит к усилению главной функции органа. Такие примеры можно найти при метаморфозах пластид [26, 74].

**Принцип расширения функций Плате** предусматривает существенное увеличение числа второстепенных функций при сохранении главной. Примеры этого способа морфофизиологического совершенствования органов и структур достаточно многочисленны у животных. Менее известны они у растений. Практически очень мало сделано по части гистологических структур и субмикроскопических структур растений. Можно сослаться на функции проводящей системы органов растений и их форменного образования — проводящих или сосудистоволокнистых пучков. При сохранении главной проводящей функции у проводящих пучков стеблей, листьев и плодов наблюдается выполнение ими опорной механической функции, особенно когда пучки армированы склеренхимными волокнами [102].

Такие примеры характерны для многих растений и в особенности для группы ксерофитов, что указывает на связь расширения спектра функций со специализацией органов и тела растений в целом, т. е. на связь с идиоадаптивными преобразованиями. Очень много второстепенных функций у покровной ткани кроме ее основной — защитной (пограничной), всегда существующей при любых прочих модификациях. Расширение числа функций можно продемонстрировать и на примере деятельности эндоплазматического ретикулума, плазмалеммы, аппарата Гольджи. Так, число побочных функций плазмалеммы может значительно увеличиваться (литическая, поглощения, транспорта, двигательная, строительная и т. д.). Однако во всех случаях сохраняются ведущие роли — барьерная и обеспечения клеточной целостности.

Приведем пример литической функции плазмалеммы как весьма оригинального приспособления. Речь идет об образовании эвагинирующих складок в сторону пекто-целлюлозной оболочки при голодании (углеродном) клеток из суспензии *Haploappus gracilis* и других растений [152], как о преобразовании, способном мобилизовать полисахариды и перекачивать их в цитоплазму и вакуоль посредством плазмалемматом для последующего метаболизирования. Литическая функция плазмалеммы как приспособительное свойство проявляется в специальных условиях жизнедеятельности клеток и поэтому может рас-

смаиваться как частное приспособление, специализированное в экстремальных условиях. У эндоплазматического ретикулюма клеток эндосперма [17] можно наблюдать, как в терминальных участках цистерн шероховатого типа начинается отложение белковых веществ, а в гладких участках — сохранение главной функции ретикулюма.

Другим адаптивным преобразованием в субмикроскопической организации веществ, иллюстрирующим принцип расширения функций, является интратилакоидное запасание в хлоропластах. Об этом свидетельствуют картины разбухания крайних и субмаргинальных тилакоидов гран хлоропластов из клеток субэпидермиса завязи цветка яблона [84, 105]. Вещества, заполняющие тилакоиды, оказались протениновой природы, так как включения удаляются протолитическими ферментами. И в этом случае главная фотосинтетическая функция сохраняется, а наряду с ней добавляется функция запасания. О расширении функций мембран свидетельствуют и гребневидные образования на тилакоидах каротиноидопластов плодов, оказавшиеся протениновой природы [86], что указывает на запасающую функцию мембран.

Видимо, изменения в направлении расширения функций расширяют и возможности приспособления организма — способствуют в процессе адаптации не только смене среды (аллогенезы и телогенезы), но и покорению новых более обширных пространств (арогенез). В пользу того, что принцип расширения функций используется как универсальный механизм в процессе адаптогенеза, свидетельствуют используемые нами данные о процессах запасания. Принцип, следовательно, сопутствует и арогенным, и идиогенным преобразованиям.

Принцип смены функций Дорна [40] относится к группе принципов, затрагивающих качественные изменения функций, и представляет собой один из наиболее общих принципов эволюции органов и структур. Главная функция структур при этом ослабевает, а одна из вторичных — усиливается. Многочисленны примеры смены функций и у органов растений. Считается, что образование венчика и других листоподобных органов цветка сопровождалось сменой функции фотосинтеза на функцию (сигнальную) привлечения опылителей [147]. Образование органов запасания и категории потребляющих органов (клубни, луковицы, семена, плоды) из органов ассимиляционных происходит в результате смены функций у соответствующих частей растения. Закономерная смена одних ферментов окислительной системы другими является одним из мощных факторов адаптации растений к изменяющимся в процессе онтогенеза условиям температуры [106].

Достаточно убедительным примером смены функций у клеточных органелл является изменение функций эндоплазматического ретикулюма. Он возник главным образом как органелла и ультраструктура коммуникационно-транспортного и синтетического направлений, а его цистерны приняли на себя в запасающей паренхиме другую функцию — функцию депонирования, образуя белковые тела. Белковые тела из клеток эндосперма злаковых образуются за счет расширения цистерн эндоплазматического ретикулюма шероховатого типа, несущего на мембранах рибосомный компонент как источник синтеза белкового материала. На этом примере видно, как главные функции — транспортная и синтетическая — полностью ослабевают или прекращаются, а депонирование становится главной функцией. В случае запасания веществ в форме белковых тел эндоплазматический ретикулюм [16, 84, 155, 162] выступает как ключевая структура, ответственная наряду с вакуолярной системой за эволюционный прорыв у покрытосеменных (в особенности травянистой биоморфы) растений, испытывающей на себе

давление отбора при возникновении и усилении новой вторичной функции [16, 84, 155, 162]. Примечательно, что новая функция в этом случае выполняется той же ультраструктурой (цистернами), развивающейся в ходе эволюции клетки совсем по иной причине (другие примеры — см. в [74]).

Майр [74] полагает, что не всякая функция требует наличия собственной исполняющей структуры. Во всех случаях структура развивается под давлением отбора, связанным с первичной функцией, до тех пор, пока она не окажется в состоянии принять на себя дополнительную вторичную функцию. Это очень важно и в том отношении, что структуры, способные исполнять одновременно или последовательно две или несколько функций, могут иметь преадаптивное значение [28] при переходе растений в новую нишу или адаптивную зону. Даже структуры, способные взять на себя новую функцию без ущерба для первоначальной (принцип расширения функций), Майр рассматривает как преадаптивные.

Георгиевский [28] несколько ограничивает характер действия принципа смены функций и расширения функций от преадаптации. В частности, он отмечает, что расширение функций заключается в приобретении новых объективных функций, а явление преадаптации — в приобретении нейтральных или слабавредных признаков, присутствующих, но до поры до времени не используемых или используемых в другом направлении.

Принцип активации функций А. Н. Северцова касается тех случаев, когда орган, который у предков данной формы не выполняет никакой активной функции, но был полезен как пассивное образование, превращается у потомков в активно функционирующий орган. По Северцову [112], главное отличие принципа активации функций от принципа расширения функций Плате заключается в том, что при расширении функций при прогрессивном развитии органа приобретаются новые вторичные функции, старая же главная функция, пассивна она или активна, остается при этом неизменной, тогда как при активации функций орган приобретает новую активную главную функцию. Например, позеленение клубней, корнеплодов, когда в результате метаморфоза лейкопластов и каротиноидопластов в хлоропласты они начинают активно фотосинтезировать. Такой метаморфоз происходит в рамках одного онтогенеза и недостаточно иллюстрирует филогенетические изменения, однако его основа — историческая и является приобретением в процессе приспособительной эволюции. Видимо, эти примеры можно продолжить и случаями позеленения придаточно-опорных корней, изредка лепестков, плодов, семядолей и т. д.

Активизация функции фотосинтеза как первичного синтеза приходит на место вторичного синтеза. Позеленение каротиноидопластов у плодов желтого арбуза [74, 81] показало, что вместо электронно-плотных хромолипидных включений идет сборка и организуются заново гранальные тилакоиды, а затем целые стопки гран и межгранных ламелл. Как мы уже объясняли ранее, речь идет о том, что в хромолипидных включениях каротиноидопластов имеются почти все составные вещества мембран (пластохиноны, витамин К, фосфолипиды и др.), из которых при индукции светом идет построение ламелл будущих хлоропластов.

В процессе смены типов дыхания с анаэробного на аэробный также имеет место активация функций митохондриального аппарата и появление более полного набора переносчиков электронов (цитохромов) [27, 33].



Вероятно, принцип активации функции использовался природой при выработке не только частных приспособлений, но и более общих морфофизиологических преобразований.

**Принцип иммобилизации функций А. Н. Северцова.** Такие филогенетические изменения сводятся к ослаблению главной функции. Этот принцип имеет гораздо более широкое распространение, чем принцип активации функции. Иммобилизация относится к изменениям, когда орган, который у предков действовал активно, превращается у потомков в пассивную часть организма, в полезную одним своим присутствием и положением. Принцип иммобилизации функций сопрягается в действии с принципом смены функции Дорна и, как мы думаем, с принципом олигомеризации Догеля.

Разница между иммобилизацией и сменой функций заключается в том, что в типичных случаях смены функций по Дорну главная активная функция замещается второстепенной, а в случаях иммобилизации она замещается у потомков пассивной, которую едва ли можно даже назвать функцией. При иммобилизации активная функция замещается полезным, но не активным признаком. При олигомеризации функции отдельных частей органа после их срастания или группирования «обезличиваются», но суммируются в более общую интегральную функцию. Иммобилизуются части, активируется целое. У растений принцип иммобилизации функций встречается, по-видимому, при редукции органов, органондов и других частей тела. У таких органов и органондов замедлена дифференцировка гистологическая и цитологическая, их рост. Вероятно, иммобилизация сопровождала образование раздельнополых цветков из гермафродитных путем угасания функции членов цветка, ответственных за инактивирующийся пол. Если придерживаться положения о происхождении однодольных из двудольных [11], то, видимо, редукция одной семядоли произошла за счет иммобилизации второй. Функционально однополые цветки (в частности, у тыквенных) характеризуются инактивирующей тычинкой или гинецейем.

Иммобилизация структур наблюдается и у органелл, и их составных частей. Например, ко времени развития алейроновых зерен митохондрии и пластиды в клетках семядолей и эндосперма почти полностью редуцируются. Интересно, что эти органеллы, относясь к одной функциональной группе, часто поочередно, но не одновременно, инактивируются. Оба органоида одновременно становятся малоактивными. Видимо, это самостоятельный вариант иммобилизации. Инактивация путем секвестрации отдельных участков цитоплазмы в общей деятельности лизосомного аппарата клетки, также в некоторых вариантах может быть интерпретирована через призму иммобилизации. Онтогенетическая и филогенетическая иммобилизация органов и структур, по всей вероятности, связана с дифференциальной активностью генов [55]; во-первых, с их одновременным включением и прекращением действия в онтогенезе и, во-вторых, с отключением их в онтофилогенезе.

Процесс редукции органов [147] оказывается одной из эволюционных тенденций в филогенезе и обусловлен отбором. Изменение направления отбора позволяет накапливаться мутациям, рано или поздно разрушающим любую структуру: от самой сложной до самой простой. Иммобилизация оказалась тем историческим регулятором отключения ряда органов, вполне развитых в разные времена, но не соответствующих наступившим новым изменившимся условиям. Она оказалась одним из наиболее обычных процессов, сопровождающим морфофизиологические эволюционные преобразования.

**Принцип симиляции функций А. Н. Северцова** — уподобление органов, имевших различное строение и функции, по форме и функции. Обычно многие части тела, которые у предков по своей форме и функции не были похожими друг на друга, стали в течение филогенетического развития сходными. Если различным образом построенные, различно функционирующие органы сделаются по своей функции подобными, то это сходство функций вызовет и сходство в строении данных органов. Северцов считал весьма вероятным нахождение примеров этого типа филогенетического развития среди безпозвоночных и других групп животных. Следуя его предположению, мы стали искать это явление и среди растений в их структуре и ультраструктуре.

Мы полагаем, что растущее сходство у метамеров стебля и побегов по мере продвинутой систематических групп может иллюстрировать сходства между метамерами. Возможно, что установленное единообразие в морфологии крист у митохондрий высших растений по сравнению с разнообразием их (в виде не только гребней, но и трубочек) у низших растений и у простейших указывает на тенденцию симиляции компонентов структуры митохондрий. Понятно, что наземный образ жизни способствовал процессу установления относительного единообразия аппарата крист. Принцип симиляции имел свое значение в адаптиогенезе, главным образом при возникновении общих приспособлений. Трудно найти его действие при более частных приспособлениях. Симиляция могла коснуться определенным образом и последовательности в молекулах нуклеиновых кислот [123, 133]. В возникновении коадаптивных блоков генов также встречались феномены симиляции; словом, где только налицо явления периодичности и метамерности, там должны быть в качестве филогенетических механизмов и явления симиляции.

**Принцип разделения органов или функций А. Н. Северцова.** При этом типе филогенетических изменений какой-нибудь первичный целостностный орган или структура разделяется в течение филогенеза и таким образом из него получается несколько более или менее самостоятельных органов или структур, несущих различную функцию. В основе этого явления лежит одно из свойств живого — дивергенция, именно тот процесс, который способствует видоизменению и адаптивной радиации с покорением новых зон распространения. Известно, что в эволюции тканевых структур, согласно Хлопину [131], дивергентный путь связан с видоспецифичностью и экологическими особенностями организмов. Он существует и сопряжен с параллельным, который характерен для более общих приобретенных в планетарном масштабе. Эволюционное разделение, эволюционная дивергенция тканей и органов находится в непосредственном взаимоотношении с условиями существования целого организма и часто опосредствована его внутренними связями.

Принципам разделения и смены функций в явлениях дивергентного развития тканей несомненно принадлежит первостепенное значение. Отметим, однако, что гистологические и цитологические особенности, будучи охвачены дивергенцией или действием принципа разделения органов и функций, эволюционируют значительно медленнее и отличаются большим постоянством, чем видовые признаки. Любые структуры — органеллы, клетки, ткани, части тела, органы — в процессе эволюции подвергаются разделению их функции и морфофизиологической дифференциации. На определенном этапе исследований плодов тыквенных мы показали [74, 77, 78], что в структурном отношении околоплодник претерпевает три основных эволюционных изме-

нения: от однородной организации к неоднородной; от мало дифференцированного околоплодника к высоко дифференцированному; от параллельного расположения гистологических слоев к непараллельному. Чем более специализирован плод в отношении способа диссеминации, тем выше степень разделения функций тканей перикарпия. Другими словами, с переходом от аллогенных к телогенным приспособлениям более явно разделение гистоструктур и их функций.

Дивергентное развитие у покровных первичных тканей растений приводит к очень широкому разделению функций их клеток и субмикроскопических структур [91]. Достаточно вспомнить образование всевозможных волосков и выростов, изменение толщины кутикулы, положения устьиц, типа околоустьичных клеток, метаморфозы оболочек (минерализация, одревеснение, ослизнение, кутинизация и т. д.).

У пластид, по нашим наблюдениям, существует целая гамма промежуточных состояний, разделенных по своим ультраструктурным и метаболическим свойствам. Тем не менее, действие принципа разделения структур и их функций ограничено, с одной стороны, общей амплитудой тканевой и клеточной изменчивости [71—73, 165] и, с другой — нормой реакции развивающегося организма. Наиболее сильно проявляется действие этого принципа в зависимости от экологических условий произрастания растений с образованием малых модификаций и более отчетливых морфозов и, в особенности, при мутациях различной степени интенсивности. В конечном итоге дело за отбором, чтобы фиксировать или дальше способствовать процессу разделения. Возрастающая степень разделения органелл и их функций наблюдается четко в эволюции вакуолей, эндоплазматического ретикулюма и других органелл и, вообще, сферы плазмона.

**Принцип олигомеризации гомологичных органов Догеля.** В эволюции организмов наблюдается процесс слияния многочисленных органов и структур в единое образование, включая, в общем, процесс уменьшения числа гомологичных органов, органелл или частей тела. По утверждению самого Догеля [36], олигомеризация — это явление, в первую очередь приводящее к упрощению выполнения определенной функции без снижения ее интенсивности. Происходит упрощение регулирования действия соответственной системы органов и интенсификация их действия. С нашей точки зрения, область действия принципа олигомеризации — это область перехода от простого к системному уровню в направлении совершенствования функций структур.

Убедительными примерами из мира растений являются переход от раздельнолепестности к сростнолепестности, от апокарпного гинецея к ценокарпному, от одиночных цветков к соцветиям разной уплотненности и к соплодиям; от отдельных митохондрий к монохондриальности [79, 80, 170, 171] в пределах одной клетки, от отдельных ядрышек к слитым ядрышковым аппаратам [35, 109]. По всей вероятности, олигомеризация распространялась и на явление возникновения коадаптированных блоков генов [41, 69]. Сюда же можно причислить случаи возникновения единой ламеллярной системы в пределах хлоропластов [114] и каротиноидопластов [71—73] в результате слияния тилакоидов или ее цельного заложения в онтогенезе на базе слияния в предшествующих фазах филогенеза. В работе Ларина [60] делается попытка применить принцип олигомеризации к субмикроскопическим структурам клеток животных. Представляется, что олигомеризация включена частично и в процессы грандизации (гипергенеза) как одного из путей идиогенного приспособления. Он включает олигомеризацию только

в одних вариантах, а в других — полимеризацию (путем увеличения одноименных частей).

Ведущую роль в теории олигомеризации играет изменение числа органов, сопровождаемое большей частью увеличением их размеров и усложнением их строения при сохранении легкости управления (посредством концентрации). Когда идет речь о гиперморфозе, то олигомеризация считается основой возникновения и становления частных приспособлений и, следовательно, сопутствует частному прогрессу. Не вызывает сомнения, что механизм олигомеризации использовался и при ароморфных изменениях.

**Принцип полимеризации органов и структур Догеля [157].** В противовес олигомеризации полимеризация обуславливает увеличение числа однородных органов или структур. Она возникает у разных групп организмов на базе совершенно различных процессов. Хохряков [132] указывает, что идея полимеризации знакома ботаникам уже давно и в достаточно отчетливой форме она выражена уже в филлоновой теории Гете. К настоящему времени имеются и попытки классифицировать проявления полимеризации [132].

Заморский (цит. по [132]) выделил два вида полимеризации организмов — неполную и полную. Первая сопровождается увеличением количества частей тела, органов и органоидов в пределах организма, вторая — умножением числа самих организмов. Хохряков выделяет еще две категории полимеризации — количественную и качественную. По его мнению, количественная полимеризация (простое увеличение количества частей тела) не приводит к образованию нового качества, тогда как качественная полимеризация ведет к образованию нового качества, например, многоклеточных организмов — из одноклеточных, сверхмногоклеточных — из многоклеточных, новых органов — на основе полимеризации (соцветия типа псевданцев, синкарпной завязи и т. д.). В продолжение утверждается, что качественная полимеризация является одной из форм интеграции и невозможна без количественной. Конечно, как может идти интеграция без предшествовавшего ей деления органов, соответствующих изначальным дискретным единицам.

Не только в этом мы видим некоторую незаконченность выдвинутых категорий, но и в том, что качественная полимеризация, по Хохрякову, это почти то же самое, что олигомеризация, по Догелю. Даже пример синкарпной завязи говорит об олигомеризации, ибо есть слияние и совершенствование, даже более высокая экономичность в организации этого типа гинецея по сравнению с апокарпным (не говоря об упрощении при этом выполняемой завязью функции по защите семян). Однако выдвижение второй категории процесса полимеризации логично, если учесть ее связь с интеграцией и теорией систем. Действительно, увеличение количества однотипных блоков ведет к повышению степени надежности системы [32, 90], а интеграция — к повышению энергоемкости системы, поднятию ее на более высокий энергетический уровень, т. е. до уровня ароморфоза. Качественная полимеризация, по мнению Хохрякова, ведет и к грандизации (о чем мы говорили выше, только имея в виду олигомеризацию). Первая категория изменений — количественная полимеризация или, по нашему мнению, просто полимеризация — ведет к увеличению размеров организмов или к увеличению их числа (по Заморскому), что обуславливает в конечном счете один из путей выживания видов — увеличение числа индивидов [143, 144]. Таким образом, классификация Заморского с учетом уровней интеграции не вызывает сомнений,

а предложенные Хохряковым категории надо уточнить в части характера и степени взаимодействия между однородными элементами, когда идет речь о качественной полимеризации (= олигомеризации).

Не развивая дальше дискуссию по вопросу классификации явлений полимеризации, перейдем к поиску примеров. Отметим, что полимеризация, отражая один из путей выживания организмов (увеличение численности [143, 144]), и определяет путь увеличения единиц размножения — диаспор. Это объясняет явление многосемянности, метамерности вегетативных органов у растений с преимущественно вегетативным способом размножения. Оказалось, что при различных степенях функциональной нагрузки или в условиях патогенных воздействий [109] сохранение гомеостаза обеспечивается с помощью нескольких неспецифических реакций, одинаковых как для всех органов и тканей, так и для остальных уровней организации. Первая из этих реакций заключается в увеличении количества активно функционирующих структур. На субклеточном уровне они выражаются в увеличении числа ядрышек, т. е. главных центров синтеза РНК.

Параллельно с гиперпластическими процессами в ядре клетки происходит увеличение числа ее цитоплазматических структур: возрастает число митохондрий, рибосом, цистерн эндоплазматического ретикулума и т. д. Изменение количества активно функционирующих структур из числа имеющихся в норме является наиболее ранней реакцией по мере включения разных ответных реакций в общий ход компенсаторно-приспособительного процесса. Не ясно еще, сопровождается ли это увеличение количества активно функционирующих структур размножением (делением) самих органелл. Об образовании *de novo* сегодня говорят меньше.

Принцип компенсации функций и неравномерность темпов преобразования органов [25]. При этом типе изменений происходит быстрая перестройка одних органов внутри одной системы, которая компенсирует длительное отставание темпов развития других органов той же системы. По Астаурову [9], выход из строя пораженных при облучении структур будет компенсироваться деятельностью идентичных с ними структур, оставшихся неповрежденными. Связанное с этим увеличение устойчивости к облучению должно, очевидно, быть тем большим, чем выше степень полиплоидии. Компенсация функций одних клеток за счет других той же системы тканей, одних органелл другими, принадлежащими к одной функциональной группе — явление, нередкое в жизни растений. В частности, известно, что клеткам-спутницам приписывается роль энергетического обеспечения процессов транслкации в ситовидных элементах. В них хорошо развиты митохондриальный аппарат и система рибосом [158].

Пластиды и митохондрии, образуя одну функциональную группу и обеспечивая одну общую функцию (фосфорилирование), очень часто компенсируют друг друга. Описано много случаев [114, 137], когда развит хондриом, но при этом недоразвит пластидом, и наоборот. В условиях действия света различного качества также наблюдалось попеременное развитие [10].

Обширна литература по индукции развития одной части растения, одних тканей другими [24, 159]. В частности, прививка апикальных меристем сирени на недифференцированный каллус, индуцировала в нем образование проводящих пучков. Индукцию наблюдали и в тех случаях, когда привитая почка и каллус разделялись тонким слоем агара [172].

Принцип компенсации функций в обеспечении компенсаторно-приспособительных процессов близок, если не идентичен, принципу «перемежающейся активности функционирующих структур» Крыжановского [58]. Динамика синтеза РНК в ядрышковом аппарате и ее выход в цитоплазму является иллюстрацией перемежающейся активности систем [109]. Сведения, накопленные до сих пор, и многочисленные данные, полученные с помощью новейших методов исследования (электронной автордиографии и электронной цитохимии) в значительно большей мере свидетельствуют о попеременной работе различных структурных образований органов, чем об одновременном их функционировании [109].

Принцип эмбрионизации отражает явления убыстрения и даже выпадения первых фаз онтогенетического развития [132]. В результате этого организмы быстрее переходят к размножению и соответственно увеличивается способность использования благоприятных периодов окружающей среды. Ускоряется также оборачиваемость онтогенезов в филогенетическом развитии. Явление гипоморфоза [139] или развитие неотении [23], или педоморфоза (педогенеза), описано давно [5]. Тахтаджян [117, 120] считает, что происхождение высших цветковых растений связано с явлением неотении. У животных это явление выражается в более длительном пребывании плода в материнском организме, что способствует самостоятельному образу жизни появившегося на свет потомства. Во внешнюю среду попадают, таким образом, более развитые, более обеспеченные питательными веществами, более защищенные различными оболочками зачатки.

Следовательно, существуют механизмы, противодействующие увеличению продолжительности онтогенеза. Интенсификация онтогенеза свойственна всем модусам эволюции [132]. У растений очень часто наблюдается цветение на самых ранних стадиях развития [23, 117]. По нашим данным и данным других авторов [5, 48, 49, 146, 164], заложение цветков у отдельных видов тыквенных (тыква, огурцов) наблюдается в пазухе первого листа и даже семядолей. У вельвичии генеративная фаза достигается на стадии проростка, обладающего лишь двумя семядолями. Папгало [98] указал на явную неотению у цельнолистных арбузов, ибо листовая пластинка мутантов сохраняет почти неизменную форму примордиев.

Хороший пример процесса убыстрения — прорастание семян у мангровых растений [12], т. е. явление, при котором семена без периода покоя начинают прорастать в плоде, не отделившись от материнского растения. Есть еще другие интересные случаи [34]. При образовании органелл клеток путем деления иногда можно встретить отсеки в пределах материнской митохондрии, которые, видимо, представляют собой задержавшиеся дочерние митохондрии [2, 3, 94].

Принцип автономизации онтогенезов Шмальгаузена охватывает явления развития особей с меньшей зависимостью от условий внешней окружающей среды. Одним из характерных признаков таких процессов является высокая степень скоррелированности органов, частей, структур в пределах организма. Эволюционная разновозрастность признаков проявляется меньше. Примеры, подтверждающие данный принцип, многочисленны.

Принцип прогрессивной специализации Делре [122, 154]. Часто группы организмов, вступившие на путь специализации, в дальнейшем будут идти все дальше по тому же пути. Прогрессивная специализация, как своего рода процесс автоматически все далее и далее протекающий, характерна лишь либо для признаков, эволюционно мед-

ленно осуществляющих свое адаптивное значение, либо для случаев достижения такой степени специализации форм, при которой по морфологическим причинам резко сокращается эволюционная пластичность. Учет этого принципа, на наш взгляд, приемлем в случаях перехода растений и животных в новый биотоп. Закономерности этих преобразований переплетаются с закономерностями преадаптации. Практически, значение этого правила — залог успеха при интродукции и акклиматизации. Из нашей практики изучения плодов коллекции тыквенных растений отметим, что склеренхиматизация и развитый стереом в плодах чайота (триба сиционидеи) продолжает проявляться долгое время без малейших изменений в культуре, далеко от его родины — Мексики.

**Принцип гетеробатмии Тахтаджяна [118]** = явление морфологического несоответствия [19] = эволюционная гетерохромия признаков [52, 53] = эволюционная разновозрастность [116, 117]. Принцип касается координации структур разных систем органов. Гетеробатмия — это процесс возникновения и сохранения разного уровня эволюционной специализации отдельных признаков организма в результате относительной независимости развития разных частей особи [122]. Благодаря неравномерности темпов преобразования органов у этих видов остаются и малоспециализированные особенности, которые при смене условий существования могут развиваться в направлении, противоположном тому, при котором ранее развивались компенсирующие органы. Такое положение ведет к тому, что даже стенобионтные, узкоспециализированные формы при смене условий существования не обязательно обречены на вымирание. Явления адаптивной радиации показывают, что решающую роль играют не непосредственные отношения со средой, а черты строения, от которых зависит успех в самых разнообразных условиях [96, 142].

Тахтаджян отмечает, что одни органы и части эволюционируют быстрее, другие — медленнее, третьи могут долгое время оставаться на сравнительно очень примитивном уровне, что образует резкий контраст со всеми другими частями. Покажем это на примере тыквенных [74]. К признакам, характеризующим высокоорганизованность, можно причислить явление паракарпности, наличие анатропных семязпочек, накопление питательных веществ в семядолях, наличие простых ситовидных пластинок с горизонтальным положением, нижнюю завязь и т. д. Вместе с тем встречаются и черты, примитивные с точки зрения степени эволюционной продвинутости. Так, многосемянность плодов представляет собой признак, менее прогрессивный по сравнению с малосемянностью или односемянностью [56, 61, 62], наличие кольчатых и спиральных сосудов, длинных члеников сосудов, узких концов, малый угол контакта члеников, полигональное сечение сосудов [153]. По наличию карпогистологических типов в пределах триб семейства тыквенных нами установлено, что чем сильнее скоординированы признаки и выше специализация плода, тем меньше выражена эволюционная разновозрастность признаков.

По мнению Тимофеева-Ресовского и соавт. [122], знание принципов гетеробатмии и компенсации, а мы добавим — и прогрессивной специализации, предохраняют от упрощенной реконструкции путей филогенеза той или иной группы лишь на основании сопоставления строения отдельных органов или систем органов, так как разные органы и системы дают разную картину эволюционной продвинутости. По-видимому, ими нужно руководствоваться и при оценке адаптивных преобразований в части темпов и степени изменчивости.

**Принцип идентичности в гистологической зональности органов культурных и дикорастущих растений [70—74, 77, 78].** Явление существования общей, качественно сходной гистологической зональности в плодах диких и культурных видов одного рода или даже подсемейства и семейства, установленное нами [51, 70—75, 77, 78, 83, 104, 134] в процессе изучения структуры, ультраструктуры и эволюции плодов, мы стали в последнее время называть принципом идентичности в гистологической зональности. Такое явление в соматической эволюции растений имеет место в пределах более фундаментального явления параллельной изменчивости. По характеру действия этот принцип отнесен нами к группе филоонтогенетических изменений, определяемых, по классификации Северцова, как группа количественного характера. Первоначально установившаяся гистологическая зональность меняется главным образом количественно.

Качественный структурный состав перикарпия не изменяется. Изменяются от вида к виду по мере их эволюции и при окультуривании только количественные показатели (число рядов клеток у одноименных зон и подзон, степень дифференциации на подзоны без добавления новой зоны, количество органелл в клетках, меристические показатели). Самыми убедительными примерами оказались плоды представителей подсемейств яблоневых и сливовых [104]. На одной и той же монотипной тканевой зональности околоплодника развернулась целая гамма различий по количеству подзон и степени их разрастания. Несмотря на самые разнообразные видоизменения по зонам и подзонам, основная схема гистологической зональности перикарпия сохранилась неизменной. Сохранение первоначального, более древнего облика в гистологической зональности и известная тотипотентность при образовании производных (карпогистологических подтипов или их вариантов) указывает на универсальность этого признака, а соответственно и на более общие возможности приспособления такой организации к различным условиям существования.

Через такую характеристику принцип идентичности в структурной организации связывается с аромными масштабами морфофизиологических преобразований, а через них с частными, идиоадаптивными. У тех таксонов, где проявляется действие принципа идентичности, видимо, более выражена способность к адаптивной радиации. Об этом и свидетельствует широкий ареал возделывания яблоневых. Руководствуясь действием этого принципа, на практике можно легко понять, что влияние экзогенных факторов, в том числе и агрофона, направлено прежде всего на изменение количественных показателей зон и подзон околоплодника. И только изменение нормы реакций и стабилизатора зональности [74] может привести к коренному изменению общей схемы зональности перикарпия.

Конечно, для удовлетворения тех или иных задач производства достаточно ограничиться и количественными сдвигами, например, по зоне общей паренхимы, от которой во многом зависят товарные качества плодов. Для целей систематики принцип идентичности в структурной организации органов очень важен при определении происхождения, классификации, степени эволюционной продвинутости и объема крупных таксонов.

Принцип идентичности важно учитывать и при установлении преадаптивных возможностей видов и форм растений.

**Принцип дробной целостности в клеточной организации [77, 78, 82, 85].** Суть его состоит в том, что при потере клеткой или органом (видимо, и организмом) общей интегральной целостности, обеспечи-

вается целостность за счет составных частей. Мы столкнулись с этим явлением при изучении изменений в субмикроскопической организации клеток плодов под действием повреждающих факторов (замораживание — оттаивание).

Оказалось, что при разрыве плазмалеммы клеток паренхимы под влиянием рекристаллизации [65, 108] образуются цитоплазматические островки, благодаря свойству мембран замыкаться. Внутри большинства островков продолжали находиться все функциональные группы органелл, огражденные плазматической мембраной [77, 78, 82, 85]. При обсуждении этого явления стала раскрываться его биологическая сущность как выработанного эволюцией приспособления, обеспечивающего продолжение существования клеточных структур. Как уже говорилось, в основе этого явления лежит биологическое свойство мембран замыкаться после разрыва [6, 7, 160].

Столь же важным свойством является потенциальная способность мембранных пузырьков сливаться или делиться [123]. По мнению Уотсона, вероятно, большая часть таких делений или слияний представляет собой не случайные события, а реакцию на точно определенные раздражители. Они опосредованы силами, прилагаемыми к двойным слоям липидов, которые на какое-то мгновение создают в них мельчайшие разрывы.

Арчаков и Девиченский склонны думать, что места разрыва в мембранах даже предопределены, а не просто возникают в местах действия экзогенных факторов, как это известно в отношении действия CO<sub>2</sub> на плазмалемму [97]. Все эти моменты и обширная литература по вопросам регенерации [64, 107, 111] указывают на очень интересный механизм, который проявляется при дробной целостности на различных уровнях — до организменного. Труднее обстоит дело с биологической оценкой этого явления. Хотя, если следовать выводам Светлова о том, что развитие — это реактивный процесс и, как правило, индуцируется, то явление предопределения мест разрыва в мембранах как более древнее приспособительное приобретение, видимо, установилось еще на предбиологической стадии развития живых существ, когда только формировались поверхностные структурированные слои [101]. Скорее всего, что явление дробной целостности возникло на очень ранних стадиях развития клеточной и доклеточной организации как неспецифическая реакция [4, 93] и проявляется каждый раз на соответствующем индуцируемом фоне.

Говоря о явлении дробной целостности, нам представляется, что это одна из черт биологии клетки, которая сопровождает ее эволюцию и в пределах многоклеточности [142, 143]. Некоторые другие отправления потеряны для клетки после входа ее в многоклеточную систему, в особенности у высокоспециализированных органов. Таким образом, мы подходим к положению о двойном подчинении эволюции клеток: законам эволюции самой эволюции клетки и эволюции многоклеточности.

Такой тезис является не только следствием обсуждения принципа дробной целостности, но пропагандируется нами еще с периода формулирования гипотезы параллельного развития субмикроскопических структур [71—73, 165]. Дело в том, что элементарные конструктивные единицы клетки (мембраны, фибриллы, гранулы), органеллы клеток, сами клетки, ткани и в целом сома эволюционируют в двух плоскостях [79, 80]: с одной стороны, сами по себе в общем планетарном плане и, с другой — в пределах организмов, где они находятся. Еще Хлопик [131] обратил внимание на двойственность характера эволюции тка-

ней животных. Но, при этом, он отдавал предпочтение дивергентному развитию гистологических структур, т. е. развитию этих структур совместно с дивергенцией видов и организмов в разных условиях абиотической и биотической среды, в том числе и генотипической. На наш взгляд, двойственность эволюции структур характеризуется еще и тем, что на них выходит дважды отбор: один раз непосредственно — как на общие планетарные структуры, и второй раз опосредованно — как на составные части фенотипа — через фенотип. В первом случае отбор затрагивает непосредственно их общую «шлифовку», а во втором — опосредованно через организм более частные особенности. Это своего рода «коэволюция» в иерархии всей природы [39]. Известный французский эволюционист Гийено [цит. по 92] считал, что при исследовании важно различать «частную адаптацию того или иного органа» и «общую адаптацию организмов».

Такой отдельный подход особенно необходим как отправной момент при изучении адаптивных преобразований структур и ультраструктур растений, ибо только так можно правильно представить себе приспособительный градиент структур и их параметров или, другими словами, амплитуду их изменчивости. Но на высшей стадии обобщения данных процесса адаптации отдельный подход при изучении структур и ультраструктур уже сменяется синтетическим подходом, так как в целом эволюция структуры — это результат сопряжения.

Попыткой экстраполировать принципы эволюции (филогенетические изменения, модусы органогенеза), установленные главным образом на животных организмах и прежде всего трудами А. Н. Северцова, на растительные, мы ставили перед собой две задачи: во-первых, выявить возможности этой экстраполяции и особенности действия этих принципов в развитии структурной организации растений и, во-вторых, специально обратиться к генезису структур и ультраструктур через призму действия этих принципов.

Эта статья является очень важной в двух отношениях. Прежде всего ею мы продолжаем многолетний труд по эволюционной оценке структур и ультраструктур растений в разрезе основных черт приспособительной эволюции (характера эволюции — модусов эволюции — принципов эволюции). Кроме того, она важна для последующих исследований по изучению закономерностей адаптогенеза структур и ультраструктур дикорастущих и возделываемых растений.

В частности, при определении приспособительного градиента структур и ультраструктур репродуктивных и вегетативных органов дикорастущих и возделываемых растений, произрастающих в различных экологических нишах, естественно, будут встречаться преобразования в их анатомической и субмикроскопической организации, отражающие изменения преимущественно по принципам частного прогресса (частных приспособлений), и в первую очередь количественного характера. В других случаях, при изучении генотипических характеристик растений, адаптивные преобразования будут развиваться по принципам, сопровождающим как частные, так и более универсальные приспособления в структуре растений, с охватом и качественных изменений.

Следовательно, значение сферы действия принципов эволюции или принципов генезиса и их сопряжения необходимо не только для изучения возникновения и становления адаптации, но и для прогнозирования возможного структурного и ультраструктурного облика растений при конструировании агрофитоценозов или реконструкции естественных фитоценозов. Полученные материалы составят основу разра-

ботки системы структурной индикации для комплексной оценки приспособительных особенностей растений и животных [67, 68], а также экспресс-методов при изучении селекционного материала.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Агаев Ю. М. Ультраструктура клеток диплоидных и полиплоидных форм шелковицы. Баку: Элм, 1977.
2. Азема Т. Ф. — В кн.: Актуальные вопросы электронно-микроскопических исследований в Молдавии. Кишинев: Штиница, 1978, с. 520.
3. Азема Т. Ф. — В кн.: Актуальные вопросы электронно-микроскопических исследований в Молдавии. Кишинев: Штиница, 1978, с. 53.
4. Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975.
5. Арциховский М. В. — Изв. имп. С.-Петербургск. Ботан. сада, 1911, т. 11, вып. 1.
6. Арчаков А. И., Девиченский В. М. — В кн.: Биологические мембраны. М.: Медицина, 1973, с. 163—168.
7. Арчаков А. И. Микросомальное окисление. М.: Наука, 1975.
8. Аршавский Н. А. — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975.
9. Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974.
10. Балаур Н. С. Влияние спектрального состава света на формирование структуры хлоропластов и митохондрий: Автореф. канд. дис. М., 1969.
11. Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974.
12. Баранов П. А. В тропической Африке. Записки ботаника. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
13. Белова Т. И., Голубева Е. Л., Дмитриева Л. П. и др. Системогенез. М.: Медицина, 1980.
14. Берг Л. С. Теория эволюции. Петроград, 1922.
15. Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977.
16. Брик П. Л., Ильяшенко Т. А., Кулакова Л. А., Лычиков В. Н. Ультраструктура клеток мутантов кукурузы: Атлас. Кишинев, Штиница, 1974.
17. Брик П. Л., Кулакова Л. А. — В кн.: Актуальные вопросы электронно-микроскопических исследований в Молдавии. Кишинев: Штиница, 1978, с. 54.
18. Брик П. Л., Матиенко Б. Т. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. конф.: Адаптация и рекомбиногенез у культурных растений. Кишинев: Штиница, 1979, с. 75—76.
19. Буш Н. А. Курс систематики высших растений. М.: Учпедгиз, 1959.
20. Вавилов Н. И. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1925, 14, № 2.
21. Вавилов Н. И. Избр. тр., т. 5, М.—Л.: Наука, 1965.
22. Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977.
23. Васильченко И. Т. Неотенические изменения у растений. М.—Л.: Наука, 1965.
24. Вент Ф. В мире растений. М.: Мир, 1972.
25. Воронцов Н. Н.—ДАН СССР, 1961, 136, № 6, с. 1494—1497
26. Гамалей Ю. В., Кулмков Г. В. Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978.
27. Гельман Н. С. — В кн.: Проблемы эволюционной и технической биохимии. М.: Наука, 1964, с. 159—165.
28. Георгиевский А. Б. Проблема преадаптации. Л.: Наука, 1974.
29. Гербицкий Н. Л. — Тр. VI всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Киев: Наукова думка, 1959.
30. Герке П. Я.—Тр. Ин-та экп. и клин. мед. АН ЛатвССР: Вопр. морфологии и физиологии, 1961, т. 24, № 5.
31. Гринева Г. М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. М.: Наука, 1975.
32. Гродзинский Д. М. Биофизика растений. Киев: Наукова думка, 1972.
33. Гусев М. В., Гохлернер Г. Б. Свободный кислород и эволюция клетки. М.: Изд-во МГУ, 1980.
34. Даддингтон К. Эволюционная ботаника. М.: Мир, 1972.
35. Данилова М. Ф., Мошков Б. С., Кашина Т. К. — В кн.: Тез. докл. IX Всесоюз. симпозиума: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Рига: Зинатне, 1978, с. 118—120.
36. Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов. Л.: изд. ЛГУ, 1954.
37. Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966.
38. Дубинин Н. П. Общая генетика. М.: Наука, 1970.
39. Дювиньо П. XII Межд. ботан. конгр. Л.: Наука, 1979, с. 76.
40. Дорн А. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М.—Л.: Биомедгиз, 1939.
41. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиница, 1980.

42. Завадский К. М. — В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.—Л.: Наука, 1966, с. 24—47.
43. Завадский К. М. — В кн.: Философские проблемы эволюционной теории. ч. 2. М.: Наука, 1971, с. 4—30.
44. Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л.: Наука, 1977.
45. Завадский К. М., Георгиевский А. Б. — В кн.: Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977.
46. Заварзин А. А. — Изв. Биол. инст. Пермского гос. ун-та, 1923, 2, № 4.
47. Заварзин А. А. — Арх. биол. наук, 1934, 36, сер. А.
48. Зауралов О. А. — Агробиология, 1956, № 5.
49. Камилова Ф. Г. О путях эволюции морфологических и анатомических признаков в семействе тыквенных. Ташкент: Фан, 1974.
50. Камшилов М. М. — В кн.: Проблемы эволюции, т. 2. Новосибирск: Наука, 1972, с. 28—45.
51. Кодрян В. С. Структура ягоды винограда. Кишинев: Штиница, 1976.
52. Козо-Полянский Б. М. Введение в филогенетическую систему высших растений. Воронеж: Природа и культура, 1922.
53. Козо-Полянский Б. М. Закон филогенеза растений и дарвинизм. — В кн.: Расстения и среда / Под ред. акад. Б. А. Келлера. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
54. Кольцов Н. К. — Биол. журн., 1933, № 2, с. 475—500.
55. Корочкин Л. И. Взаимодействие генов в развитии. М.: Наука, 1977.
56. Кречетович Л. М. Вопросы эволюции растительного мира. М., 1952.
57. Клевезаль Г. А. — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, 161—167.
58. Крыжановский Г. Н. — Пат. физиол. и экп. тер., 1974, № 6, с. 3—15.
59. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976.
60. Ларин Ю. С. — В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: Наука, 1977, с. 89—93.
61. Левина Р. Е. — Ботан. журн., 1961, 46, № 4.
62. Левина Р. Е. Многообразие и эволюция форм размножения растений. М.: Учпедгиз, 1961.
63. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978.
64. Лиознер Л. Д. Основные проблемы учения о регенерации. 1973.
65. Лозина-Лозинский Л. К. Очерк по криобиологии. Л.: Наука, 1972.
66. Лукина Е. Н.—В кн.: Проблемы эволюции, т. 2. Новосибирск: Наука, 1972, с. 124—144.
67. Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: ИЛ, 1947.
68. Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971.
69. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
70. Матиенко Б. Т. Ультраструктура плантелор. Кишинев: Карта Молдовеняскэ, 1965.
71. Матиенко Б. Т. — В кн.: Тез. VII всесоюз. конф. по электронной микроскопии. Новосибирск—М.: Наука, 1967.
72. Матиенко Б. Т. — Материалы II симпозиума по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Киев: Наукова думка, 1967.
73. Матиенко Б. Т. Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных: Автореф. докт. дис. Киев, 1967.
74. Матиенко Б. Т. Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. Кишинев: Карта Молдовеняскэ, 1969.
75. Матиенко Б. Т. Анатомическая характеристика плодов культурных и дикорастущих тыквенных. Кишинев: Штиница, 1972.
76. Матиенко Б. Т. — В кн.: Гистогенез крупных плодов культурных растений. Кишинев: Штиница, 1975.
77. Матиенко Б. Т. — В кн.: Исследования Ботанического сада АН МССР (1947—1977), Кишинев: Штиница, 1978.
78. Матиенко Б. Т. — В кн.: Тез. докл. IV всесоюз. симпозиума. Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Рига: Зинатне, 1978.
79. Матиенко Б. Т. — В кн.: Тез. докл. всесоюз. конф.: Адаптация и рекомбиногенез у культурных растений. Кишинев: Штиница, 1979, с. 88—89.
80. Матиенко Б. Т. — В кн.: Тез. докл. XI всесоюз. конф. по электронной микроскопии. Таллин, 1979, с. 148.
81. Матиенко Б. Т., Салинский С. М., Соловей В. К. — В кн.: Хлоропласты и митохондрии. М.: Наука, 1969, с. 190—199.
82. Матиенко Б. Т., Елисева В. Н., Кротов Е. Г. — Изв. АН МССР: Сер. биол. и хим. наук, 1975, № 2.
83. Матиенко Б. Т., Земчик Е. З., Пулбере Е. М. и др. Структурная основа роста крупных плодов. Кишинев: Штиница, 1978.

84. Матиенко Б. Т., Азема Т. Ф., Кодрян В. С. и др. Клеточные мембраны и развитие плодов. Кишинев: Штиинца, 1980.
85. Матиенко Б. Т., Чебану-Заторьян Е. М., Ткаченко А. В. и др. Проявление приспособительных процессов в структуре и ультраструктуре растений. Кишинев: Штиинца, 1981.
86. Матиенко Е. Б. — Цитология, 1975, 12, № 11, с. 1323—1325.
87. Машанский В. Ф., Боброва И. Ф., Рижамадзе Н. А. — В кн.: Ультраструктура растительных клеток. Л.: Наука, 1972, с. 90—97.
88. Машанский В. Ф., Боброва И. Ф., Дроздов А. Л., Рижамадзе Н. А. — В кн.: Структура и функции биологических мембран. М.: Наука, 1975.
89. Машанский В. Ф., Винниченко Л. Н. — В кн.: Адаптация и рекомбинация у культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1979, с. 90—91.
90. Месарович М. Теория систем и биология. М.: Мир, 1971, с. 85.
91. Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974.
92. Назаров В. И. Эволюционная теория во Франции после Дарвина. М.: Наука, 1974.
93. Насонов Д. Н., Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
94. Озернюк Н. Д. Рост и воспроизведение митохондрий. М.: Наука, 1978.
95. Оленов Ю. М. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. Л.: Наука, 1961.
96. Оленов Ю. М. Проблемы молекулярной генетики. Л.: Наука, 1977.
97. Поликар А. Поверхность клетки и ее микросреда. М.: Мир, 1975.
98. Пангало К. И. — Ботан. журн., 1948, 33, № 1.
99. Парамонов А. А. Курс дарвинизма. М.: Сов. наука, 1945.
100. Парамонов А. А. — В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967.
101. Пасынский А. Г. — В кн.: Проблемы эволюционной и технической биохимии. М.: Наука, 1964, с. 26—31.
102. Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. М. 1955.
103. Ратнер В. А. — В кн.: Проблемы эволюции, т. II. Новосибирск: Наука, 1972.
104. Ротару Г. И. — В кн.: Сравнительная анатомия околоплодника подсемейства яблоневых. Кишинев: Штиинца, 1972.
105. Ротару Г. И. — В кн.: Актуальные вопросы электронно-микроскопических исследований в Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1978, с. 24.
106. Рубин Б. А. — В кн.: Проблемы эволюционной и технической биохимии. М.: Наука, 1964.
107. Салаев Р. К., Чернышов В. И. Мембраны изолированной протоплазмы. Новосибирск: Наука, 1978.
108. Самыгин Г. А. Причины вымерзания растений. М.: Наука, 1974.
109. Саркисов Д. С. Очерки по структурным основам гомеостаза. М.: Медицина, 1977.
110. Светлов П. Г. — В кн.: Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии / Под ред. П. Г. Сергиева. М., 1962.
111. Светлов П. Г. Физиология (механика) развития, т. 1, 27. Л.: Наука, 1978.
112. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч., т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1949.
113. Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во МГУ, 1967.
114. Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев: Наукова думка, 1978.
115. Спасский А. А. — Изв. АН МССР, Сер. биол. и хим. наук, 1979, № 4.
116. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: изд. Московск. о-ва испыт. природы, 1948.
117. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
118. Тахтаджян А. Л. — В кн.: Тез. докл. II совещ. по применению матем. методов в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1959, с. 45—49.
119. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л.: Наука, 1964.
120. Тахтаджян А. Л. Система филогении цветковых растений. М.—Л.: Наука, 1966.
121. Тахтаджян А. Л. — Природа, 1973, № 3.
122. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977.
123. Уотсон Д. Д. Молекулярная биология гена. М.: Мир, 1978.
124. Урманцев Ю. А. Поли- и изоморфизм в живой и неживой природе. — Вопр. философии, 1968, № 12, с. 77—89.
125. Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974.
126. Уэйли У. Аппарат Гольджи. М.: Мир, 1978.

127. Федотов Д. М. — Тр. II съезда зоологов, анатомов, гистологов, т. I. 1927, с. 94—95.
128. Филиченко Ю. А. — Усп. exper. биологии, 1924, 3, № 3—4.
129. Флоркен М. — В кн.: Проблемы эволюционной и технической биохимии. М.: Наука, 1964, с. 256—260.
130. Фрей-Вислинг А. Сравнительная органеллография цитоплазмы. М.: Мир, 1976.
131. Хлопик Н. Г. Общественно-биологические и экспериментальные основы гистологии. М.: Изд-во АН СССР, 1946.
132. Хохряков А. Р. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975.
133. Цукеркэндл Э., Полинг Л. — В кн.: Проблемы эволюционной и технической биохимии. М.: Наука, 1964, с. 56—63.
134. Чебану Е. М. Структура и ультраструктура пасленовых. Кишинев: Штиинца, 1972.
135. Чеботарь А. А. Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиинца, 1972.
136. Четвериков С. С. — Журн. exper. биол., сер. А, № 2, с. 3—54. Бюл. Московск. о-ва испыт. природы, сер. биол., 1965, т. 70, № 4, с. 33—74.
137. Шахов А. А. — В кн.: Хлоропласты и митохондрии. М.: Наука, 1969, с. 7—28.
138. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1938.
139. Шмальгаузен И. И. Памяти А. Н. Северцова. — Тр. Ин-та эволюц. морфологии АН СССР, 1939, т. 1.
140. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Изд-во АН СССР, 1940.
141. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1942.
142. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1946.
143. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968.
144. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969.
145. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир, 1973.
146. Юрина О. В. — Бюл. науч. техн. информ. Грибовской овощ. селекц. — опыт. станц., 1958, № 2.
147. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1976.
148. Яблоков-Хизорян С. М. — В кн.: Проблемы эволюции, т. II, Новосибирск: Наука, 1972.
149. Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961.
150. Behboodi B. Ch. — In: Electron Microscopy. IX Intern. Cong. on Electron Microscopy, v. II. Biology, Toronto (Canada), 1978, p. 402—403.
151. Behnke H. D. — Protoplasma, 1973, 77, N 2—3, p. 279—289.
152. Belitzer N. V. — In: Electron Microscopy. IX Intern. Cong. on Electron Microscopy, v. II, Biology, Toronto (Canada), 1978, p. 432—433.
153. Carlquist S. J. Comparative Plant Anatomy. N. Y.: Holt, Rinehart and Winston, 1961.
154. Deperet Ch. Les transformations du monde animal. Paris, 1907.
155. Dieckert J. W., Khoo J. W., Woolf M. J. — Abstracts XI Intern. Bot. Congr., 1969, p. 47—50.
156. Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N. Y., 1937.
157. Dogiel V. A. — Biol. Z., 1929, 49, p. 451—469.
158. Esau K. — Abstracts XII Intern. Bot. Congr., 1975.
159. Evans L. T. The Induction of Flowering Some Case Histories. — N. Y.: Cornell Univ. Press Ithaca, 1969.
160. Heslop-Harrison J. — In: Trends in Plant Morphogenesis. N. Y., 1966.
161. Huxley S. Evolution. The Modern Synthesis. London: Allen and Unwin, 1942.
162. Jrgensen L. B., Behnke H. D., Mabry T. J. — Planta, 1977, 137, N 2, p. 215—224.
163. Kleinenberg N. Z. — Wiss. Zool., 1886, 44, p. 1—227.
164. Kribben F. J. — Naturwissenschaften, 1963, Jg. 50, N. 3.
165. Matienko B. T. — Rev. Roumaine de biol., 1967, sér. Botan., 12, N 2—3, p. 370—381.
166. Mayr E. Systematics and Origin of Species. N. Y., 1942.
167. Parthasarathy M. V. — Protoplasma, 1974, 79, N 1—2, p. 59—91.
168. Parthasarathy M. V. — Protoplasma, 1974, 79, N 3—4, p. 265—315.
169. Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. N. Y., 1944.
170. Stevens B. J. — In: Electron Microscopy. IX Intern. Cong. on Electron Microscopy, 1978, v. II, Biology, Toronto (Canada), p. 406—407.
171. Vartapetian B. B., Andreeva J. B. — Protoplasma, 1977, 91, p. 243—256.
172. Wetmore R. H., Rier J. P. — Amer. J. Bot., 1963, 50, N 5.

Т. С. ГЕЙДЕМАН

### ОБ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ В ФИТОЦЕНОЗАХ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Любое растительное сообщество представляет собой открытую систему, испытывающую постоянное влияние окружающей среды и само влияющее на эту среду, динамически реагируя на ее изменения [14]. Чем совершеннее структура фитоценоза и взаимная слаженность отдельных ценоэлементов и видов, его составляющих, тем сильнее он изменяет среду, т. е. сам становится достаточно мощным экологическим фактором. Согласно Мончадскому, экологическим фактором следует считать «любой из меняющихся элементов окружающей среды, вызывающий у организмов при своих повторных изменениях ответные приспособительные эколого-физиологические реакции, наследственно закрепляющиеся в процессе эволюции» [8].

Растительное сообщество, подчиняясь общей ритмике климатических закономерностей той географической зоны, в которой оно существует на протяжении длительного времени, настолько сильно изменяет условия обитания составляющих его видов в том сравнительно ограниченном биологическом пространстве (*Bioraum, biospace*), которое оно занимает, что реакция особей растений на эти изменения закрепляется наследственно. Она выражается в приспособлении параметров самых разнообразных признаков и свойств растений как структурных — морфологических, анатомических, возможно, более глубоких на клеточном и субклеточном уровнях [6], так и физиологических, касающихся различных сторон жизни, обмена веществ и энергии, а также их годичной и сезонной ритмики.

Однако влияние фитоценоза как экологического фактора не ограничивается занимаемым им биологическим пространством — биогеоценозом, рубежи которого он определяет, а простирается далеко за его пределы, что выражается, например, в неоднократно изученном и описанном влиянии лесов на климат страны, ее гидрологию, водный режим рек и т. п.

Наиболее глубокое средообразующее значение среди других типов растительности имеют леса. Вместе с тем сами лесные фитоценозы не ограждены от воздействия растительных сообществ других типов растительности, с которыми они граничат, как, например, степных. Такое явление обычно наиболее резко выражено там, где лес находится в условиях экологического несоответствия с окружающей средой [1], т. е. близ границ своего географического (климатического) ареала, либо на территории, резко измененной хозяйственной деятельностью человека.

Последнее явление широко распространено в Молдавии, где растительный покров под многовековым антропогенным влиянием изменен более сильно, чем на территории других республик нашей страны. Это объясняется географическим положением, высокой плотностью населения и многими историческими причинами. Неурегулированные повторные рубки в лесах снизили лесистость Молдавии в начале нашего века до 6,3%.

В настоящее время молдавские лесоводы, неустанно работающие над разведением лесных культур, освоением неудобий, созданием искусственных лесных насаждений и урегулированием лесохозяйственных мероприятий, значительно увеличили лесистость. Тем не менее

большая часть лесов республики, как наследие прошлой бесхозяйственности, представлена производными фитоценозами, с древостоями порослевого происхождения, нарушенной фитоценотической структурой, измененным составом и соотношением древесных пород и видов подчиненных ярусов. В связи с этим большой интерес представляет выяснение причин и факторов, способствовавших в современных условиях интенсификации техногенного процесса, сохранению лесных фитоценозов, близких к природным.

В центральной части Молдавии — Кодрах — больше, чем в других районах республики, еще существуют подобные лесные участки, чему немало способствовала сложность рельефа, затруднявшая эксплуатацию леса, вывоз древесины и пр. С другой стороны, от этой же пересеченности поверхности и различий абсолютных высот зависит большое разнообразие лесорастительных условий на водоразделах и склонах разных экспозиций и угла наклона, с которыми связано распределение фитоценозов, относящихся к разным ассоциациям и типам леса [5].

Известно, что наиболее глубокое влияние на жизнедеятельность растений травяного покрова и подлеска оказывает эдификатор, преобразующий микроклимат под своим пологом через изменение экологических факторов по сравнению с соседними открытыми пространствами. Однако это влияние наиболее глубоко в тех лесных фитоценозах, которые находятся в условиях экологического соответствия с окружающей средой. Чем меньше это соответствие, иными словами, чем резче несоответствие, тем менее глубоко влияние эдификатора на растения подчиненных ярусов фитоценоза.

Каковы же адаптивные изменения растительных организмов, выраженные в фитоценозах исследованных нами типов леса? Коснемся лишь некоторых из них. В фитоценозах свежих типов леса это, прежде всего, явления временного характера, связанные с сезонным ритмом колебаний показателей экологических факторов и развития лесного сообщества, как например, приспособление растений к недостатку света, возникающего вследствие затенения одних растений другими [13]. Пропускание физиологически активной радиации (ФАР) к нижним ярусам сообщества зависит от сезонного развития древесных растений [10]. В поздневесенний и летний периоды вегетационного сезона (теневая фаза леса) лиственный полог, создаваемый кронами древостоя 20—30-летнего возраста, пропускает к почве всего 2—3% солнечной радиации [7]. По нашим исследованиям, в сообществе, например, грабовой дубравы, с дубом скальным 40-летнего возраста, сомкнутый полог (степень сомкнутости 0,8—0,9) задерживает от 40 до 99% радиации, так что относительная освещенность на бликах не превышает 44%, на полузатененных участках — 9%, а на полностью затененных — 3% и находится на последних преимущественно на уровне 1% [4].

Адаптация растений травяного покрова грабовой дубравы и других свежих типов леса Кодр к ежегодно ритмично повторяющимся изменениям освещенности (и связанного с ними теплового режима) выражается прежде всего в изменении ритма их сезонного развития, что обеспечивает не только выживание особей, но и существование вида. К световой ранневесенней фазе леса, когда лиственный полог древостоя еще не развит и радиация почти беспрепятственно достигает уровня травяного покрова, приурочена вся короткая надземная жизнь большой группы травянистых многолетников — эфемероидов, образование их вегетативных и генеративных органов, цветение и плодо-



ношение. Таковы виды родов гусиноного лука (*Gagea*), хохлатки (*Corydalis*), пролески (*Scilla*) и многих других.

Если у растений группы эфемероидов в период световой фазы леса проходит все их надземное развитие до созревания плодов, то у другой группы весенних многолетников — гемиэфемероидов — период надземного развития более продолжителен, так что образование и созревание плодов происходит под уже сомкнувшимся листовым пологом древостоя. К гемиэфемероидам относятся в наших лесах, например, черемша (*Allium ursinum*) и зубянка луковичная (*Dentaria bulbifera*), размножение которой обеспечивается не только семенами, но и вегетативно — образованием луковичек в пазухах стеблевых листьев, биологически заменяющих семена. Наконец, у многих других растений, вегетирующих под пологом древостоя в течение всего вегетационного сезона, и зимнезеленых многолетников, листья которых отмирают лишь летом следующего года, цветение также происходит во время световой фазы леса. Таковы лесные осоки (*Carex brevicollis* и *Carex pilosa*) — ведущие компоненты травяного покрова, зеленчук (*Galeobdolon luteum*), копытень европейский (*Asarum europaeum*) и др.

В отличие от первых двух групп — эфемероидов и гемиэфемероидов, во время цветения создающих весенний аспект, далеко не все растения третьей группы образуют цветки и плоды и никогда не обуславливают красочного аспекта. Семенное возобновление этих видов подавлено, размножение и расселение растений происходит главным образом за счет разрастания корневищ и надземных стелющихся побегов. У некоторых растений этой группы единичные цветущие особи встречаются под пологом и после смыкания крон, тогда как на более освещенных местах, например, на опушках или по краю зарослей кустарников, цветение их обильно и продолжается летом. Явление единичного цветения растений этих видов под сомкнутым пологом леса не что иное, как проявление биологически им присущего сезонного хода развития, нарушенного обстановкой внутри лесного сообщества.

Смещение сроков цветения биологически различных групп видов растений на время световой фазы леса можно расценивать как адаптацию их к преобладающему теневому режиму леса, к той типично лесной обстановке жизни, в которой им приходится существовать, поддерживая численность вида, его продуктивность и позицию как компонента лесного фитоценоза в целом.

В сухих типах леса при более благоприятной в течение вегетационного сезона освещенности роль эфемероидов и гемиэфемероидов в феноритме всего сообщества резко снижена и аспект покрова всегда определяется цветением других видов, преимущественно летнезеленых, сменяющих друг друга во времени.

Совместное существование растений в лесном фитоценозе (растительном компоненте биогеоценоза), не нарушенном хозяйственной деятельностью, всегда ориентировано на наиболее полную утилизацию естественных энергоресурсов, т. е. на наиболее продуктивный в данных условиях синтез органического вещества и накопление энергии. Величина этого конечного результата определяет степень адаптации не только отдельных растений, но и всего фитоценоза к данным лесорастительным условиям. Средством достижения максимальной продуктивности фитоценоза является его структурная организация в условиях многокомпонентности всей биологической системы [12].

Так, например, сообитание растений, различающихся по высоте размещения фотосинтезирующего аппарата, характерно в Кодрах для фитоценозов свежих типов леса, которые, как указывалось, находятся

в экологическом соответствии с окружающей средой. В фитоценозе грабовой дубравы максимум массы ассимилирующих органов древесных пород верхнего яруса находится на высоте от 13 до 20 м над поверхностью почвы, т. е. заполняет собой слой мощностью около 7 м. Основная масса листового аппарата граба, как породы теневыносливой, располагается ниже, под тенью верхнего кронового слоя. Максимальная масса листьев пород второго яруса расположена еще ниже, на высоте от 4 до 6 м над почвой. Таким образом, в структуре полога грабовой дубравы мощностью по вертикали около 18 м различаются три самостоятельных горизонта интенсивного газообмена. Сумма площадей листовых пластинок древостоя более чем в 6 раз превышает размер площади, занятой фитоценозом (листовый индекс 6,2). Общая масса древостоя равна 228,3 т/га (абс. сух. вещества).

Иные соотношения складываются в тех лесных фитоценозах, которые находятся в экологическом несоответствии со средой. Таковы сообщества субаридной гырнецовой дубравы с дубом пушистым, развивающиеся в экстремальных для древесных пород лесорастительных условиях. Летом растения испытывают влияние высокой температуры воздуха и почвы и острый недостаток воды, когда в засушливые периоды доступная влага в корнеобитаемом слое почвы снижается почти до уровня мертвого запаса.

В противоположность фитоценозам грабовой дубравы здесь в структуре сообществ преобладает не вертикальное, а горизонтальное расчленение на роши дубняка и окружающие их поляны с более или менее остепненным травяным покровом. Максимальная масса ассимилирующих органов единственного древесного яруса расположена на высоте от 4 до 8 м над поверхностью почвы и образует всего лишь один горизонт максимального газообмена. Сумма площадей листовых пластинок только в 1,7 раза превышает площадь, занятую фитоценозом. Общая масса древостоя равна 51,5 т/га.

В сложении подчиненных ярусов рассматриваемых фитоценозов, так же как и в структуре древостоя, наблюдаются резкие различия. Кустарники подлеска грабовой дубравы — в основном мезофиты, составляющие по вертикали третий ярус сообщества, — располагаются диффузно под пологом древостоя, незначительно сгущаясь в окнах и на прогалинах. В травяном покрове обособляются синузны, образованные видами разных жизненных форм и феноритмотипов, о приспособленности которых к недостатку света говорилось выше.

В сообществах субаридной гырнецовой дубравы кустарники подлеска, представленные преимущественно ксероморфными видами, в основном выходят из-под полога древостоя на опушки и окружают роши дубняка плотно сомкнутым кольцом или полукольцом [9]. Эта полоса кустарников, названная в работах зарубежных авторов *Mantel* (плащ) [11], имеет важное значение в горизонтальном сложении подлесных фитоценозов, так как является переходным звеном между деревьями дубовых рощ и травянистыми растениями полей. Последние в сообществах гырнецовой дубравы чрезвычайно разнообразны, а сложение покрова многопланово и, несмотря на ряд проведенных исследований, еще недостаточно изучено. Они являются важным резервом органического вещества, обогащающего почву. Если общая фитомасса древостоя в гырнецовой дубраве почти в 4 раза меньше, чем в грабовой, то масса травянистых растений превышает таковую более чем вдвое.

В балансе органического вещества фитоценоза соотношение общей массы листьев как ассимилирующего аппарата к массе всех ос-

тальных надземных органов растений является косвенным показателем продуктивности всей системы. Рассчитано, что отношение общей массы ассимилирующих органов всех ярусов, включая массу травянистых растений (а), к массе органического вещества сообщества без листьев (б) в грабовой дубраве  $a/b=0,13$ , а в гырнецовой  $a/b=1,02$ . Следовательно, накопление органического вещества в первом сообществе происходит более интенсивно.

Это соотношение подтверждает то важное значение, которое имеют структура и сложение лесного сообщества как многокомпонентной системы в использовании ресурсов местообитания в условиях экологического соответствия или несоответствия с окружающей средой. Адаптивные изменения видов внутри лесного сообщества в свежих типах леса происходили под преобладающим влиянием эдификатора и древостоя в целом, адаптация же всей экосистемы привела к максимально возможному сосредоточению числа растений на единице площади путем вертикального соподчинения ярусов. В сухих же и тем более субаридных типах воздействие эдификатора на растения внутри фитоценоза отступало на второй план перед подавляющим влиянием прямых неблагоприятных экологических факторов. В этом случае горизонтальное расчленение фитоценоза оказалось наиболее эффективным, обеспечивающим максимальные в данном местообитании возможности использования резервов среды и синтеза органического вещества.

На протяжении длительного времени становления лесного растительного сообщества и адаптации его к условиям окружающей среды происходит весьма важный процесс отбора видов растений, способных к совместному обитанию в данных лесорастительных условиях. Естественно, что в этом процессе решающим является действие не только прямых экологических факторов, но и самого изменяющего их растительного сообщества. Чем совершеннее структура фитоценоза в условиях экологического соответствия со средой, тем глубже влияние эдификатора на подбор видов и выработку их фитоценотической значимости.

Так, в вышеприведенном примере свежей грабовой дубравы в травяной покров фитоценозов входит 102 вида мезофита [4], из которых 30 по степени постоянства, встречаемости, обилия и продуктивности составляют его основное видовое ядро. Остальные 72 вида образуют с ним разнообразные сочетания в зависимости от их экологической амплитуды и смены микроэкозотов. Устойчивость видового состава травянистых растений грабовой дубравы свидетельствует о длительном естественном отборе видов, приспособившихся к сообитанию в данном типе леса, обусловивших его флористическую насыщенность и замкнутость, препятствующих иммиграции чуждых ему элементов, например, видов степных, луговых и сорных.

В травяной покров сообществ субаридной гырнецовой дубравы под пологом древостоя в рощах дубняка и на разделяющих их полянах входит 387 видов [11], из которых часть произрастает только в рощах, не встречаясь на полянах, и наоборот. Коэффициент же общности видов покрова рощ и полян равен 56% [2, 3]), что подтверждает их фитоценотическое единство. В рощах под пологом дуба пушистого в процессе отбора выявилось постоянное видовое ядро, включающее 9 видов ксеромезофитов. Для полян, как и для всего сообщества (о чем выше сказано), характерно горизонтальное расчленение покрова на отдельные фрагменты, либо ограниченные резкими очертаниями, либо связанные плавными переходами континуума. Установлено [2], что экологическая приуроченность таких фрагментов зависит от характера

освещения и распределения теней, отбрасываемых летом деревьями и кустарниками в послеполуденное время, т. е. в часы наиболее высокой температуры воздуха и почвы и наибольшей интенсивности света. В каждом из таких фрагментов в процессе длительного отбора обособилась группа видов (реже один вид), господствующих в них с наибольшей степенью постоянства, тесно связанных с определенными микроэкозотами.

Таким образом, в экстремальных условиях развития и становления сообществ субаридной гырнецовой дубравы обособились виды, постоянные и характерные не для всего фитоценоза в целом, как в свежей грабовой дубраве, а для каждого из его структурных фрагментов, обусловленных его горизонтальным расчленением, что подтверждает высказанное выше предположение о преобладающем в процессе отбора видов влиянии экологических факторов над формирующим воздействием эдификатора, в данном случае дуба пушистого. Несмотря на общее богатство видового состава, видов постоянных в сообществах гырнеца сравнительно мало. Это обуславливает флористическую ненасыщенность фитоценозов, открывающую доступ постоянно наблюдаемой иммиграции степных и сорных элементов.

Мы остановились лишь на нескольких примерах адаптации растений к сообитанию внутри лесного фитоценоза в условиях их взаимного фитоценотического влияния, но и они показывают, сколь важное значение для познания и практического применения в деле создания искусственных растительных систем имеют исследования адаптивных процессов, зависящих от структуры и сложения сообществ, происходящих в длительном процессе их формирования.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бельгард А. Л. Степное лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1971, с. 16.
2. Витко К. Р. Экология гырнецовой дубравы в южной Молдавии. Кишинев: изд. РИО АН МССР, 1966, с. 16—17.
3. Гейдеман Т. С. Дубравы из дуба пушистого в Молдавии. — В кн.: Гербовецкий лес. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1970, с. 52.
4. Гейдеман Т. С., Истратий А. И., Куртока В. А., Лазу С. Н. Экология и биологическая продуктивность грабовой дубравы Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1976, с. 44, 19—28.
5. Гейдеман Т. С., Витко К. Р. Экологическая и фитоценотическая характеристика растительности. — В кн.: Исследования Ботанического сада АН МССР. Кишинев: Штиинца, 1978.
6. Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высшая школа, 1979.
7. Кароль В. П. Микроклимат и методы его изучения при геоботанических исследованиях. — В кн.: Полевая геоботаника, т. I. М.: Изд-во АН СССР, 1969, с. 111.
8. Мончадский А. С. Экологические факторы и принципы их классификации. — Журн. общей биологии, 1962, 23, № 5, с. 373.
9. Николаева Л. П. Дубравы из пушистого дуба в МССР. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1963.
10. Цельникер Ю. Л. Адаптация лесных растений к затенению. — Ботан. журн., 1968, 53, № 10, с. 1478.
11. Dierschke H. Saumgesellschaften im Vegetations und Standortgefälle an Waldrändern. Scripta geobotanica, B. 6. Göttingen, 1974.
12. Eliáš P. Water Deficit of Plants in an Oak-hornbeam Forest. — Preslia, Praha, 1978, 50.
13. Eliáš P. Contribution to the Ecophysiological Study of the Water Relations of Forest Shrubs. — Preslia, 1979, 51, p. 88.
14. Jakucs P. Comparative and Statistical Investigations on Some Microclimatic Elements of the Biospace of Forests, Shrub Stands, Woodland Margins and Open Swards. — Acta Botan. Acad. Sci. Hung., 1968, 14, (3—4), p. 281—314.

Поступила 28.VII 1980

А. А. ЧЕБОТАРЬ

О ВЗАИМОТНОШЕНИЯХ ЗАРОДЫША  
И ЭНДОСПЕРМА НА РАННИХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ

Дифференция эмбриональных инициалей продолжает оставаться в центре внимания современной эмбриологии. В основу данного сообщения легли исследования разных видов возделываемых и дикорастущих растений, главным образом злаковых, — кукурузы, пшеницы, ржи, теосинте, трипсакума, пырея и др. Поднятые нами вопросы могут быть отнесены к экологии опыления—оплодотворения растений.

Светооптические и особенно электронно-микроскопические исследования показали [1, 7], что в оплодотворении растений участвуют структурно не идентичные гаметы. В то время как цитоплазма яйцеклетки содержит развитые клеточные органеллы (митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, рибосомы, пластиды, содержащие крахмал, липиды, протенины и, вероятно, особые формы

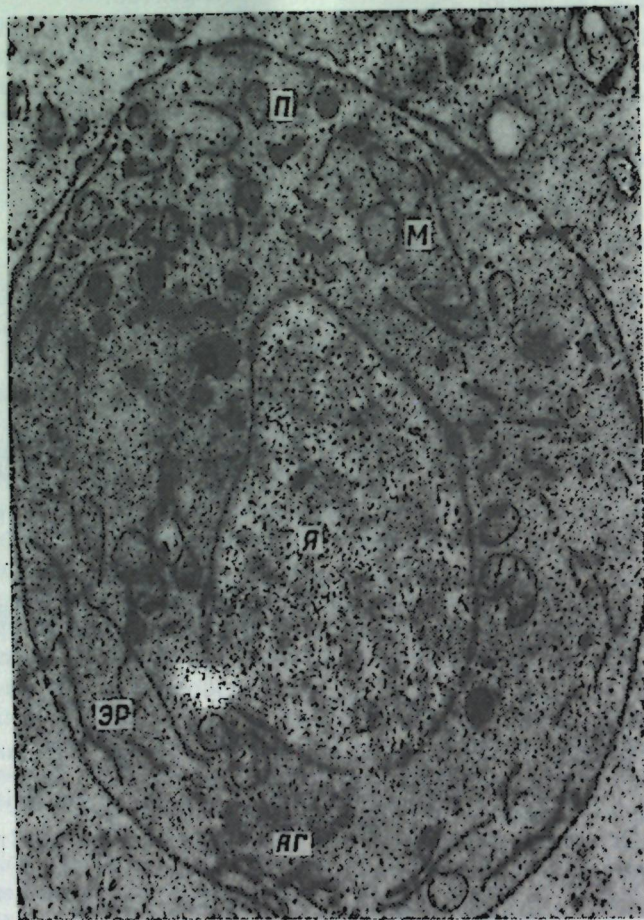


Рис. 1. Ультраструктура спермиоциты *Zea mays* L.

Цитоплазма окружена тонкой прерывающейся порами двойной мембраной. Видны поверхностный срез ядра (Я), митохондрии (М), структуры аппарата Гольджи (АГ), пластиды (П), слабо развитый эндоплазматический ретикулум (ЭР). КМпО<sub>4</sub>, Эпон, X28000

каротиноидов), спермиоциты по своему морфофизиологическому состоянию представляют собой ювенильные структуры, содержащие лишь промитохондрии, пропластиды и слабо развитые структуры Гольджи (рис. 1, 2). Зародыш возникает в результате слияния ядра яйцеклетки с ядром спермиоциты. При выходе из пыльцевой трубки цитоплазма последней в виде гиалоплазмы находится между яйцеклеткой и центральной клеткой (рис. 3). Если допустить, что дезинтеграция клеточных органелл цитоплазмы спермиоциты в ходе роста пыльцевой трубки является абсолютной, то остается неясным, какова природа гиалоплазмы зиготы. Правда, последний вопрос, в прошлом поднятый генетиками [5], эмбриологами почти не разрабатывается, хотя он представляет несомненный интерес как для тех, так и для других.

Что касается взаимодействия проэмбрио с эндоспермом, последний имеет не только трофическое значение.

Изучение действия различных экологических факторов раскрывает особое влияние на физиологическое состояние элементов зародышевого мешка, что в конечном итоге сказывается как на темпе оплодотворения, так и на характере прохождения раннего эмбриогенеза.

Действие высоких и низких температур, повышенной влажности и засухи, укорочение рыльца или его опрыскивание физиологически активными веществами, создание вокруг соцветий среды, насыщенной

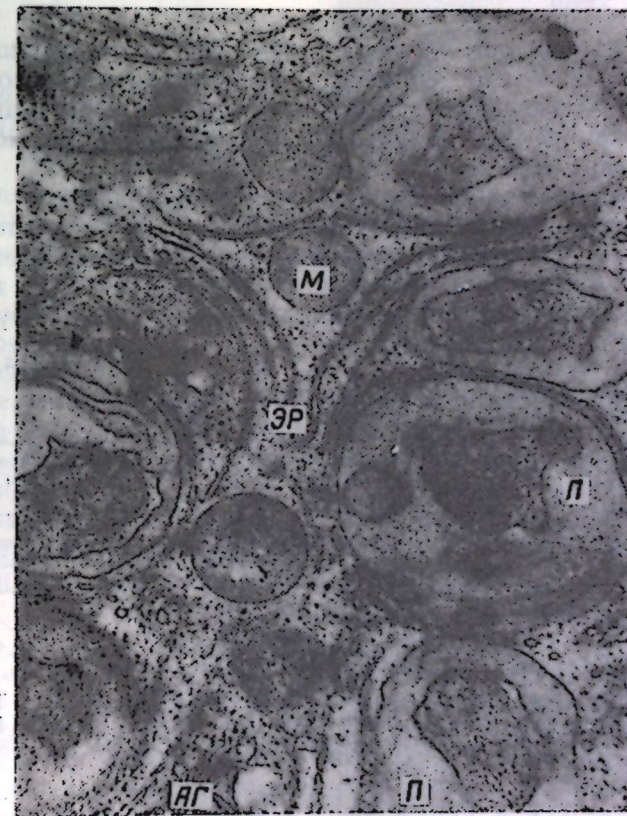


Рис. 2. Участок цитоплазмы яйцеклетки в момент оплодотворения

Пластиды (П) дезинтегрируют, митохондрии (М) округлой формы, кристы слабо развиты, мелкие. Терминальные цистерны аппарата Гольджи (АГ) образуют вздутия. Эндоплазматический ретикулум (ЭР) прерывистый с прикрепленными рибосомами. ОсО<sub>4</sub>, Эпон, X32000

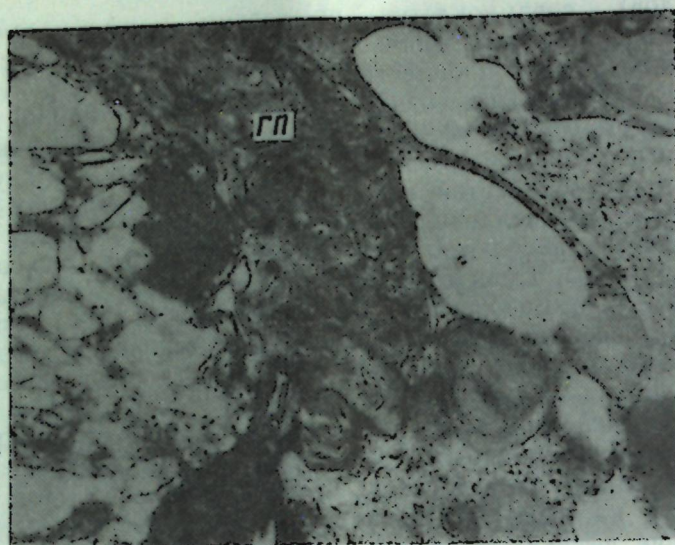


Рис. 3. Гиалоплазма (ГП) спермиоциты  
ГП расположена между центральной и яйцевой клетками. Развитые органеллы отсутствуют. Различны микротрубочки, остатки дегенерирующих пластид и митохондрий. ОсОс, Эпон. X 20000

парами нафталина или другими отрицательно действующими газами, вызывает значительные нарушения как в темпе и соотношении делящихся клеток проэмбрио и эндосперма, так и в их взаимодействии. Последнее, как увидим ниже, в предэмбриональном периоде развития становится определяющим.

У большинства возделываемых растений к делению раньше приступает центральное ядро первичного эндосперма и только через 5—8 часов — зигота. При самоопылении разрыв во времени составляет 10—12 часов. Темпоральная фиксация раннего эмбриогенеза (табл. 1) показала, что в условиях Кишинева при внутрисортном

Таблица 1

Темп образования ядер эндосперма и клеток проэмбрио при межсортном и внутрисортном опылениях

Время после опыления	При межсортном опылении количество		При внутривидовом опылении количество	
	ядер эндосперма	клеток проэмбрио	ядер эндосперма	клеток проэмбрио
Часы				
15	—	—	2	—
24	4—8	—	6—8	2
25	8—14	2	12—16	2—3
29	16—18	2—4	18—20	3—4
33	16—24	2—4	30—40	4—8
Дни				
2	40—50	2—4+1	59—62	8+2
3—4	60—70	—	70—80	8—10+2
5	—	—	—	13—17+2

Примечание. При межсортном опылении клеточный эндосперм формируется на 5-й день, а при внутрисортном — уже на 3—4-й, булавовидный проэмбрио в обоих случаях образуется на 10—12-й день.

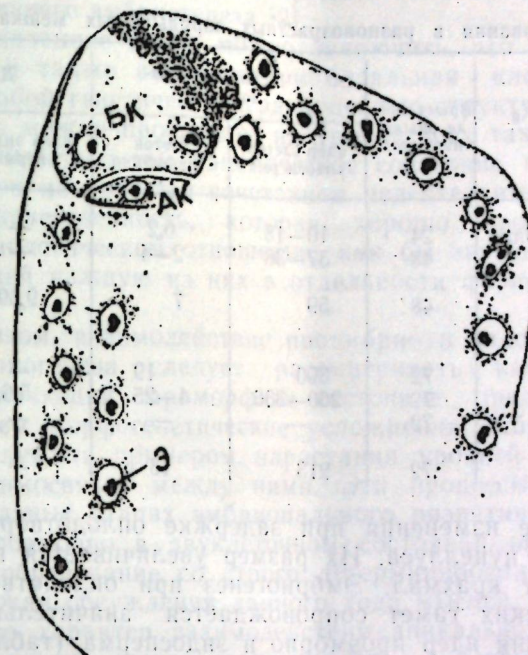


Рис. 4. Апокальная (АК) и двуядерная базальная (БК) клетки, эндосперм ядерный (Э)

опылении зигота приступает к делению через 24 часа, в то время как на Кубани [3] — через 27 часов, а в условиях Москвы [6] — через 42 часа. Подобное растягивание процесса оплодотворения наблюдается также и у других культур (пшеница, ячмень, рожь, подсолнечник), когда опыление—оплодотворение имеет место в разных экологических условиях.

Как показали наши исследования, на темп оплодотворения и раннего эмбриогенеза в первые 3—4 суток особое влияние оказывает тип опыления. На анемофильное растение, каким является кукуруза, даже пыльца другого сорта влияет на темп деления клеток проэмбрио и ядерного эндосперма. Если при опылении пыльцой своего сорта на 2-й день восьми клеткам проэмбрио соответствуют 80 ядер эндосперма, то при опылении пыльцой другого сорта наблюдали соответственно двухклеточный проэмбрио и 60 ядер эндосперма.

Изучение эмбриогенеза при искусственно задержанном опылении показало, что зародышевые мешки и их элементы достигают значительных размеров. Это касается главным образом центральной клетки (рис. 4). Она сильно вакуолизирована, содержит сравнительно мало цитоплазмы, полярные ядра передвинуты вплотную к микропилярной части зародышевого мешка, а число антипод достигает 48—80. Искусственная задержка в оплодотворении приводит также к уменьшению содержания крахмала и липидных образований в пластидах. В изолированных неопыленных пестиках синергиды и полярные ядра отмирают на 10—15-й день. Дольше всего свою жизнедеятельность сохраняет яйцеклетка. Однако способность к опылению—оплодотворению пестичных цветков кукурузы в зависимости от температуры сохраняется лишь 8—10 дней. У других хлебных злаков она исчисляется несколькими днями.

Таблица 2

Темп новообразования в разновозрастных зародышевых мешках кукурузы

Возраст пестиков в момент опыления	Время после опыления, часы	Число новообразований		Диаметр, мкм	
		ядер клеток эндосперма	клеток проэмбрио	ядер эндосперма	ядрышка ядра эндосперма
За 2 дня до цветения	24	10—18	0,2	—	—
То же	48	37—38	2—4	—	—
В день цветения (контроль)	48	59	7	9,69	5,6
После цветения, дни					
5-й	72	390	19	—	—
10-й	72	260—336	4—25	5,6	3,48
15-й	72	—	—	—	—
В день цветения (контроль)	72	213	13	—	—

Значительные изменения при задержке оплодотворения происходят и в клетках нуцеллуса. Их размер увеличивается в 2—3 раза, а пластиды теряют крахмал. Эмбриогенез при оплодотворении разновозрастных женских гамет сопровождается значительными нарушениями соотношения ядер проэмбрио и эндосперма (табл. 2).

Анализ раннего эмбриогенеза в изолированных пестиках выявил особую взаимозависимость между эндоспермом и развивающимся зародышем. Из приведенных подсчетов ядер эндосперма и клеток проэмбрио видно, что в пестичных цветках, опыленных за два дня до цветения, деление ядер первичного эндосперма и зиготы протекает медленно, а в пестичных цветках, опыленных на 5-й день цветения, деление идет активно. В отличие от старых зародышевых мешков эмбриогенез в последних протекает более сбалансированно. Соотношение числа ядер эндосперма к числу клеток зародыша на 3-й день опыления составляет примерно 1:20.

Нам показано значительное влияние также ряда других экологических факторов на характер и темп эмбриогенеза. В опытах, когда кукуруза цвела в конце сентября — начале октября (температура воздуха не превышала 8—10°C, а ночью снижалась до 4—5°C), темп эмбриональных процессов также, как и оплодотворение, был снижен в 4—5 раз. Если в нормальных условиях оплодотворение происходит спустя 16—18 часов после опыления, то в осенних условиях оно обнаружено только на четвертые сутки, а переход ядерного эндосперма в клеточный — на 10—12-й день, в нормальных же условиях через 48—50 часов. Отметим, что здесь нарушена также закономерность последовательности деления клеток проэмбрио. При этом к делению приступает не апикальная, а базальная клетка двухклеточного проэмбрио. Часто апикальная клетка как бы выключается из «эмбриологического фейерверка» и тогда к делению приступает базальная клетка. Нам не известно, возникает ли из последней зародыш.

Опыты по изучению кратковременного (2-часового) действия повышенных температур (43—45°C) на элементы зародышевого мешка до и после опыления, равно как и действие отравляющих паров и газов испаряющихся веществ, а также физиологически активных соединений показали, что указанные факторы вызывают неспецифические структурно-физиологические изменения. Последние относятся прежде

всего к формированию элементов зародышевого мешка, а также к прохождению раннего эмбриогенеза [2].

Обобщая сказанное выше, можно заключить, что клетки зародышевого мешка, а также апикальная и базальная клетки проэмбрио представляют собой генетически неравноценные структуры. Причем их неравноценность можно проследить на уровне всех таксонов покрытосеменных [4]. Вместе с тем рацемическое сочетание терминальной и базальной клеток не является сочетанием недействительных тел. Их генетическая разнокачественность, которая хорошо прослеживается в структурно-физиологическом отношении, как бы затушевана диплоидностью, делающей каждую из них в отдельности физиологически действительной.

Таким образом, взаимодействие проэмбрио и эндосперма на ранних фазах эмбриогенеза следует рассматривать как обязательный статус, обеспечивающий ароморфное состояние предэмбриональных структур. Причем морфогенетические осложнения эмбриональных зачатков могут служить примером нарастания уровней организации и интеграции взаимосвязей между ними. Эти процессы легко прослеживаются на разных этапах эмбрионального развития. Нет сомнения и в том, что проэмбрио в двухклеточном состоянии представляет собой бипольное образование со строго детерминированным ароморфом. Не продолжая обсуждения данного хода мыслей, мы приходим к заключению, что характер взаимодействия апикальной клетки с базальной, как и их совместное взаимодействие с первичным эндоспермом, впоследствии перерастает в сложную систему (норму) реакций эмбриональных структур на внешние факторы, а это в конечном итоге определяет степень адаптивности будущего организма в целом.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Чеботарь А. А. К вопросу экспериментальной эмбриологии кукурузы. — В кн.: Генетика, селекция и семеноводство кукурузы, вып. 1. Кишинев: Штиница, 1965.
2. Чеботарь А. А. Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиница, 1972.
3. Коробова С. Н. К эмбриологии кукурузы. — В кн.: Морфология и анатомия растений, вып. 5, сер. VII. Л., 1962.
4. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М.: ИЛ, 1954.
5. Мюнтцинг А. Генетика. М.: ИЛ, 1967.
6. Устинова Е. И. К изучению процесса оплодотворения и развития зародыша у кукурузы. — Докл. ВАСХНИЛ, 1953, № 5.
7. Chebotaru A. A. Some characteristics of vegetative, generative and sperm cell cytoplasm of maize (*Zea mays*, ssp. *saccharata* Sturt). — Soc. Botan. France: Actualites Botaniques, 1978, N 1—2.

Поступила 11.VII 1980

## ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

М. Д. КУШНИРЕНКО

### АДАПТАЦИЯ РАСТЕНИЙ К ЗАСУХЕ

На XXVI съезде КПСС отмечена необходимость повышения эффективности использования земель, увеличения урожайности всех культур\*. Получение высоких и устойчивых урожаев сельскохозяйственных культур в значительной степени определяется влиянием метеорологических условий. Континентальный климат умеренных широт ряда стран мира, в том числе и нашей, характеризуется большой амплитудой температуры и влажности воздуха (жарким, часто засушливым летом, холодной зимой) и существенной их суточной изменчивостью, что предопределило необходимость решения проблемы адаптации и устойчивости растений к экстремальным условиям среды, и в том числе вопросов водообмена, засухоустойчивости, поливного режима сельскохозяйственных культур.

В разработке стратегии развития агропромышленного комплекса в нашей стране, рационального использования энергоресурсов Жученко [15] придает большое значение научно обоснованному долгосрочному прогнозированию производства продуктов питания. В тесной связи с проблемой более оптимального использования искусственных и естественных энергоресурсов находится и другая задача — обеспечение стабильности сельскохозяйственного производства, независимости его от «капризов» погоды. Неблагоприятные погодные условия приводят к тому, что величина урожая многих сельскохозяйственных культур в отдельные годы может уменьшаться в 5—6 раз в зонах неустойчивого увлажнения и в 2—3 раза — в зонах с достаточным количеством осадков. Отмечено [15], что дальнейшее расширение посевных площадей будет происходить в основном за счет территорий с еще более сложными почвенно-климатическими условиями.

В связи с этим пристальное внимание в настоящее время привлекают исследования физиологических функций и метаболизма растений в условиях экологического стресса, вызываемого недостатком или избытком воды, экстремальными температурами и другими неблагоприятными условиями [39]. Одним из основных звеньев интенсификации сельскохозяйственного производства является орошение. Однако высказывание Максимова „...хотя по мере развития орошения площади под «сухим» земледелием будут сокращаться, еще долгое время на значительных земельных массивах урожайность по-прежнему будет зависеть от недостаточных и неравномерно выпадающих осадков” и в настоящее время не устарело [27]. Максимов предупреждал, что было бы большой ошибкой полагать, что расширение орошаемых площадей устранит необходимость работать над повышением урожайности культур богарного земледелия.

По определению Генкеля [5], засухоустойчивыми можно назвать растения, способные в процессе онтогенеза приспосабливаться к действию засухи и осуществлять в этих условиях рост, развитие и воспроизведение благодаря наличию свойств, возникших в процессе филогенеза, под влиянием условий существования и естественного отбора. В неорошаемых условиях, как известно, целесообразно возделывать засухоустойчивые, высокопродуктивные сорта.

При адаптации растений к засухе имеют место как неспецифические, так и специфические реакции. Максимов [27], не разделяя мнения о единой физиологической устойчивости, признавал, что иногда наблюдается определенная корреляция между различными видами устойчивости. Генкель [7—9] считает, что всякий защитно-приспособительный процесс имеет очень сложную природу и состоит из неспецифических и специфических реакций и что сопряженная устойчивость не дает еще повод говорить о единой физиологической устойчивости.

Некоторые авторы считают, что характер адаптации к различным стрессовым воздействиям однотипен (неспецифичен). Однако признается, что у растений в ответ на стрессовые воздействия в разной степени (количественно) изменяются физиологические функции. Это, несомненно, отражает уровень устойчивости, а в ряде случаев также может свидетельствовать и о специфичности реакции. Например, у засухоустойчивых растений при засухе осмотическое давление никогда не достигает такого уровня, как у галофитов при засолении почвы.

Известно, что при засухе, «сухой» жаре, морозах, засолении почвы извлекаемость воды из клеток снижается, возрастает осмотический потенциал, что сопряжено с изменениями проницаемости мембран клеток и является, по-видимому, специфической реакцией на изменение при этих условиях „подвижности” воды во внешней среде.

В сборнике [30] подчеркивалось, что однообразие, неспецифичность субстанциальных (физико-химические, биохимические) признаков повреждения не абсолютны. Здесь больше можно говорить о сходстве явлений, чем об их тождестве. На фоне однотипных реакций обычно удается подметить черты частные, специфические. Предполагается, что именно в этом сочетании общего (неспецифического) с частным (специфическим) заложена возможность специфического реагирования живых систем и развитие этой способности в эволюции. Поэтому нельзя согласиться с мнением тех, кто считает, что признание специфических реакций при изучении устойчивости способствовало разобщенности исследований стрессов, вызванных разными экстремальными условиями [41].

Для познания характера защитно-приспособительных реакций важно наряду с исследованием неспецифического характера реагирования изучать и специфические. Если обращать внимание только на неспецифические реакции, то будет сложно установить, какие свойства у растений помогают им выжить в той или иной стрессовой ситуации, что существенно для селекции и районирования культур. Важно получать и возделывать сорта с совмещенной устойчивостью.

Отмечалось [6, 7], что физиология устойчивости использует возможности исследования растений на разных уровнях — молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, организменном и даже популяционном. Изучение на популяционном уровне еще только начинается. Чем выше уровень биологической организации, тем большее число механизмов участвует в адаптации растений к стрессам [41].

Обобщение сведений о влиянии водного стресса на метаболизм, структурную организацию растений, о механизмах, обуславливающих

\* См.: Известия, 1981, 24 февраля.

адаптацию их к засухе, можно найти в сравнительно недавно вышедших обзорных статьях [7—9, 33, 35, 36, 38, 45, 46, 50—53 и др.], монографиях [1—4, 12, 13, 16, 18—20, 27—29, 32, 34, 43, 44, 47, 48], а также сборниках, в которых приведены библиографические данные. В сборнике [42] рассматриваются физиологические причины повреждения различных растений при засухе, вопросы адаптации их к обезвоживанию и перегреву, а также рекомендуются способы повышения засухоустойчивости и урожайности культурных растений. Обсуждаются теоретические вопросы анабиоза при высыхании, роль полисом в синтезе белка и в репарационных процессах, состояние митохондрий под воздействием высоких температур.

В работе [31] отражены современные вопросы засухоустойчивости: влияние высоких температур на вегетативные и генеративные органы, действие обезвоживания на состояние хлоропластов. В обзорных статьях [9, 24, 36 и др.] критически обсуждаются обширные материалы отечественной и зарубежной литературы по этим вопросам.

Проблеме влияния водного дефицита на рост растений посвящены фундаментальные труды в трех томах, вышедшие под редакцией Козловского [47, 48]. В обзорных статьях этого издания рассматриваются такие проблемы, как водный дефицит и рост различных видов древесных растений, структура воды и вода в растении, испарение воды из растения и почвы, зависимость прорастания семян от влажности почвы, влияние водного дефицита на энзиматическую активность, гормональный обмен, обсуждаются вопросы протоплазматической устойчивости.

Остановимся кратко на основных итогах исследований по адаптации и устойчивости растений к засухе.

Засухоустойчивость — это комплексное свойство. Возможности растения преодолеть значительный водный стресс тем больше, чем выше у растений способность избегать высыхания и чем больше может протоплазма обезвоживаться без повреждения [1, 3, 4—9, 12, 29, 50, 52].

Определение понятий, терминология и методы исследования адаптации и устойчивости растений к засухе приводятся в [3, 7—9, 18, 29, 50—54 и др.].

Еще Туманов [40] показал, что если растения перенесли одну засуху, то они значительно легче переносят следующую. Работами многих авторов установлено, что в процессе онтогенеза у растений изменяется устойчивость к засухе. Это позволило более точно установить периоды большей или меньшей «чувствительности» их органов к этому неблагоприятному фактору. Обсуждение этих работ приводится в [7, 8, 19—21, 36 и др.]. Из наших данных следовало [19, 20], что плодовые растения, произрастающие в условиях недостаточного увлажнения, легче переносят засуху, чем выращиваемые в оптимальных условиях. У первых быстрее и более полно протекали процессы репарации. Под влиянием засухи снижались активность воды, тургор листьев, интенсивность транспирации, фотосинтеза и дыхания. У растений с «сухого» фона эти изменения были менее выражены. В их листьях снижалось содержание крахмала и в меньшей мере — гемицеллюлозы и пектиновых веществ, увеличивались сосущая сила и осмотический потенциал клеток.

Засуха приводила к снижению соединений фосфора всех фракций, за исключением минерального. У растений, произрастающих на фоне

30% влажности почвы от полной влагоемкости (ПВ), изменения всех соединений фосфора были менее заметны, особенно фосфорорганических кислоторастворимой фракции. Длительная засуха вызывала снижение этой фракции фосфорных соединений при сравнительно более интенсивном дыхании, что, по мнению Жолкевича [16, 17], свидетельствует о слабой его эффективности. Такое явление у растений, адаптированных к засухе (фон влажности 30% от ПВ), проявлялось при большем водном стрессе.

В листьях плодовых растений под влиянием обезвоживания содержание белков снижалось, кроме альбуминов и глобулинов, несколько меньше изменялись белки нерастворимые, увеличивалось количество некоторых амидов и аминокислот, особенно таких, как глутаминовая, пролин, аланин, метионин и валин. Увеличение содержания этих аминокислот на «сухом» фоне можно рассматривать как усиление защитных свойств клетки в связи с их ролью в нейтрализации аммиака, который при засухе больше накапливался в листьях растений, выращиваемых до этого в условиях оптимального увлажнения. При орошении растения теряют естественную закалку к засухе и при длительных межполивных периодах, в условиях нерегулярных поливов, в большей степени подвергаются действию этого фактора.

Сопоставление данных по влиянию уровня влажности почвы на водный обмен и тем его изменений, которые происходят при увеличении возраста у плодовых растений, позволило заключить, что недостаточная влагообеспеченность приводит к более раннему их старению. Этим в значительной мере объясняется неоднородность метамер в кроне плодового дерева. Каждая последующая метамера, развиваясь в более трудных условиях в отношении снабжения водой и минеральными веществами, приспособляется к ним, раньше вступает в пору плодоношения, раньше стареет.

Испытание способа заготовки и использования для размножения почек и семян с верхних частей кроны и высших порядков ветвления показало, что саженцы и сеянцы из них проявляют повышенную засухоустойчивость, обусловленную естественной закалкой к засухе при формировании их в этих частях кроны. Предел их засухоустойчивости определяется наследственными свойствами маточного дерева, с которого они заготавливаются, и больше это свойство проявляется в тех частях кроны, где создаются напряженные условия водного режима — в верхних [19, 20]. Известно, что свойство засухоустойчивости у растений наиболее четко проявляется в условиях засухи той или иной степени [8].

Адаптация у растений выработалась в эволюционно-историческом процессе, к которому тесно примыкают ненаследственные адаптивные реакции организма на изменение условий существования. Это адаптация фенотипическая, ее определяет и совокупность физиолого-биохимических реакций у растений, лежащих в основе приспособления к водному стрессу и направленных на сохранение постоянства его внутренней среды — гомеостаза. Генотипическая, исторически сложившаяся устойчивость, ограничивает фенотипическую возможность адаптации к засухе [53].

В результате адаптации формируется повышенная устойчивость растений к засухе. У некоторых растений устойчивость к засухе может изменяться в довольно широких пределах, что обусловлено особенностями их генотипа.

Терминология, используемая при исследованиях засухоустойчивости, разнообразна, но в итоге все сводится к двум, наиболее часто

употребляемым понятиям: 7) устойчивость протоплазмы к обезвоживанию; 2) засухоустойчивость всего растения или отдельных его частей. Познание свойства адаптации к засухе основывается на изучении водного режима растений в конкретных условиях обитания, а также на изучении тех сдвигов при водном стрессе, которые в них происходят на всех уровнях организации, включая и субклеточно-молекулярный.

Под стрессом в физиологии растений понимаются изменения тех физиологических процессов, которые происходят у них под воздействием экстремальных условий среды и могут обуславливать выживаемость растений (Генкель [7] предпочитает называть их защитно-приспособительными реакциями).

Вода — неотъемлемый компонент липопротеиновых мембран, ее взаимодействие с белково-липидной матрицей отражается на структурно-функциональном состоянии последней. Гидратированность является важной характеристикой мембран, она играет роль в формировании третичной и четвертичной структур макромолекул [12, 13]. Было выявлено значение количества и состояния воды в физиологических процессах растений, включая устойчивость их к неблагоприятным условиям [1—3, 7—9, 11, 13, 19—21, 26, 27, 30, 32, 43—54 и др.].

Растения тем лучше переносят засуху, чем они больше способны «избегать» высыхания и проявлять устойчивость к высыханию [51]. В первом случае растения «избегают» высыхания, более эффективно поглощая воду корневой системой, уменьшая потери или запасаая ее. Устойчивость к высыханию — это видоспецифическая способность к адаптивному изменению протоплазмы переносить значительное обезвоживание [7, 8, 18, 50, 52].

Весь растительный мир по способности переносить обезвоживание можно разделить на две группы: пойкилогидровые и гомеогидровые. Пойкилогидровые растения не регулируют или слабо регулируют свой водный режим, а у гомеогидровых хорошо выражен процесс саморегуляции. Генкель [18] установил, что в пределах пойкилогидровых растений выделяются все три экологические группы: пойкилогидрофиты, пойкиломезофиты и пойкилоксерофиты. Растения первых двух групп при сильном обезвоживании погибают, а последней — впадают в криптобиоз (анабиоз). Установлена пойкилоксерофитная фаза в развитии покрытосеменных растений — фаз созревания семян.

Нами выявлена различная природа адаптации к засухе у плодовых культур и их сортов, обусловленная особенностями их анатомо-морфологического строения, свойствами высокополимерных и низкомолекулярных соединений, входящих в состав протоплазмы, особенностями их изменений при водном стрессе. По типам адаптации к засухе плодовые растения имеют некоторые сходные черты с растениями засушливых местообитаний, классификация которых предложена Генкелем [4].

Нами были установлены три типа адаптации к засухе [19]. К первому типу отнесены растения, отличающиеся высокими водоудерживающими силами, низкой интенсивностью транспирации и невысоким осмотическим потенциалом. У них сравнительно много белков в листьях, которые мало меняются при водном стрессе (слива). Растения второй группы противостоят засухе повышением концентрации осмотически активных веществ. В листьях у них меньше белка азота, больше гемицеллюлоз, крахмала, сахарозы (яблоня, груша). К третьему типу относится персик, у которого значительная способность удерживать воду обусловлена полимерными соединениями типа

белков, пектинов в листьях сочетается с высоким осмотическим потенциалом при засухе. Персик имеет некоторые сходные черты с группой травянистых эвксерофитов и является более засухоустойчивой породой в сравнении с яблоней, грушей, сливой. Изучаемые сорта этих пород также были выделены в соответствующие группы. Так, было установлено, что ряду европейских сортов груши присущи некоторые свойства гемиксерофитов. При микрорайонировании следует учитывать эти особенности у засухоустойчивых пород и сортов плодовых.

При изучении устойчивости к засухе также было установлено, что засухоустойчивые растения при водном стрессе характеризуются относительной стабильностью структурных осадков и углеводов, снижением активности воды при сравнительно постоянном ее уровне, большей изменчивостью низкомолекулярных углеводов и растворимых белков, накоплением пролина, аланина, аспарагиновой кислоты, что рассматривалось как адаптивные реакции. У неустойчивых растений в период засухи происходил распад сложных белков и углеводов и увеличивалось количество амидов вплоть до появления аммиака. Резкое повышение водоудерживающих сил листьев у этих растений обусловлено критическим снижением у них воды [19, 20]. При умеренной засухе у засухоустойчивых растений возрастает или мало изменяется прочность связи хлорофилла с белково-липидным комплексом хлоропластов, меньше изменяется фотосинтез и сохраняется на высоком уровне энергетически полноценное дыхание.

В работах [7—9, 35, 36, 46] подчеркивалось, что сохранение у растений способности синтезировать белки в течение обезвоживания и после него является непременным условием репаративных процессов и адаптации к неблагоприятным условиям. Было установлено, что рибосомальная фракция из оводненных листьев состоит в основном из полирибосом и субъединиц, при регидратации усиливается процесс восстановления синтеза полирибосом. При обезвоживании помимо дезорганизации полирибосомальных комплексов обнаруживалось снижение активности аминоксил-тРНК-синтеза. Предпосевное закаливание к засухе стимулировало функциональную активность рибосомальных фракций, выделенных из листьев оводненных, испытавших водный стресс и регидратированных растений. В сложной цепи последовательных реакций, осуществляемых белоксинтезирующим аппаратом, есть разные по чувствительности к водному стрессу звенья, и многие из них не известны [36].

Нами установлено, что у хлоропластов адаптированных к засухе растений при водном дефиците наблюдается большая стабильность воды, содержания белков, увеличивается число компонентов легко растворимых белков в полиакриламидном геле, меньше изменяются труднорастворимые белки [20, 22—25], происходят менее значительные нарушения их ультраструктуры в сравнении с растениями засухоустойчивыми [37 и др.]. Выявлено, что у одних растений хлоропласты *in vitro* лучше удерживают воду (пшеница, сорго), а у других (алоэ) — вода легко теряется. Однако при сохранении целостности листа при его обезвоживании хлоропласты последних оттягивают воду из паренхимы, а у пшеницы и сорго они быстро высыхают; более полным восстановлением в процессе регидратации характеризуются листья и хлоропласты растений засухоустойчивых сортов. Нами высказывалось предположение о регуляторной роли хлоропластов в водном режиме листа.



В условиях засухи накапливаются ингибиторы роста терпеноидной и фенольной природы (флавоноиды и фенолкарбоновые кислоты). Подчеркивается необходимость выявления роли этих соединений в засухоустойчивости растений [33].

Применяя ретарданты и повышенные дозы фосфора в полной питательной среде, можно регулировать рост яблони и оптимизировать продуктивность расхода воды растениями [49]. В работе [28] сообщалось о возрастающей роли фосфорного питания растений на современном этапе развития земледелия.

Разработкой методов диагностики адаптации и устойчивости растений к засухе занимаются многие исследователи [5, 10, 14, 20, 23, 53 и др.]. Стоит задача автоматизации методов с целью быстрого контроля за этими свойствами растений.

Основное внимание будущих исследований должно быть направлено не так на выяснение внутренних причин повреждения и гибели растений при водном стрессе, как на изучение защитно-приспособительных реакций к неблагоприятным факторам среды, что важно для успешной разработки диагностики и повышения засухоустойчивости.

Необходимо проводить исследования на разных уровнях познания, выявлять особенности устойчивости сортов, обращая внимание на проявление сопряженной устойчивости для их правильного размещения, возможность быстрой репарации после повреждения [8, 9]. Важно развивать исследования по изысканию способов и приемов повышения продуктивности и экономного использования воды сельскохозяйственными растениями в условиях богары и орошения. Все эти работы должны быть направлены на повышение адаптации и устойчивости растений к водному стрессу, повышенным температурам в условиях агропромышленного комплекса, при новых технологиях выращивания растений.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев А. М. Водный режим и влияние на него засухи. Казань: Татгосиздат, 1948.—355 с.
2. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С. Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения. Новосибирск: Наука, 1977.—119 с.
3. Библь Р. Цитологические основы экологии растений, М.: Мир, 1965.—463 с.
4. Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. М.: Изд-во АН СССР, 1946/Тр. Ин-та физиол. раст., т. 5, вып. 1. — 237 с.
5. Генкель П. А. Диагностика засухоустойчивости культурных растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
6. Генкель П. А. Основные пути изучения засухоустойчивости растений. — В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971. с. 5.
7. Генкель П. А. Физиологические основы адаптации растений. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1976, 8, № 2, с. 132.
8. Генкель П. А. О состоянии и направлении работ по физиологии жаро- и засухоустойчивости растений. Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 5.
9. Генкель П. А. О сопряженной и конвергентной устойчивости растений. — Физиол. раст., 1979, 26, № 5, с. 921.
10. Генкель П. А., Баданова К. А., Левина В. В. О новом лабораторном способе диагностики жаро- и засухоустойчивости для селекции. — Физиол. раст., 1970, 17, № 2, с. 431.
11. Гринева Г. М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. М.: Наука, 1977.—279 с.
12. Гусев Н. А. Физиология водообмена растений. Казань: изд. Казанск. гос. ун-та, 1966.
13. Гусев Н. А., Киваева Л. С. О физиологическом значении и современных методах исследования водообмена и состояния воды в растениях. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1978, 10, № 1, с. 3.

14. Еремеев Т. Н., Лищук А. И. Отбор засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений. Ялта, 1974.
15. Жученко А. А. Роль фундаментальной науки в развитии аграрно-промышленного комплекса. — Вестн. АН СССР, 1980, № 5, с. 65.
16. Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968.—229 с.
17. Жолкевич В. И. О взаимосвязи водного и энергетического обмена у растений. — В кн.: Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань, 1978, с. 192.
18. Козловский Т. Водный обмен растений. М.: Колос, 1969.—247 с.
19. Кушниренко М. Д. Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1967.—329 с.
20. Кушниренко М. Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штинница, 1975.—216 с.
21. Кушниренко М. Д., Курчатова Г. П., Бондарь Е. М. и др. Физиология орошаемых яблони и персика. Кишинев: Штинница, 1976.—266 с.
22. Кушниренко М. Д., Крюкова Е. В., Печерская С. Н., Каниш Е. В. Влияние водного стресса на состояние хлоропластов растений различных экологических типов. — Изв. АН МССР: Сер. биол. и хим. наук, 1977, № 3, с. 17.
23. Кушниренко М. Д., Курчатова Г. П., Крюкова Е. В. Методы оценки засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штинница, 1975.
24. Кушниренко М. Д. Реакция хлоропластов растений различной устойчивости к засухе на водный стресс. — В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1979.—с. 165.
25. Кушниренко М. Д., Крюкова Е. В., Печерская С. Н. Реакция растений груши на обезвоживание и регидратацию. — Изв. АН МССР: Сер. биол. и хим. наук, 1980, № 1, с. 52.
26. Крафтс А. С. Современные аспекты изучения водного режима растений. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1970, 8, № 6, с. 385.
27. Максимов Н. А. Водный режим и засухоустойчивость растений / Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952.—566 с.
28. Ничипорович А. А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности. — В кн.: Современные проблемы фотосинтеза. М.: Наука, 1973, с. 17.
29. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978.—185 с.
30. Общие механизмы клеточных реакций на повреждающие воздействия. Л.: Изд-во АН СССР, 1977.
31. Проблемы засухоустойчивости растений. Сборник. М.: Наука, 1978.
32. Проценко Д. Ф., Комаренко Н. И., Оканенко О. А. и др. Засухоустойчивость озимой пшеницы. М.: Колос, 1975. — 240 с.
33. Пустовойтова Т. Н. Рост растений в период засухи и его регуляция. — В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1979, с. 129.
34. Самуилов Ф. Д. Водный обмен и состояние воды в растениях в связи с их метаболизмом и условиями среды. Казань: изд. Казанск. гос. ун-та, 1972.—282 с.
35. Сатарова Н. А. Некоторые регуляторные механизмы адаптации растений к засухе и высоким температурам. — В кн.: Физиология и засухоустойчивость растений. М.: Наука, 1971, с. 28.
36. Сатарова Н. А. Регуляция некоторых физиологических функций и метаболических процессов у растений в связи с адаптацией к засухе. — В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1979, с. 20.
37. Тагеева С. В. Особенности организации функциональных структур растений в связи с процессами жизнедеятельности / Докл. по совокупности работ, представл. на соиск. уч. степени докт. биол. наук. М., 1971.
38. Тарчевский И. А. Фотосинтез и засуха. Казань: изд. Казанск. гос. ун-та, 1964.
39. Тахтаджян А. Л. Ботаника в современном мире / XII Межд. ботан. конгресс: Отчет. Л.: Наука, 1979, с. 58.
40. Туманов И. И. Завядание и засухоустойчивость. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1929, № 1, с. 22.
41. Удовенко Т. В. Физиологические механизмы адаптации к различным экстремальным условиям. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1979, 64, вып. 3, с. 5.
42. Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971.
43. Шматько И. Г. Посухостійкість и вроже озимої пшениці. Київ: Урожай, 1974, 182 с.
44. Шматько И. Г., Шведова О. Е. Водный режим и засухоустойчивость пшеницы. Киев: Наукова думка, 1977,—198 с.

45. Шматько Н. Г., Шведова О. Е. Регуляторные факторы водообмена культурных растений. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1979, 11, № 5, с. 460.
46. Henckel P. A. Physiological Ways of Plant Adaptation Against Drought. — Agrochimica, 1975, 19, N 5, p. 431.
47. Kozlowski T. (Ed.) Water Deficit and Plant Growth, v. 1—2. New York — London: Acad. Press, 1968. — 333 p.
48. Kozlowski T. (Ed.) Water Deficit and Plant Growth, v. 3. New York — London: Acad. Press, 1972. — 368 p.
49. Kushnirenko M. D., Kornescu A. S. Influence of Mineral Fertilizers and Tur Preparation on the Water Regime of Apple-Trees During Irrigation. — In: Miniral Nutrition of Plants, v. 1. Sofia; Bulgarian Academy of Science, 1979, p. 221.
50. Levitt J. Responses of Plant to Environment Stress. New York — London: Acad. Press, 1972. — 697 p.
51. Parker J. Drought-Resistance Mechanisms. — In: Water Deficits and Plant Growth, v. 1. New York — London: Acad. Press, 1968, p. 195.
52. Parker J. Protoplasmic Resistance to Water Deficit. — In: Water Deficits and Plant Growth. New York — London: Acad. Press, 1972, p. 125.
53. Stocker O. Physiological and Morphological Changes in Plants Due to Water Deficit. — Arid zone Res, 1960, 15, p. 63.
54. Stocker O. Wasser und Fotosynthese Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. — Flora, 1972, 161, 1/2, S. 46.

Поступила 2.IX 1980

В. А. КОВАРСКИЙ

### НЕАРРЕНИУСОВСКАЯ КИНЕТИКА ФЕРМЕНТАТИВНОГО КАТАЛИЗА И ТЕМПЕРАТУРНАЯ АДАПТАЦИЯ ЭКТОТЕРМНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Известно, что большинство метаболических процессов контролируется ферментами в узкой области физиологических температур. Для эктотермных организмов (т. е. организмов, для которых основным источником тепла служит внешняя среда [10]) зависимость скоростей ферментативных реакций (ФР) от температуры приобретает решающее значение. По существу, при любом из двух основных путей реализации «стратегии биохимической адаптации» [10] (изменение концентрации фермента либо его активности) температурный фактор играет фундаментальную роль в адаптивной реакции организма.

Для конститутивных ферментов зависимость скоростей процессов от температуры описывается аррениусовскими кривыми с изломами («аррениусовские анаморфозы»). Как правило, величина энергии активации  $E_a$  кривой Аррениуса после точки излома уменьшается и скорость ФР резко возрастает (см. многочисленные примеры в [3, 6]). Для адаптивных (индуцированных) ферментов, описываемых, например, по схеме Жакоба—Моно, влияние температуры можно проследить на примере фермента бета-галактозидазы, в клетках *E. coli*. Индукция этого фермента глюкозой полностью подавляется при 20°C, в то время как при температурах ниже 20°C эффективность репрессии резко снижается и достигает нуля при 10°C [17].

Имеется обширная литература (см., например, [6]), в которой сообщается о фактах зависимости от температуры того или иного процесса в эктотермных организмах по закону Аррениуса с изломами.

Изломы на кривых транспирация—температура зарегистрированы для южной ладанной сосны (при 5 и 15°C) и северной веймутовой сосны (70°C) [15]. Отношение скорости всасывания влаги к интенсивности фотосинтеза у семян сосны имеет резкий излом при 15°C [14].

### Зависимость коэффициента $Q_{10}$ от зимостойкости [2]

Сорт	Степень зимостойкости	$Q_{10}$
Лютесценс 116	Очень зимостойкая	1,35
Ульяновка	Зимостойкая	1,47
Дюрабль	Среднезимостойкая	1,78

У изолированных корешков кукурузы проницаемость к ионам хлора имеет излом при 20°C [13]. Накопление хлорофилла в этиолированных проростках имеет излом при 15°C. Излом на кривой температурной зависимости окисление—фосфорилирование при 10°C и максимальное связывание неорганического фосфата при 15°C наблюдали в работе [9]. Период митотического цикла клеток корней гороха укорачивался при повышении температуры до 27°C и далее от температуры не зависел [18].

Как полагает Благовещенский [2], такое важное свойство цветковых растений, как зимостойкость, проявляется в высоком «качестве» протеолитических ферментов. (Под «качеством фермента» понимается его способность понижать активационный барьер катализируемой реакции). Изменение скорости ФР при изменении температуры на 10°C, так называемый коэффициент  $Q_{10}$  в [2], определялся по активности фермента (каталаза) в узлах кущения озимых пшениц (см. таблицу).

Длительные охлаждения (яровизация, стратификация), по Благовещенскому, способствуют адаптивной выработке ферментов с высоким качеством. Можно полагать, что во всех перечисленных выше примерах аррениусовские анаморфозы были обусловлены особенностями температурных зависимостей скоростей ключевых ФР. Поскольку любая адаптивная реакция для организма означает энергетический расход [7], то при низких температурах оказывается предпочтительней стратегия использования конститутивных ферментов с перестройкой их активности (например, температурной модуляцией активности [10]).

Здесь уместны слова известного физиолога Д. Баркрофта о том, что «...природа научилась использовать биохимическую ситуацию таким образом, чтобы избежать тирании единообразных следствий уравнивания Аррениуса» (цит. по [10], с. 214).

Отклонениям от простого закона Аррениуса и объяснениям этого отклонения посвящено много работ, но все они, как справедливо отмечено Коневым и др. [6], объясняют «плавное изменение наклона графиков Аррениуса, однако они не способны дать ответ на вопрос о причине скачкообразных изменений энергии активации  $E_a$ ». В [6] рассмотрены «генерализованные» кооперативные переходы в клеточных мембранах и соответствующие механизмы авторегуляции. Ниже будет показано, что уже на уровне отдельных субстрат-ферментных комплексов, как крупных биомолекул, возможен кинетический фазовый переход, способный объяснить аррениусовские анаморфозы. Регуляция подобных переходов мембранами несомненно возможна, но для интерпретации аррениусовских изломов нет необходимости в усложнении проблемы.

Рассмотрим модель субстрат-ферментного [SF] комплекса для окислительно-восстановительной ФР. Ограничимся двумя электрон-колебательными состояниями: 1) — связанное состояние [SF] и 2) — его диссоциированное состояние: [P]+[F] ([P] — концентрация конечного продукта).

Предположим, что колебательная подсистема, состоящая из высокочастотных (близких по частоте) мод, может иметь температуру  $T^*$ , отличную от температуры окружающего термостата  $T_0$ . Электрон взаимодействует для простоты только с одним из колебаний частоты  $\omega$ . Остальные колебания связаны между собой и с данным колебанием ангармоническими связями. При переходе  $|1\rangle \rightarrow |2\rangle$  предполагается, что энергия выделяется в виде энергии колебательных квантов. Эта энергия может «рекуперироваться» [1, 4, 11]. При этом если время релаксации  $\tau$  возбужденных колебаний в термостате замедленно, то колебательная подсистема фермента постепенно разогревается и ее температура, при достаточном большом числе оборотов фермента, отрывается от температуры термостата. Ниже будем следовать нашим работам [8, 12, 16].

Можно показать, что для колебательных частот  $\hbar\omega < kT_0$  ( $k$  — постоянная Больцмана,  $T_0$  — температура термостата) баланс «мощности потерь»  $W_{\text{пот}}$  и «мощности накачки» ( $W_{\text{нак}}$  определяет эффективную колебательную температуру  $T^*$  (для  $N$  колебаний с частотами  $\omega$ ) согласно уравнению:

$$W_{\text{пот}} = W_{\text{нак}} \quad (1)$$

$$W_{\text{пот}} = \frac{Nk(T^* - T_0)}{\tau}, \quad W_{\text{нак}} = n\hbar\omega R(s) W_{12}(T^*), \quad (2)$$

$$R(s) = \frac{sk_s}{k_{-s} + W_{12}(T^*) + sk_s}. \quad (3)$$

Здесь  $n\hbar\omega$  — тепловой эффект реакции ( $n$  — число колебательных квантов, соответствующих энергии распада комплекса Михаэлиса—Ментена  $[SF]$  на свободный продукт  $[P]$  и фермент  $[F]$ );  $s = [S]/[F_0]$  ( $[S]$  — концентрация субстрата,  $[F_0]$  — полная концентрация фермента);  $k_s$  и  $k_{-s}$  — прямая и обратная константы скорости связывания и распада субстрат-ферментного комплекса:  $W_{12}(T^*) \ll k_{-s}$  — скорость многоквантового безызлучательного перехода  $|1\rangle \rightarrow |2\rangle$  [5], имеющая для достаточно больших  $T^*$  вид

$$W_{12}(T^*) \approx \omega \sqrt{\hbar\omega/kT^*} e^{-\Delta/kT^*}, \quad (4)$$

где  $\Delta$  — энергия активации распада  $[SF] \rightarrow [P] + [F]$ .

Таким образом, уравнение для безразмерной температуры  $z = kT^*/\hbar\omega$  имеет вид

$$z - z_0 = \alpha \frac{e^{-\delta/z}}{\sqrt{z}}, \quad (5)$$

$$z_0 = \frac{kT_0}{\hbar\omega}; \quad \alpha = \frac{\omega\tau}{N} nR(s); \quad \delta = \frac{\Delta}{\hbar\omega}.$$

Графическое решение уравнения (5) приводится на рис. 1, из которого следует, что при изменении температуры термостата  $T_0$  в области  $T_0^{\text{II}} < T_0 < T_0^{\text{I}}$  при фиксированном значении параметра  $\alpha$  (т. е. фиксированной концентрации субстрата  $s$ ) имеется три корня для  $z$ , соответствующие температурам  $T_1^*$ ,  $T_2^*$ ,  $T_3^*$ . Корни  $T_1^*$  и  $T_3^*$  устойчивы, а  $T_2^*$  — неустойчивый.

При увеличении температуры до значения  $T_0 = T_0^{\text{I}}$  температура  $T^*$ , хотя и отличается от  $T_0$ , но незначительно, т. е.  $T^* \sim T_0$ . При

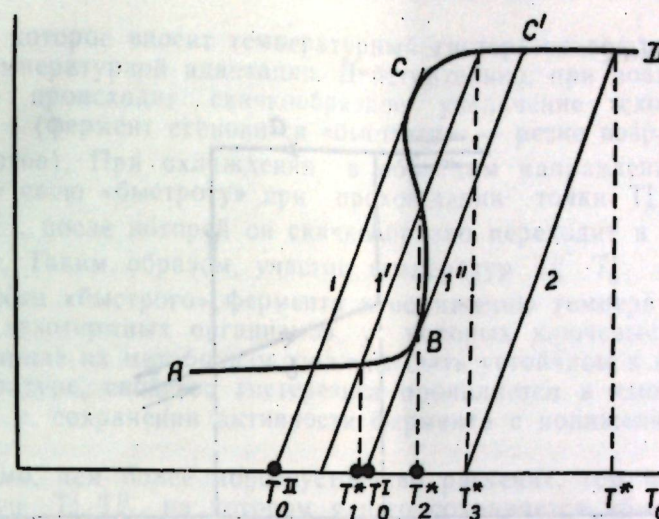


Рис. 1. Графическое изображение уравнения (5)

Прямые 1, 1', 1'' соответствуют  $W_{\text{пот}}$  при различных  $T_0$ . Кривая ABCC'D соответствует  $W_{\text{нак}}$ . В точках B и C реализуется условие касания. Участок BC отвечает области неустойчивости решений

$T_0 > T_0^{\text{I}}$  в системе скачкообразно устанавливается новая «высокая» температура  $T^*$ , соответствующая единственному устойчивому корню  $T^* \gg T_0$ . При охлаждении системы «прямая потерь» движется по пути DC'C до точки C, в которой реализуется касание, а затем  $T_0 < T_0^{\text{I}}$  происходит скачкообразное изменение температуры  $T^*$  на значения, отвечающие «холодным» температурам  $T^* \approx T_0$ . Высоким температурам  $T^*$  отвечает, очевидно, резкое возрастание скорости ФР, т. е. в системе реализуется режим «горячих» или «быстрых» ферментов. Зависимость колебательной температуры  $T^*$  от температуры термостата  $T_0$  имеет гистерезисный характер (рис. 2).

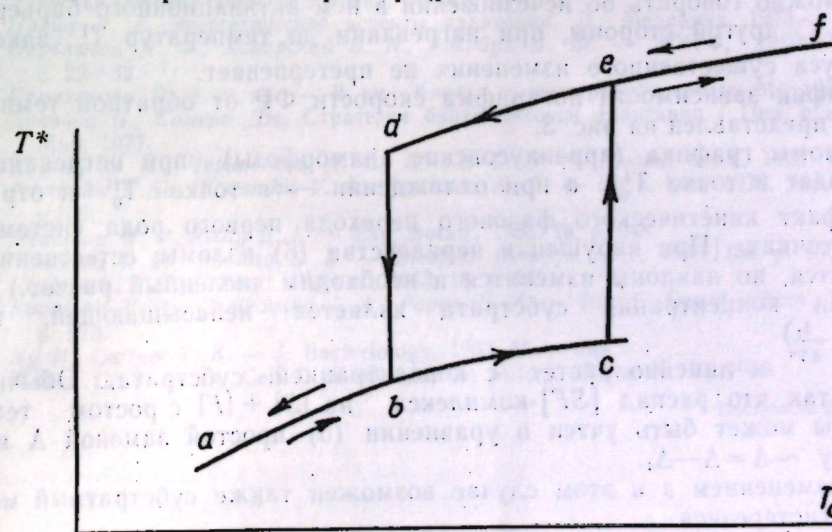


Рис. 2. Гистерезисная зависимость колебательной температуры  $T^*$  от температуры термостата  $T_0$

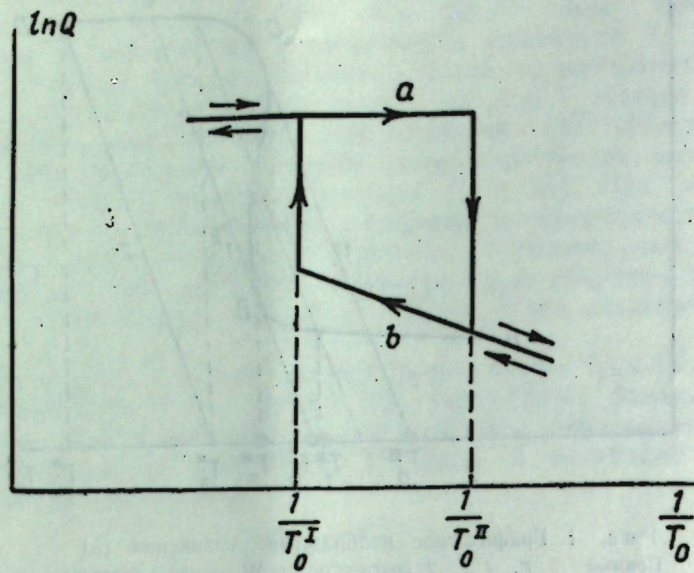


Рис. 3. Зависимость логарифма скорости ферментной реакции  $\ln Q$  от обратной температуры термостата в случае неравенства (6) при нагревании (б), при охлаждении (а)

При выполнении неравенства

$$\left[ \frac{\omega \tau}{N} nR(s) \right]^{2/3} \gg \left\{ \frac{\Delta}{h\nu}, \frac{kT_0}{h\omega} \right\} \quad (6)$$

решение уравнения (5) имеет устойчивый корень  $z^* \approx \alpha^{2/3}$ , для которого исчезает активационная зависимость в выражении  $W_{12}(T^*)$  формулы (4). Таким образом, при нагревании  $T_0 > T_0^I$  и выполнении неравенства (6) выражение для обычного закона Аррениуса не имеет места (либо можно говорить об исчезновении в нем активационного барьера  $E_a \approx 0$ ). С другой стороны, при нагревании до температур  $T_0^I$  закон Аррениуса существенного изменения не претерпевает.

График зависимости логарифма скорости ФР от обратной температуры представлен на рис. 3.

Изломы графика (аррениусовские анаморфозы) при нагревании происходят в точке  $T_0^I$ , а при охлаждении — в точке  $T_0^II$  и отражают факт кинетического фазового перехода первого рода системы в этих точках. (При нарушении неравенства (6) изломы, естественно, сохраняются, но наклоны изменятся и необходим численный расчет.)

Если концентрация субстрата является ненасыщающей, то  $R_s \approx se^{-\frac{\Delta_1}{kT}}$  и линейно растет с концентрацией субстрата. Обычно  $\Delta_1 < \Delta$ , так что распад  $[SF]$ -комплекса на  $[S] + [F]$  с ростом температуры может быть учтен в уравнении (5) простой заменой  $\Delta$  на величину  $\sim \Delta = \Delta - \Delta_1$ .

С изменением  $s$  в этом случае возможен также субстратный механизм гистерезиса.

Наряду с объяснением природы аррениусовских анаморфоз (применительно к многочисленным приведенным выше примерам) как кинетических фазовых переходов следует особенно подчеркнуть новое

качество, которое вносит температурный гистерезис в понимание процессов температурной адаптации. Действительно, при повышении температуры происходит скачкообразное увеличение скорости ФР в точке  $T_0^I$  (фермент становится «быстрым» — резко возрастает число его оборотов). При охлаждении в обратном направлении фермент сохраняет свою «быстроту» при прохождении точки  $T_0^I$  вплоть до точки  $T_0^II$ , после которой он скачкообразно переходит в «медленное» состояние. Таким образом, участок температур  $T_0^II$  —  $T_0^I$  есть участок устойчивости «быстрого» фермента к понижению температуры.

Для экзотермных организмов, у которых ключевые ферменты, определяющие их метаболизм, должны быть устойчивы к изменяющейся температуре, свойство гистерезиса проявляется в «морозоустойчивости», т. е. сохранении активности фермента с понижением температуры.

Видимо, чем более морозоустойчиво растение, тем шире участок температур  $T_0^I$  —  $T_0^II$ , на котором у него сохраняется «быстрота» фермента, а следовательно, мала энергия активации ФР и мало эффективное значение коэффициента  $Q_{10}$  (в полном качественном соответствии с таблицей).

В точках аррениусовских анаморфоз происходит включение либо выключение ведущих ферментных систем организма (эффект «температурного ключа») и тем самым реализуется канал ввода информации для температурной адаптации экзотермного организма.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.: изд. ВИЭМ, 1935.
2. Благовецкий А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1966.
3. Блюменфельд Л. А. Проблемы биологической физики. М.: Наука, 1977.
4. Кобозев Н. И. — ЖФХ, 1960, 34, с. 1443.
5. Коварский В. А. Многоквантовые переходы. Кишинев: Штиинца, 1974.
6. Конев С. В., Аксентев С. Л., Черницкий Е. А. Кооперативные переходы белков в клетке. Минск: Наука и техника, 1970.
7. Панин Л. Е. Энергетические аспекты адаптации. Л.: Медицина, 1978.
8. Перельман Н. Ф., Коварский В. А., Авербух И. Ш. — ЖЭТФ, 1980, 79, № 1, с. 22—32.
9. Семихатова О. А. и др. — В кн.: Клетка и температура среды. М., 1964.
10. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации / Пер. с англ. М.: Мир, 1977.
11. Хургин Ю. И., Чернавский Д. С., Шноль С. Э. — Молек. биол., 1967, 1, с. 419.
12. Averbukh I. Sh., Kovarskii V. A., Perelman N. F. — Phys. Lett., 1979, 74A, N 1—2, p. 36.
13. Anderson W. P., Reilly E. I. — Exp. Botan., 1968, 19, p. 648.
14. Bakkeren I. M., Bouling S. L. — Biochim. Biophys. Acta, 1968, 150, p. 460.
15. Kozlowski T. T. — Plant. Physiol., 1943, 18, p. 252.
16. Kovarskii V. A., Chaikovskii I. A., Popov E. A. — Int. J. Quant. Chem., 1980, 27, p. 273.
17. Ng H., Cartner T. K. — J. Bacteriology, 1963, 85, p. 245.
18. Wilson C. B. — In: Cell Division and the Mitotic Cycle. N. Y., 1966.

Поступила 25.VII 1980

## ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

В. С. ШВАРЦ

### АДАПТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ АППАРАТА ТРАНСЛЯЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

Биологические процессы, от которых зависит адаптация и, в конечном счете, продукция сельскохозяйственных растений, протекают на всех уровнях биологической организации. Однако изучение крайних уровней — биоценотического и молекулярного — особенно важно. Биоценотический и популяционный уровни дают наглядную картину того, что мы имеем в хозяйственном смысле, и позволяют ставить практические задачи. С другой стороны, многие воздействия, применяемые для повышения продуктивности сельскохозяйственных растений (манипуляция с температурой, со световым, минеральным, водным питанием, генетико-селекционные операции, ряд агротехнических приемов и т. д.), в первую очередь сказываются на молекулярном уровне и уже опосредованно — на более высоких уровнях биологической организации. (Часто кажется, что мы воздействуем на популяцию или организм, орган, ткань, клетку, — на самом деле мы воздействуем на те или иные молекулы или оптимизируем условия воздействия на них. Понимание этого простого факта и постоянный его учет характерны для молекулярно-биологического мышления.) Изучение адаптивных процессов на крайних уровнях биологической организации дает наиболее репрезентативную информацию: крайние уровни в отличие от промежуточных связаны прямыми причинно-следственными связями с однозначно определяемыми и интерпретируемыми параметрами, стоящими вне собственно жизни, на входе и выходе «почти черного ящика» — биосистемы.

Проблема адаптации на молекулярном уровне мало разработана. Однако ряд твердо установленных экспериментальных фактов и плодотворных концепций в этой области уже имеется. В первую очередь следует упомянуть сформулированный Александровым принцип семи-стабильности (семилабильности) биологических макромолекул: для нормального функционирования белков и нуклеиновых кислот их молекулы должны обладать определенным уровнем конформационной гибкости, они должны быть не слишком жесткими и не слишком лабильными [1]. Этот принцип, на наш взгляд, относится к наиболее фундаментальным принципам биологии: он не только универсален для всех биомолекул, причем всех организмов, — его следствия могут быть легко прослежены на более высоких уровнях биологической организации. Большое эвристическое значение этого принципа будет проиллюстрировано некоторыми соображениями, высказанными ниже.

Конечной целью изучения молекулярных механизмов адаптации является повышение адаптивного потенциала организма путем манипуляций с определенными, точно известными, молекулярными мишенями, определяющими норму реакции и ее диапазон. Большое число

работ посвящено влиянию тех или иных условий на экспрессию отдельных генов и на активность различных ферментов. Хотя полезность этих работ не вызывает сомнений, все же в каждом отдельном случае мы имеем дело с частной адаптивной реакцией. Поэтому нам представляется необходимым сосредоточить усилия на исследованиях тех молекулярных процессов и механизмов, которые определяют стратегию витуриклеточных событий, способны вызвать генерализованную неспецифическую адаптивную реакцию.

Одной из самых важных молекулярных мишеней такого рода является аппарат трансляции генетической информации, в частности рибосома. Она стоит в центре между генотипом и фенотипом. Прежде чем генетическая информация реализуется на уровне фенотипа и даже на уровне метаболизма, она реализуется на уровне рибосом в процессе трансляции. Рибосома оказывается в фокусе всех клеточных событий по следующим причинам. Во-первых, рибосома связывает всю генетику клетки со всей ее биохимией в силу присущей рибосоме функции — производству на основе генетической программы рабочих инструментов биохимических процессов: ферментов и структурных белков. Во-вторых, в то время, как изменение в каком-либо гене или звене метаболизма может иметь локальное значение, мало затрагивая другие гены и метаболические звенья, изменения в рибосомах обязательно и самым непосредственным образом сказываются на всех витуриклеточных процессах, так как эти изменения затрагивают скорость синтеза и функциональную активность всех без исключения белков, которые являются ферментами, регуляторами и важнейшими элементами всех субклеточных структур.

Участие аппарата трансляции в адаптивных реакциях убедительно продемонстрировано в последние годы. Было, в частности, показано, что в каждой ткани концентрации тРНК той или иной аминокислотной специфичности адаптированы к частоте встречаемости тех или иных кодонов в специфической для этой ткани мРНК, т. е. к аминокислотному составу синтезируемых в этой ткани белков [5]. Более того, оказалось, что концентрации изоакцепторных тРНК адаптированы к частоте встречаемости соответствующих синонимических кодонов [12]. Хотя здесь идет речь об адаптациях к витуриклеточным факторам, т. е. о взаимной подогнанности различных молекулярных систем, эти работы демонстрируют большую гибкость аппарата трансляции и дают основания предполагать, что такую же гибкость этот аппарат может проявить и в ответ на внешние воздействия.

Известна способность рибосом и тРНК в условиях аминокислотного голодания регулировать обмен с целью противодействия неблагоприятным условиям. При этом наблюдаются многочисленные метаболические ответы, вызванные плейотропным регуляторным действием гуанозинтетра- и пентафосфатов, синтезируемых рибосомой в том случае, когда ее А-сайт оккупирован неаминоацилированной тРНК [11]. Эта мощная малоспецифичная регуляторная система убедительно демонстрирует большой адаптивный потенциал аппарата трансляции. Важно отметить также значение для выживаемости организмов генетической или фенотипической супрессии, при которых летальная мутация, вызванная нуклеотидной заменой в локусе гена, соответствующем функциональному центру фермента, компенсируется другой мутацией, например в гене тРНК или в гене рибосомного белка, благодаря чему трансляция исправляет ошибку репликации.

Многочисленным аспектам регуляции на уровне трансляции посвящен ряд обзоров (например, [15]), поэтому мы остановимся

здесь лишь на некоторых новых подходах, мало освещенных в литературе.

Значительные, на наш взгляд, адаптивные возможности аппарата трансляции заложены в гибкости двух основных параметров работы рибосомы: скорости и точности трансляции. Адаптация на уровне рибосомы по этим двум параметрам становится предметом исследования лишь в последние годы.

Скорость синтеза белка долгое время считалась зависимой только от диффузионной и концентрационной характеристик компонентов аппарата трансляции, удельная же скорость трансляции (т. е. способность рибосомы перерабатывать поступающий в нее материал) считалась постоянной [3]. Анализ ряда экспериментальных фактов и, главным образом, анализ функционирования модельных бесклеточных белоксинтезирующих систем привел нас к выводу о существовании *in vivo* различных режимов работы рибосом в зависимости от окружающих условий и о принципиальной возможности регулировать удельную скорость трансляции [4, 7]. Было экспериментально показано, что рибосомы, выделенные из клеточных культур, взятых на разных фазах или взятых на одной и той же фазе, но при различных условиях питания, транслируют в бесклеточных белоксинтезирующих системах с различной скоростью, сохраняя в себе какие-то совершившиеся *in situ* адаптивные перестройки [10, 13, 16]. Подобные результаты были получены и в опытах *in vivo* [14]. Определенный режим работы рибосом, его подстройка к изменяющимся внешним условиям может, по-видимому, достигаться различными способами, в том числе на уровне регуляции полниминами или же на уровне регуляции отношения альтернативных рибосомных белков L7/L12 [16]. Есть также указания на то, что удельная скорость трансляции зависит от аллельного состояния генов отдельных рибосомных компонентов. Таким образом, на уровне рибосомы может осуществляться как модификационная, так и генотипическая адаптация.

Значение регуляции скорости трансляции для адаптации очевидно: при благоприятных условиях увеличение скорости трансляции должно привести к ускорению роста и развития, к накоплению белковых веществ в более сжатые сроки и (или) в больших количествах; при неблагоприятных условиях уменьшение скорости трансляции сохранит материальные и энергетические ресурсы клеток для лимитирующих жизнь процессов, способствуя лучшей выживаемости организма.

Другой важный параметр трансляции — точность (или ее обратная сторона — неоднозначность) — также должен стать объектом пристального изучения при разработке фундаментальных основ адапциогенеза. Интересные соображения о значении неоднозначности матричных процессов на всех уровнях передачи генетической информации для повышения адаптационных возможностей организма высказаны Инге-Вечтомовым и др. [2].

Возможно, что различия в адаптивном потенциале высших и низших организмов в значительной степени обусловлены различиями в точности трансляции. Эукариоты (в том числе и высшие растения) в процессе эволюции выработали механизмы гомеостаза — стабилизации некоторых внутренних условий и реакций организма в ответ на изменение внешних условий. В конечном итоге гомеостаз, по-видимому, строится на высокой точности, помехоустойчивости матричных процессов. Если внешнее воздействие слишком сильное, механизм гомеостаза ломается и организм заболевает или даже погибает. Низшие

же организмы (например, бактерии) значительно менее гомеостазированы и обладают более широким диапазоном реакций, т. е. более высоким адаптивным потенциалом. Так, считается, что у эукариот частота ошибок трансляции составляет примерно  $3 \cdot 10^{-4}$ , в то время как прокариоты способны жить даже в таких экстремальных внешних условиях, когда 90% белковых молекул синтезированы ошибочно.

При относительно высокой, хотя, конечно, не летальной, частоте ошибок трансляции пул какого-либо фермента представляет собой популяцию молекул, близких по строению, но отличающихся по отдельным аминокислотным заменам в случайных местах полипептидной цепи. Получается что-то вроде чрезвычайно широкого изозимного спектра. Поэтому при экстремальных внешних воздействиях среди молекул этого фермента с достаточной вероятностью могут оказаться такие «дефектные» молекулы, оптимум действия которых лежит не в нормальных физиологических, а именно в этих экстремальных условиях. Отсюда видно, что уменьшение точности трансляции — одно из важных условий, определяющих широкий диапазон реакций организма и, соответственно, высокий адаптивный потенциал.

По-видимому, эукариотическая, помехоустойчивая при малых возмущениях, но выключающаяся в экстремальных условиях, 80S рибосома — один из важных механизмов гомеостаза. Гомеостаз необходим эукариотическому организму для достижения его жизненных целей, но отсюда совершенно не следует, что та же степень гомеостаза полезна человеку как потребителю, чьи цели расходятся с жизненными целями потребляемых им организмов. Поэтому имеет смысл расшатать устойчивость эукариотического трансляционного аппарата, приблизив в какой-то степени 80S рибосому растений к 70S рибосоме бактерий, не такой точной (человеку-потребителю совершенно не важно, насколько точно соблюдена генетическая информация в первичной структуре пищевого или кормового белка), но продолжающей справляться со своими обязанностями в экстремальных условиях.

Можно, по-видимому, утверждать, что точность трансляции должна быть не максимальной, а оптимальной, обеспечивающей, с одной стороны, достаточно строгое выполнение генетической программы (следовательно, достаточную устойчивость в экстремальных условиях), а с другой стороны, достаточно нестрогое ее выполнение (следовательно, достаточную гибкость при экстремальных условиях). Легко видеть, что это утверждение не только формально, но и, по существу, близко к упомянутому выше принципу семистабильности биологических макромолекул Александрова, хотя в одном случае речь идет о жестко-гибкой структуре, а в другом — о жестко-гибком процессе.

Совершенно ясно, что для сознательного и эффективного управления адаптивно важными параметрами работы трансляционного аппарата — скоростью и точностью трансляции — необходимо провести большой объем целенаправленных исследований. В первую очередь необходимо разобраться в механизмах функционирования рибосом, формирующих эти два параметра (три модели этих механизмов, разработанные в нашей лаборатории, описаны в [6, 8, 9]). Нужно продолжать накапливать экспериментальный материал о способности рибосом адаптироваться к окружающей среде, разработать адекватные методы тестирования скорости и точности работы рибосом, отработать операции с генами трансляционного аппарата, ответственными за его адаптивный потенциал.

Проведение этих работ в значительной мере подготовлено широким фронтом исследования рибосом: завершается определение струк-

туры рибосомных белков и рибосомных РНК; много и успешно работают над топографией рибосомы, уже есть некоторые данные об участии отдельных компонентов аппарата трансляции и определенных рибосомных белков в обеспечении уровня помехоустойчивости или, наоборот, приспособляемости; многое уже известно о структуре блоков рибосомных генов, о частоте их повторов, разрабатывается техника выделения этих блоков и отдельных генов и техника переноса их в другие организмы. Короче говоря, исследования, которые могут быть полезны для понимания молекулярных механизмов адаптации на уровне трансляции и для их практического применения, ведутся очень интенсивно. Однако получаемую информацию необходимо скрепить «цементом» специально поставленных экспериментов, чтобы она «работала» на проблему адаптации. В итоге можно ожидать, что использование адаптивного потенциала аппарата трансляции будет способствовать повышению общего адаптивного потенциала растений и их сообществ.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975.
2. Инге-Вечтомов С. Г., Кожин С. А., Симаров В. В. и др. Неоднозначность действия гена. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 4. Л.: изд. ЛГУ, 1971, с. 13—36.
3. Коротяев А. И., Фукинский Л. Я., Положинцев В. И. Универсальная постоянная белоксинтезирующей системы *E. coli*. — Микробиология, 1972, 41. № 4, с. 607—612.
4. Лысков В. Н., Шварц В. С. Регуляция режима работы рибосом. — В кн.: Респ. конф. «Интенсификация ведения отраслей сельского хозяйства». Кишинев, 1974, с. 7—8.
5. Мацука Г. Х., Ельская А. В., Коваленко М. И. и др. Транспортные рибонуклеиновые кислоты. Киев: Наукова думка, 1976.
6. Шварц В. С., Лысков В. Н. Физические механизмы «рибосомного сита». — ДАН СССР, 1974, 217, № 6, с. 1446—1448.
7. Шварц В. С., Лысков В. Н. Ошибки кодирования. Возможные механизмы, биологическая роль и прикладное значение. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 7. Л.: изд. ЛГУ, 1976, с. 34—44.
8. Шварц В. С., Лысков В. Н. Роль D- и T-петель тРНК, 5S и 23S рРНК в связывании тРНК с рибосомой и в рибосомной транслокации. — Изв. АН МССР: Сер. биол. и хим. наук, 1981, № 1, с. 82—84.
9. Шварц В. С., Митин В. А., Фролова Н. М., Лысков В. Н. Роль информационной РНК и Tu-фактора в рибосомной транслокации. Изв. АН МССР: Сер. биол. и хим. наук, 1979, № 2, с. 80—81.
10. Шварц В. С., Музыка М. И., Кибенко Т. Я. Скорость трансляции генетической информации при различных условиях питания. — Изв. АН МССР: Сер. биол. и хим. наук, 1979, № 3, с. 33—37.
11. Bridger W., Paranchych W. Guanosine Tetraphosphate: Coordinator of Metabolic Response to Nitrogen Starvation in Enterobacteria. — Trends Biochem. Sci., 1979, 4, N 8, p. 176—179.
12. Chavancy G., Chevalier A., Fournier A. a. o. Adaptation of Iso-tRNA Concentration to mRNA in the Eucariote Cell. — Biochimie, 1979, 61, N 1, p. 71—78.
13. Igarashi K., Hare R., Watanabe J. a. o. Polyamine and Magnesium Contents and Polypeptide Synthesis as Function of Cell Growth. — Biochem. and Biophys. Res. Commun., 1975, 64, N 3, p. 897—904.
14. Joung R., Bremer R. Polypeptide-chain-elongation Rate in *E. coli* B/r as a Function of Growth Rate. — J. Biochem., 1976, 160, N 2, p. 185—194.
15. Ochoa S. Regulation of Protein Synthesis. — Eur. J. Cell Biol., 1979, 19, N 2, p. 95—101.
16. Ramagopal S., Subramanian A. R. Alteration in the Acetylation Level of Ribosomal Protein L12 During Growth Cycle of *E. coli*. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1974, 71, p. 2136—2140.

Поступила 25.VII 1980

Н. И. БАЛАШОВА

## ИММУНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ В СВЯЗИ С СЕЛЕКЦИЕЙ УСТОЙЧИВЫХ СОРТОВ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Создание и внедрение в производство устойчивых сортов сельскохозяйственных растений является в настоящее время одним из радикальных средств защиты от патогенов и загрязнения биосферы пестицидами. Но при реализации этого пути в условиях крупномасштабной концентрации современного сельскохозяйственного производства возникает ряд проблем. Одна из главных — генетическая однородность возделываемых сортов и гибридов. Еще в 1959 г. Стэкман и Харрар писали: «Больше всего нуждаются в защите от болезней искусственно возделываемые растения. Плотность населения в несколько сот человек на 1 км<sup>2</sup> считается достаточно большой, чтобы возникла необходимость уделять серьезное внимание проблемам общественного здравоохранения. Между тем на 1 га земли может находиться около 25 млн. отдельных растений пшеницы, более сходных между собой, чем представители одной группы людей» [27].

В современных условиях на полях пшеницы, подсолнечника, да и многих других культур сконцентрированы десятки и сотни миллионов генетически однородных особей. Такие «растительные города и целые государства» являются идеальной средой для возбудителей, обеспечивая им возможность массового поражения растений и целенаправленного отбора в популяциях, формирования новых, более вирулентных, а с увеличением чистоты сорта и занятой им площади и более агрессивных рас. При благоприятных внешних условиях для развития возбудителей это приводит к периодическим катастрофам, эпифитотиям и панфитотиям болезней. Полезная жизнь новых, устойчивых к болезням сортов растений нередко ограничивается пятью годами, хотя они являются результатом длительной селекционной работы, занимающей от 8 до 20 лет.

Как известно, первый этап селекции устойчивых сортов — улучшение местных популяций культурных растений путем отбора на инфекционном фоне и межсортных скрещиваний. Этот тип селекции приводил к накоплению малых генов, контролирующих полевою или, как впоследствии было показано Планком [23], горизонтальную устойчивость, действующую против всех рас. Она понижает скорость инфекции, так как растение-хозяин сопротивляется образованию поражений, вызываемых спорами, и гриб образует меньшее число спорангиев, затрачивая на это больше времени [23, с. 179].

В 20—30-е гг. нашего столетия начался новый этап в селекции устойчивых сортов культурных растений. В качестве источников устойчивости широко используются дикие виды и на их основе создаются сорта с высокой устойчивостью к болезням, которая контролируется моно- или олигогенно и, согласно терминологии Планка [23], называется вертикальной устойчивостью. «Если к одним расам патогена сорт более устойчив, чем к другим, устойчивость называется вертикальной, или перпендикулярной» [24, с. 21]. Естественно, что селекционеры предпочитали ярко выраженную устойчивость, так как она давала им возможность быстро и эффективно получить нужные результаты. Но, как оказалось, создание сортов с моно- или олигогенной вертикальной устойчивостью в изменившихся условиях возделыв-

вания и в связи с генетической однородностью растений не только не ликвидировало эпифитотии, но способствовало интенсивному давлению отбора на штаммы патогенов и виды, вызывало массовое поражение новых сортов ранее неопасными болезнями и вредителями.

После многих неудач в селекции растений с вертикальной устойчивостью внимание исследователей вновь стала привлекать горизонтальная, не распецифическая, общая устойчивость. Но создание сортов, длительно, по горизонтальному типу, сохраняющих устойчивость не снимает проблемы генетической однородности сортов.

Планк [24] выступил в защиту использования вертикальной устойчивости, которая во многих случаях является стабильной и не способствует процессу расообразования. Этот исследователь успешно разрабатывает стратегию селекции на вертикальную устойчивость. Он предлагает, во-первых, соединять в одном сорте моно- и полигенную (горизонтальную) устойчивость, а во-вторых, — передавать гены вертикальной устойчивости тем сортам или их группам, на которых обычно эпифитотия заканчивается. Для того чтобы предоставить возможность стабилизирующему отбору «обуздать» паразита, предлагается также время от времени исключать генотипы с вертикальной устойчивостью из оборота, например, высевать их раз в четыре года.

Другой путь — увеличение генетической изменчивости в популяции хозяина за счет создания многолинейных и гибридных сортов. Известный мексиканский селекционер Н. Борлауг считает, что настоящее время — эра многолинейных сортов, а будущее принадлежит конвергентным сортам. В этом направлении им были достигнуты положительные результаты (цит. по [16]). В последние годы предлагается также создавать мозаику генотипов растений, т. е. обеспечивать мозаичное расположение сортов на определенной территории.

Работы Планка правильно отражают сложившееся положение с вертикальным и горизонтальными типами устойчивости, указывают пути их сохранения; но он не останавливается на трех существенно важных моментах: 1) корреляциях в устойчивости к различным патогенам; 2) устойчивости в связи с возрастом растений (его индивидуальным развитием); 3) устойчивости в связи с внешней средой (хозяин-паразит-среда рассматривается только как равносторонний треугольник). Кроме того, в вопросе потери устойчивости сортами большое внимание уделяется изменчивости возбудителя и сравнительно малое — выявлению закономерностей изменчивости самого растения-хозяина. Но изменчивость специализированных форм паразита, по нашему мнению, нельзя рассматривать изолированно от изменчивости субстрата, на котором развивается возбудитель, т. е. от изменчивости растения-хозяина как в онтогенезе, так и в новых условиях возделывания.

Мы считаем важным отметить, что подход к селекции устойчивых к патогенам сортов мало изменился за последние 30—40 лет, хотя условия возделывания их изменились весьма существенно. Так, современные промышленные технологии возделывания характерны не только для полеводства, но и для овощеводства, плодоводства. В условиях интенсификации и концентрации производства необходим новый подход к созданию сортов и обеспечению стабильного урожая. В этой связи большое значение приобретает создание генетического разнообразия доноров устойчивости. Поэтому следует учитывать указания Вавилова [6—8] об изучении всего генофонда рода как системы, что дает возможность получения синтезированных научных знаний, вскрывающих потенциал рода и позволяющих увидеть систему устойчивых

видов, крайние варианты, амплитуду изменчивости. Системный подход к созданию исходного материала позволяет выделить геноисточники с комплексной устойчивостью к группе болезней и вредителей, увидеть отрицательные корреляции в устойчивости к различным болезням и, соответственно, скоординировать селекционную программу с учетом будущей экономики сорта.

Значительное внимание должно уделяться и изучению закономерностей изменчивости в устойчивости к патогенам. Нами [3, 18] на примере взаимоотношений томатов и *Ph. infestans* у диких видов и полукультурных разновидностей было установлено, что амплитуда изменчивости специфична для каждого вида, разновидности, индивидуума, органа растения. Более широкая амплитуда генотипической и фенотипической изменчивости в онтогенезе характерна для растений, видов, форм, сортов с горизонтальной устойчивостью к фитофторозу. Очевидно, необходимая степень гетерогенности популяции должна планироваться во вновь селективируемых сортах и учитываться при их районировании. При широком использовании высокоустойчивых сортов с малой амплитудой фенотипической изменчивости, как во времени (различные типы культивирования), так и в пространстве (различные географические районы страны), мы создаем условия для интенсивного расообразовательного процесса у патогенов.

В связи с горизонтальной устойчивостью имеет значение и еще один важный вопрос: устойчивость растений к неблагоприятным условиям внешней среды. Известно, что степень поражения болезнями усугубляется состоянием самого поражаемого растения, степенью его устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды.

Нами [1,2] отмечено, что перепады температур во время плодообразования у томатов, перепады влажности при возделывании овощного гороха способствуют интенсивному поражению вертициллезом, фузариозом, альтернариозом на этих культурах. Жученко полагает, «что горизонтальную устойчивость растений к поражению патогенами следует рассматривать с учетом особенностей адаптивных реакций, в основе которых лежат эволюционно сложившиеся блоки коадаптированных генов и коадаптированные блоки генов адаптации, обеспечивающие кумулятивный эффект действия генетической системы растений хозяина. Такой подход неизбежно приводит к выводу о том, что горизонтальная устойчивость растений, особенно к факультативным паразитам и фитопатогенным сапрофитам, генетически и функционально связана с их общей адаптивностью. При горизонтальной устойчивости (рассматриваемой нами в качестве составной части общей адаптивности растений) генетической изменчивости патогена, основанной преимущественно на появлении мутантных форм, как бы противопоставляется целый комплекс адаптивных реакций растения-хозяина, обусловленных модификационной и генотипической изменчивостью. Поэтому селекция, направленная на повышение общей адаптивности культурных генов, в силу эволюционной сопряженности признаков устойчивости растений к факторам внешней среды и поражению патогенами, будет способствовать повышению горизонтальной устойчивости сортов» [17, с. 420].

Так, ранее нами, так же, как и другими исследователями, было отмечено, что интенсивность солнечной инсоляции определяет степень поражаемости томата мозаикой. Формы, устойчивые к пониженной освещенности, как правило, более устойчивы к мозаике. Об устойчивости к пониженной освещенности у растений томата мы судили по завязываемости плодов в условиях дефицита света. Испытание их на



инфекционном фоне показало, что они толерантны к ВТМ и смеси ВТМ+ХВК. В своих селекционных программах мы использовали эти линии как компоненты для скрещиваний с линиями, содержащими гены  $Tm-1$ ,  $Tm-2^2$ . Мы получаем в данном случае лучшие комбинации, устойчивые к мозаике и некрозообразованию. Продолжение этой программы исследований включает использование диких видов как источников адаптивности и горизонтальной устойчивости.

Известно, что с помощью беккроссов от диких видов возможна передача отдельных генов или хромосомных сегментов, контролирующей вертикальную устойчивость растений к болезням. Но для передачи блоков коадаптированных генов, определяющих общую и специфическую адаптивность, в том числе и горизонтальную устойчивость, необходимы новые, более эффективные методы. В настоящее время для практического решения задачи наметились пути использования в этом направлении индуцирования рекомбинационного процесса.

Жученко отмечает, что «заслуживает внимания сочетание методов гибридизации, в том числе отдаленной, с использованием мутагенных факторов. Получены многочисленные данные, указывающие на принципиальную возможность экзогенного индуцирования, в том числе увеличения частоты и спектра рекомбинатов по сцепленным признакам, а также нарушения независимости расщепления негомоллогических хромосом (квазисцепления) как в сторону увеличения, так и уменьшения частоты рекомбинаций. В результате использования индуцирующих факторов оказывается возможным нарушить характер расщепления по моногенным признакам, увеличить частоту кроссинговера между тесно сцепленными признаками, изменить средние значения количественных признаков, увеличив или уменьшив их дисперсию за счет получения новых трансгрессивных сочетаний хозяйственно-ценных признаков. Индуцирование рекомбинаций может быть достигнуто при обработке репродуктивных органов на стадии мейоза у гибридов  $F_1$ , обработки компонентов скрещивания, а также гибридных семян» [17, с. 327].

Мы полагаем, что использование методов индуцирования рекомбинаций позволит создать линии, сочетающие горизонтальную и вертикальную устойчивость в одном генотипе и получить формы с комплексной устойчивостью к болезням и неблагоприятным факторам внешней среды.

Следует также заметить, что при решении конкретных селекционных задач каждая система хозяин—паразит представляет особый случай и должна рассматриваться в связи с имеющимися источниками устойчивости, предполагаемой эконишей возделывания сорта, лимитирующими факторами внешней среды.

Как известно, важным вопросом иммунитета остается выявление биохимической природы устойчивости к болезням. Существуют различные представления о биохимических основах устойчивости растений к патогенам. Ряд исследователей связывает устойчивость с содержанием в тканях растений токсичных для возбудителей веществ: фенолов, пигментов, алкалоидов, эфирных масел и др. Согласно другой концепции, основные факторы, определяющие устойчивость, возникают в процессе взаимодействия растения и патогена, причем ведущая роль отводится белковому субстрату клетки или веществам типа фитоалексинов. Эти и другие исследования обобщены в монографиях, обзорах, где показано также, что на пути инфекции возникают различные механические барьеры, при заражении активизируется у устойчивых видов система энергоснабжения клетки,

ингибируются ферменты паразита и ослабляется действие его токсических продуктов и т. д. [6, 7, 9—15, 21, 22, 25, 26, 28, 29, 31—37].

Известны различные точки зрения и на природу действия генов, контролирующей устойчивость. Предполагается, что синтезируются различные продукты, токсичные для тех или иных рас паразита [16]. Рубин [25] подчеркивает, что «не отдельные химические соединения, а процессы, в которые вовлечены все центры метаболической активности клеток хозяина и возбудителя — таковы основы, на которых зиждется иммунитет у растений».

Высказаны и другие гипотезы для разрешения проблемы устойчивости к болезням [20, 38, 39, 42]. Несмотря на достигнутые успехи в этой области, верным остается замечание Уокера [30], что «гораздо легче синтезировать устойчивые формы культурных растений, чем установить причину их устойчивости». Им же отмечено, что, за редким исключением, морфологические различия между устойчивыми и восприимчивыми формами не имеют большого значения. Как правило, возбудитель заболевания проникает в организм устойчивого и восприимчивого хозяина одинаковым путем. Реакция на заражение наблюдается уже после проникновения возбудителя в организм хозяина. При совместимой комбинации паразит находит благоприятные условия для своего роста и развития в клетках растений, а при несовместимой — клетки растения некротизируются.

Эта реакция, широко известная как реакция сверхчувствительности, характерна для вертикальной устойчивости. Ее физиологические основы раскрыты в ряде работ [22, 40, 41, 43]. Но биохимическая природа горизонтальной устойчивости до сих пор остается недостаточно изученной. Исследуя стероидный гликоалкалоид  $\alpha$ -томатин в связи с селекцией томата на горизонтальную устойчивость к фитофторозу, мы пришли к выводу, что явление резистентности обуславливается общностью и взаимодействием регуляторов роста высших и паразитирующих на них низших организмов [3—5, 19].

Предполагаем, что действие общего регулятора роста и развития на генном уровне может идти по пути функционального аллелизма, а дальнейшие исследования в этом направлении дадут возможность регуляции генной активности и тем самым повышения степени управляемости процессом устойчивости растений к болезням и вредителям.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Балашов Т. Н., Балашова Н. Н., Вэдэнеску С. Н. Агротехнические мероприятия в борьбе с фузариозом овощного гороха. — В кн.: Защита овощных культур от болезней и сорняков. Кишинев: Штиница, 1978, с. 107—115.
2. Балашова Н. Н. Болезни томатов и роль некоторых из них в явлении преждевременного усыхания листьев растений. — В кн.: Защита овощных растений, т. XII, вып. 3. Кишинев: Штиница, 1972, с. 110—118.
3. Балашова Н. Н. Фитофтороустойчивость рода *Lycopersicon* Fourq. и методы использования ее в селекции томата. Кишинев: Штиница, 1979, с. 1—167.
4. Балашова Н. Н., Жученко А. А., Андрищенко В. К. Взаимодействие гормонов высших и низших организмов как фактор иммунитета растений. — В кн.: Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л., 1975, с. 496.
5. Балашова Н. Н., Жученко А. А., Андрищенко В. К. и др. Стероидный гликоалкалоид  $\alpha$ -томатин как возможный ингибитор возбудителей болезней и вредителей томатов. Кишинев: Штиница, 1976, с. 1—36.
6. Вавилов Н. И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. — Изв. Петровской с.-х. акад., 1919, № 1—4, с. 1—174.
7. Вавилов Н. И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. — В кн.: Теоретические основы селекции, т. I. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, с. 1—100.
8. Вавилов Н. И. Селекция как наука. Избр. произв., т. I. Л.: Наука, 1967, с. 328—342.

9. Вердеревский Д. Д. Иммуитет растений к паразитарным заболеваниям. М.: Сельхозиздат, 1959.
10. Вердеревский Д. Д. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. Кишинев: Карта Молдовеняскэ, 1968, с. 1—215.
11. Дунин М. С. Иммуногенез и его практическое использование. Рига: Латгосиздат, 1946, с. 1—150.
12. Дунин М. С. Основные направления и результаты изучения иммунитета растений в Тимпирязевской академии. — Изв. ТСХА, 1955, № 3, с. 159—160.
13. Дунин М. С. Современное состояние, новые возможности и задачи серодиагностики в фитопатологии и растениеводстве. — Докл. ТСХА, 1964, 107, № 5, с. 5—26.
14. Дунин М. С. Общие факторы и закономерности иммуногенеза и их применение в растениеводстве. — В кн.: Итоги работы IV Всесоюз. совещ. по иммунитету с.-х. растений. Кишинев: изд. РИО, АН МССР, 1966, с. 3—13.
15. Дунин М. С. Иммунологические соотношения глобулинов растений и их патогенов. — Изв. ТСХА, 1967, № 2, с. 135—145.
16. Дьяков Ю. Т. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. — В кн.: Генетические основы селекции растений. М.: Наука, 1971, с. 313—342.
17. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980.
18. Жученко А. А., Андрищенко В. К., Балашова Н. Н. и др. Комплексная оценка генофонда рода *Lycopersicon* Fourg. в условиях орошаемого земледелия Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1973.
19. Жученко А. А., Балашова Н. Н., Андрищенко В. К. О роли гликоалкалоида  $\alpha$ -томатина в устойчивости томатов к болезням и вредителям. — С.-х. биол., 1975, № 3, с. 451—453.
20. Метлицкий Л. В. Фитоиммуитет. Молекулярные механизмы. М.: Наука, 1976, с. 1—36.
21. Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л. Фитоиммуитет. М.: Наука, 1968, с. 1—91.
22. Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л. Фитоалексины. М.: Наука, 1973, с. 1—174.
23. Планк Я. Е. Болезни растений. Эпифитотии и борьба с ними. М.: Колос, 1966, с. 1—349.
24. Планк Я. Е. Устойчивость растений к болезням. М.: Колос, 1972, с. 1—253.
25. Рубин Б. А. Физиолого-биохимические основы иммунитета растений. — Вест. с.-х. науки, 1971, № 9, с. 46—57.
26. Сухоруков К. Т. Физиология иммунитета растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952.
27. Стэкман Э., Харрар Дж. Основы патологии растений. М.: ИЛ, 1959.
28. Токин Б. П. Бактерициды растительного происхождения. Фитонциды. М.: Медгиз, 1942.
29. Токин Б. П. Фитонциды. — В кн.: Летучие биологически активные соединения биогенного происхождения. М.: Изд-во МГУ, 1971.
30. Уокер Д. К. Успехи и проблемы защиты от болезней растений при помощи их устойчивости. — В кн.: Проблемы и достижения фитопатологии. М.: ИЛ, 1962, с. 26—37.
31. Федотова Т. И. Серологический метод определения сортоустойчивости хлопчатника к заболеваниям. — Защита растений, 1935, № 5, с. 11—32.
32. Федотова Т. И. Серологический метод определения сортоустойчивости растений к заболеваниям. — Защита растений, 1938, № 16.
33. Федотова Т. И. Иммунологические свойства белков у пшеницы различных видов и сортов в связи с поражаемостью их ржавчиной *Puccinia triticina* Erikss.— Вестн. защиты растений, 1940, № 4, с. 123.
34. Федотова Т. И. Иммунологические свойства белков как показатель устойчивости растений к заболеваниям: Автореф. докт. дис. Л., 1946.
35. Федотова Т. И., Громова Б. Б. Изучение иммунологических свойств белка растений. — В кн.: Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по иммунитету с.-х. растений. Кишинев: Изд-во ЦК КПМ, 1965, с. 84—87.
36. Федотова Т. И., Громова Б. Б. Использование метода преципитации в геле для изучения иммунологических свойств белков растений. — Тр. Всесоюз. научно-исслед. ин-та защиты растений, 1966, вып. 26, Л., с. 207—210.
37. Федотова Т. И., Громова Б. Б. Иммунологическая характеристика возбудителя вертициллезного увядания хлопчатника. — Микол. и фитопатол., 1967, № 3, с. 249—252.
38. Fayret E. A. Efecto de posición inducido en trigo paralarreacion a las rouas.— In.: Induced Mutation Plants. Vienna, 1969.
39. Hadwiger C. A., Schwachau M. E. Host Resistance Responses and Induction Hypothesis. — Phytopathology, 1969, 59, N 2, p. 223.
40. Mayer G. Zellphysiologische und anatomische Untersuchungen über die Reaction der Kartoffelknolle auf den Angriff der *Phytophthora infestans* bei Sorten verschiede-

- ner Resistenz. — G., Arb. aus d. Biol. Reichanst., f. Landwirt. und. F., 1940, 23, N 1, p. 97—132.
41. Sacuma T., Tomijama K. — Ann. Phytopathol. Soc. Japan, 1967, 33, N 1, p. 48—50.
42. Stahmann M. A., Woobury W., Lowrekovich L., Macko V. The Role of Enzymes in the Regulation of Disease Resistance and Host-Pathogen Specificity. Biochemical Regulation in Diseased Plants of Injury.— Phytopathology Soc. Japan, 1968, p. 263.
43. Tomijama K., Ishazaka N. Phenol Metabolism in Relation to Disease Resistance of Potato Tuber. II. Exponential Equation Relating Levels of Phenols or Phenolic Enzymes to Distance from Locus on Injury of the Plat Tissue. — Plant Cell Physiol., 1967, 8, N 2, p. 217.

Поступила 22.VIII 1980

### В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ШТИИНЦА» ГОТОВИТСЯ К ВЫПУСКУ В 1982 ГОДУ

Биохимическая генетика и селекция бобовых и злаковых культур / Под ред. чл.-кор. АН МССР Арасимович В. В.— На русском языке. 10 л., 1 р. 60 к.

В сборнике рассмотрены вопросы состояния и направления биохимической селекции и генетики пшеницы, кукурузы и сои. Приведены данные о значении отдельных компонентов высокомолекулярной фракции белков в определении качества зерна пшеницы. Дана характеристика некоторых генетических групп кукурузы с нарушенными физиолого-биохимическими функциями. Освещены исследования природных ингибиторов протеолитических ферментов и показана их физиологическая роль.

Адресуется биохимикам, физиологам, генетикам, селекционерам, студентам-биологам.

Индивидуальные заказы можно оформить в книжных магазинах по месту жительства или через магазин «Книга-ночтой» по адресу: 277012. Кишинев, ул. Фрунзе, 65 (на каждую книгу заполняется отдельная открытка с указанием обратного адреса). Обобщенные заказы организаций и предприятий оформляются гарантийными письмами и направляются по адресу: 277041. Кишинев, ул. Мунчештская, 173, книжная база, стол заказов.

## ЗООЛОГИЯ

Н. М. ГАНЯ

### СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ В РАЗЛИЧНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ МОЛДАВИИ

В последние годы большое внимание уделяется комплексным исследованиям естественных и искусственных биогеоценозов как научной основы их эффективного народнохозяйственного использования и охраны. Задача биоценологических исследований заключается в том, чтобы, опираясь на вскрытые экологические закономерности, выявить роль всех компонентов биогеоценоза внутри своей системы и во взаимоотношениях с другими биогеоценозами и тем самым дать правильную оценку превращения вещества и энергии.

Роль наземных позвоночных определяется непосредственным участием животных в биологическом круговороте — превращение съеденной пищи в массу ее потребителей, животный опад (трупы и экскременты) и в энергию жизнедеятельности популяции.

Участие наземных позвоночных в превращении вещества и энергии во многом зависит от структуры зоологического комплекса биогеоценоза: от видового состава трофических связей, синузального распределения и численности составляющих его биологических форм. Поэтому изучение структуры населения наземных позвоночных представляет важный раздел биоценологических исследований. Оно позволит выявить виды, играющие важнейшую роль в биологическом круговороте и сосредоточить внимание на главных зоогенных процессах, связанных с их деятельностью.

Животный мир Молдавии по комплексу составляющих его видов занимает промежуточное положение между фаунами Средней и Восточной Европы. Среди наземных позвоночных наиболее полно представлены виды средневропейских широколиственных лесов. Об этом свидетельствует присутствие малой куторы, европейского суслика, дикого кота, сипухи, сирийского дятла и др. [1—3]. В безлесных частях (поля, огороды, плавни и др.) влияние фауны европейского типа выражено слабо.

Территория Днестровско-Прутского междуречья является для ряда видов и подвидов наземных позвоночных пограничной областью, где соприкасаются и частично накладываются друг на друга ареалы, с одной стороны, западных и восточных форм, а с другой — южных и северных. Это наблюдается у крапчатого и европейского сусликов, подвидов желтой трясогузки, поползня и др.

С точки зрения происхождения фауна Молдавии гетерогенна. В ее состав входят различные таксоны — представители всех подобластей Палеарктики.

Для восстановления некоторых видов фауны республики и ее обогащения новыми охотничье-промысловыми объектами были завезены благородный и пятнистый олени, енотовидная собака, фазан, ди-

кий кролик. В настоящее время на территории Молдавии известно 14 видов земноводных, 14 — пресмыкающихся, 270 — птиц, 70 видов — млекопитающих [3, 4, 11, 18, 21, 22].

Молдавская ССР в пределах экосистем юго-западной части СССР занимает особое место. Своеобразие географического положения, рельефа и климата способствует совмещению на ограниченном пространстве различных в экологическом и географическом плане компонентов животных и растений и образованию разнообразных типов наземных биогеоценозов.

Мы не имеем возможности остановиться на характеристике каждого типа биогеоценоза. В этом, вероятно, и нет необходимости. Приведем лишь данные о структуре населения позвоночных отдельных комплексов биогеоценозов, уделяя особое внимание населению птиц как самого многочисленного класса позвоночных Молдавии.

Одним из важных типов естественных биогеоценозов являются леса. Сплошные массивы лесов Молдавии сконцентрированы в ее центральной части — Кодрах, где широко распространена свежая молдавская дубрава из дуба скального. Это наиболее часто встречающийся тип леса в республике. Расположена дубрава на высоте 200—400 м над уровнем моря и занимает водоразделы и склоны преимущественно южной экспозиции. Крутизна склонов 4—20° [14].

В таких лесах обитают почти все представленные в Молдавии виды земноводных и пресмыкающихся, гнездятся около 75 видов птиц, находят постоянные убежища 35 видов млекопитающих, в том числе акклиматизированные енотовидная собака, благородный и пятнистый олени, лань и др.

Анализируя данные о наземных позвоночных в Кодрах, необходимо отметить, что плотность их населения в больших массивах леса сравнительно невелика. В среднем земноводных около 800 особей/км<sup>2</sup>, пресмыкающихся 300, птиц 1560, млекопитающих около 2500 особей/км<sup>2</sup>. Самая высокая плотность населения птиц (1620 особей/100 га) отмечена в типе древостоя *Querceta*, самая низкая (920 особей/100 га) — в *Carpineta*.

Почти во всех типах леса наиболее многочисленными видами является серая жаба, квакша, чесночница, зеленая и прыткая ящерица, зяблик, певчий и черный дрозды, пеночки — трещетка и теньковка, орешниковая соя, желтогорлая мышь, рыжая полевка и др. Хотя они и представляют собой фоновые виды, тем не менее их численность колеблется как по сезонам года, так и по типам леса. Особенно это хорошо прослеживается на примере птиц. В лесах, где преобладают липово-ясеневые дубняки, на площади в 100 га регистрировали до 420 особей, а в лесах, где господствуют грабняки, — 80 особей. Подобные примеры можно привести и для других видов наземных позвоночных.

За последние 15—20 лет в Кодрах сильно изменилось соотношение между популяциями видов, гнездящихся в различных ярусах леса. Если в 1957—1958 гг. дуплогнездники составляли в среднем около 40% от всех гнездящихся в лесу птиц, то в 1969 г. — только 28%, а в 1975 г. — лишь 22%. Такое резкое падение численности дуплогнездников объясняется многими причинами и в первую очередь удалением всех дуплистых деревьев во время рубок ухода. Кроме того, различные виды соев разоряют значительное число гнезд большого, различные виды соев разоряют значительное число гнезд большого, различные виды соев разоряют значительное число гнезд большого, различные виды соев разоряют значительное число гнезд большого. Например, численность орешниковой сои в Кодрах по числу зверьков, занимавших

искусственные гнездовья для дуплогнездников, составляло 8—9 особей/га [3].

По данным [8, 10, 12, 15, 23 и др.], зоомасса наземных позвоночных невелика. Однако трансформация вещества и энергии, происходящая при ее образовании, заслуживает серьезного внимания.

Большое влияние на состав атмосферы, видимо, имеет газообмен позвоночных животных, являющийся также одной из форм трансформации ими вещества и энергии. Его характеристики позволяют считать, что в широколиственных лесах одни только полевки выделяют в течение суток до 10% углекислоты, содержащейся в метровом слое воздуха [16]. С этой точки зрения выяснение количества зоомассы наземных позвоночных имеет важное теоретическое значение. Нужно также учитывать, что в некоторых случаях биомасса этих групп животных представляет и некоторый практический интерес.

В Кодрах, на Каприяновской даче (тип древостоя — дубняки), общая биомасса позвоночных животных в 1972 г. составила около 1048 кг/100 га. По группам животных она распределяется следующим образом: млекопитающие — 852 кг/100 га; птицы — 119, пресмыкающиеся — 45, земноводные — 32 кг/100 га. Биомасса млекопитающих сравнительно высока за счет таких крупных зверей, как благородный олень, кабан, косуля, на долю которых приходится около 750 кг/100 га. Фоновыми видами на исследованном участке (100 га) были рыжая полевка (9,3 кг), желтогорлая мышь (8,1), лесная мышь (6,3), орешниковая соя (4,5), серая ворона (20,12), сойка (13), сорока (12,18), черный дрозд (12), певчий дрозд (11,8), неясыть (11,8), зеленая ящерица (12,5), веретеница (6,5), серая жаба (7,5), желтобрюхая жерлянка (5,5), чесночница (3,2 кг).

Как показали наши исследования, население позвоночных животных лесных биогеоценозов Кодр довольно разнокачественно. Обитающие здесь группы наземных позвоночных весьма различаются по численности, биомассе, скорости роста, размножения и т. д.

В настоящее время известно много экологических классификаций наземных позвоночных. Однако для исследований в биоценологическом направлении нужна особая классификация, согласно которой можно определить место каждой группы животных в потоке энергии, идущем в биогеоценозе через трофические связи, их относительную численность и биомассу, характер, масштаб и место их в биогеоценологической системе [17].

Основываясь на этом принципе, довольно подробную классификацию животных предложил Панфилов [19], выделивший 12 функционально-биогеоценологических групп. Более подробную схему предлагает Второв [9]. В нашей работе мы пользуемся только группами, которые в той или иной мере связаны с позвоночными животными.

В биогеоценозах суммарная величина трансформированной животными биотической энергии находится в прямой зависимости от сложности экологической структуры и продуктивности экосистем. Нормальное состояние биогеоценоза во многом зависит от численности фитофагов в каждый данный момент и регулярности их деятельности. Рафес [20] различает три группы численности фитофагов:

— терпимая, когда не используется избыток биологической продукции и не нарушается нормальный для биогеоценологической системы ход обменных процессов;

— критическая, когда используется корма больше его избытка и система биогеоценоза на какое-то время выходит из равновесного состояния;

— нетерпимая, когда фитофагами потребляется не только вся текущая продукция растений, но и используется запас прежних лет, вследствие чего биогеоценозы разрушаются.

Большую роль в регуляции численности фитофагов в лесных биогеоценозах играют различные плотоядные животные, питающиеся вредителями растений, а также паразиты и микроорганизмы. Из плотоядных животных особое значение имеют некоторые членистоногие (муравьи, жуки, божьи коровки, пауки), земноводные (серая и зеленая жабы, квакша, чесночница и др.), пресмыкающиеся (прыткая и зеленая ящерицы), птицы, некоторые млекопитающие (еж, землеройки, летучие мыши). Например, население одного гнезда рыжих муравьев за сезон истребляет 3—5 млн. экз. насекомых массой 15—20 кг. Лягушки, при численности 40 экз./га поедают за сезон от 12 до 89 тыс. беспозвоночных [13].

Польза, приносимая насекомоядными птицами в лесах, давно известна, но ее масштабы более точно были определены только после широкого применения количественных методов изучения питания птиц. Наибольшее число вредителей истребляется весной и осенью во время пролета птиц. Однако много вредителей уничтожается и в период гнездования. В течение месяца (с 25 апреля по 25 мая) на 1 га леса (Лозовское лесничество) две пары больших синиц, пара зябликов, по одной паре черных и певчих дроздов вместе со своими птенцами уничтожили около 60% гусениц дубовой листовертки, 80% гусениц зимней пяденицы и примерно 90% личинок шелкоунов.

Для лесных биогеоценозов очень характерна также роль позвоночных фитофагов и животных со смешанным питанием (грызуны, многие хищные и некоторые птицы). Из них самыми многочисленными являются мелкие грызуны (рыжая и подземная полевки, желтогорлая и лесная мыши и др.). Крупные фитофаги — олень, кабан и косуля не многочисленны.

Участие позвоночных фитофагов в прямой переработке растительных материалов и превращении веществ лесных биогеоценозов невелико. Однако отрицательная их роль выражается в использовании высококалорийных кормов — плодов, семян, которые в биогеоценозах обеспечивают возобновление древесно-кустарниковых пород и общую устойчивость биогеоценоза. В 1968 г. в Лозовском лесу в трех подземных кладовых грызунов было найдено 1800 летучек клена, 506 желудей, 280 лесных орехов, 250 косточек кизила и пр. При слабом или среднем урожае семян потребление их обитателями леса чувствительно отражается на лесовозобновлении.

В лесных биогеоценозах Кодр наиболее многочисленна группа насекомоядных, к которой относятся в среднем около 66% всех обитающих здесь животных. По числу составляющих видов она далеко не одинакова в различных типах древостоя. Так, в липово-ясеневых дубняках насекомоядные птицы составляют 75,4%, в дубняках — 59,3, а в грабняках — лишь 47,8%. Как показали наши предварительные данные, основной поток энергии проходит через позвоночных-этнофагов — 60—72%.

Островные леса — это небольшие по площади участки, имеющие в основном правильные очертания и часто граничащие с пашнями и посевами зерновых культур. Одни из них представлены сообществами сухой молдавской дубравы (дуб черешчатый), другие — сухой черешневой дубравы, третьи — субаридной гырнецовой дубравы и субдубравы с дубом пушистым. Наиболее богат и разнообразен комплекс позвоночных в биогеоценозе сухой молдавской дубравы из дуба че-

решчатого. Здесь на площади 22 га (Вышкауцкий лес) были обнаружены представители 62 видов наземных позвоночных общей плотностью 7580 особей/100 га. Такая высокая плотность позвоночных животных в данном типе леса объясняется, вероятно, мозаичностью участков, примыкающих к лесу.

По сравнению с крупными массивами лесов биомасса обитающих в этом биоценозе позвоночных животных намного меньше и составляет около 3288 кг/100 га. Наиболее высокая биомасса (на 100 га) — у косули (140 кг), барсука (25), желтогорлой мыши (8,5), серой вороны (25,15), черного дрозда (20,1), обыкновенной горлицы (19,9), сарыча (12,6), зеленой ящерицы (9,6 кг).

По трофическим связям наблюдается следующая картина. Энтомофаги вместе с хищными животными составляют 60—66% от всех позвоночных животных островных лесов, фитофаги — 30—34, животные со смешанным питанием — 4—8%. Такое общее соотношение между тремя трофическими группами дает возможность до некоторой степени сдерживать массовое размножение вредителей леса и не нарушать нормального для биогеоценотической системы хода обменных процессов.

Пойменные леса распространены в основном в поймах крупных рек Молдавии — Днестра и Прута. Они относятся к влажной пойменной берестовой дубраве и влажному пойменному тополево-грудю. К сожалению, по этим биогеоценозам мы располагаем только данными о птицах. Остановимся на характеристике птиц Кухнештского леса (ассоциация — ожиновой берестовой дубняк).

На исследованном участке было зарегистрировано 40 видов птиц с плотностью 3100 особей/100 га. Это, пожалуй, одна из наиболее подходящих ассоциаций для многих птиц, в которых число видов, как и плотность населения, в общем высокое. В группу фоновых видов (на 100 га) включены полевой воробей (300 особей), скворец (260), певчий дрозд (220) и зяблик (200 особей), вместе составляющие 38,7% от всех птиц данного типа биогеоценоза.

Биомасса птиц всех видов равна 294,6 кг/100 га. Доминантными видами по биомассе отмечены (на 100 га): черный коршун (36,6 кг), ворон (30,2), обыкновенная горлица (2,3), балобан (2,1), скворец (2 кг). По трофическим связям процентное соотношение следующее: энтомофаги и хищные птицы — 62%, фитофаги — 32%, всеядные — 6%.

Такие же работы проводились и в некоторых искусственных биоценозах. Так, структура населения наземных позвоночных садов Молдавии исследовалась во всех садоводческих районах республики. Учитывали при этом не только географическое положение, но также состав древостоев, их возраст и расстояние до лесных массивов.

Резюмируя полученные данные по заселению позвоночными животными садов Молдавии, отметим, что наилучшие условия обитания для них представляют старые «бессистемные» сады. В таких насаждениях плотность наземных позвоночных достигает 3500 особей/100 га (бывшие сады колхоза имени XXI партсъезда Сорокского района). Здесь главными видами были: из млекопитающих — крот, заяц, ласка, обыкновенная полевка, лесная мышь; из птиц — воробьи, скворец, вертишейка, горихвостка, большая синица; из рептилий и амфибий — зеленая и прыткая ящерица, серая жаба и др. Поскольку эти старые сады теперь выкорчеваны, в настоящее время такие искусственные насаждения почти исчезли.

Неплохо заселяются позвоночными животными старые «системные» сады, в которых имеются садозащитные полосы и которые окру-

жены живыми изгородями из гледичии, белой акации, клена в комбинации с шиповником или ежевикой; численность животных в этих агроценозах достигает 1800 особей/100 га. В садах 25-летнего возраста, где проводятся агротехнические и химические мероприятия по защите насаждений, численность наземных позвоночных невелика — 600—700 особей/100 га. В молодых и особенно в пальметтных садах плотность позвоночных незначительна. Например, в межколхозном саду «Память Ильичу» (Слободзейский район) плотность населения позвоночных не превышает 60 особей/100 га.

Главными видами многих садов являются обыкновенная полевка, лесная мышь, воробьи, сорока, зеленушка, сорокопут-жулан, щегол и др. Хищные животные в садах обитают редко.

В отличие от птиц, обитающих в лесах, в данном агроценозе чаще всего встречаются оседлые виды, составляющие в отдельных садах до 70% от всех гнездящихся птиц. Необходимо подчеркнуть, что средняя плотность наземных позвоночных в садах незначительна и при бедном видовом составе они не в состоянии снизить численность вредителей этого агроценоза. Нужны мероприятия, которые бы увеличили видовое разнообразие и численность энтомофагов в садах.

Посадка древесных насаждений в виде лесополос кроме защитной функции имеет огромное значение и в отношении изменения количественного и качественного состава местных животных. В создавшемся новом биогеоценозе одни виды животных постепенно изгоняются с территории, занятой лесными посадками, другие, наоборот, получают лучшие условия для развития и размножения, наконец, третьи перемещаются сюда из других, иногда весьма отдаленных районов вслед за древесными насаждениями.

Изученные нами лесополосы являются вполне благоприятными для поселения в них многих видов животных. Процесс формирования фауны наземных позвоночных протекает, по существу, на основе тех же закономерностей, что и в искусственных лесах — по мере роста и развития насаждений и в связи с изменением условий обитания в них. Как показали наши исследования, численность наземных позвоночных в значительной степени зависит не только от типа лесопосадок и их возрастных особенностей, но также и от их конструкций, причем последний фактор нередко является решающим [5—7].

Плотность населения различных видов животных в молодых лесополосах зависит в первую очередь от их конструкции. В густых узких лесопосадках было отмечено до 12 видов при общей плотности наземных позвоночных 580 особей/100 га; в густых широких полосах (с. Чобручи Слободзейского района) оказалось 15 видов при плотности 760 особей/100 га. В продуваемых, и в узких, и в широких лесополосах число видов и плотность (особенно птиц) резко падает.

Более высокая плотность населения позвоночных животных (не считая колоний грачей и галок) отмечается в старых лесополосах. По сравнению с предыдущими в этих насаждениях прослеживаются некоторые изменения количественного и качественного состава населения позвоночных животных. Численность одних видов уменьшается (серая и садовая славки, жулан, желтогорлая мышь, полевая мышь, обыкновенная полевка, большой пестрый дятел, зяблик, серая ворона и др.).

Как и в садах, плотность и биомасса птиц в лесополосах Молдавии сравнительно невелики. В них численность видов и плотность населения птиц в 4—5 раз меньше, чем во многих районах на Украине или в РСФСР [5—7]. Это объясняется главным образом типом кон-

струкции и общим состоянием насаждений. Многие деревья (преимущественно главные породы) вырубаются, часто в лесополосах пасется домашний скот, травяной покров и кустарники слабо выражены.

В садах и лесополосах видовой состав беден, плотность и биомасса населения наземных позвоночных низки, а трофические связи между компонентами агроценозов нарушены. Если в естественных, лесных биогеоценозах поток энергии в основном проходит через энтомофагов позвоночных, то в агроценозах садов и лесополос — через позвоночных фитофагов (55—75%). В отдельных искусственных насаждениях фитофаги используют корма больше его избытка и система биогеоценоза на какое-то время выходит из равновесного состояния.

На численность животных Молдавии большое влияние оказывает антропогенный фактор. Именно в нашей республике, как ни в одной другой, естественные силы природы и их действие на фауну ослаблены, а человек своей хозяйственной деятельностью достиг наибольшего влияния. Вследствие этого отдельные популяции наземных позвоночных, не будучи в состоянии адаптироваться к происходящим изменениям, либо покидают места обитания, либо истребляются человеком.

В результате изменения экологических условий из состава наземных позвоночных за последние 50 лет исчез целый ряд степных, лесостепных и некоторых лесных видов (горностаи, европейская норка, стрепет, журавль-красавка, черный гриф, белоголовый сип, степной орел и пр.), другие находятся на грани исчезновения (выдра, лесная куница, дрофа, могильник, скопа, крымская ящерица и др.). С появлением новых свободных экологических ниш, с одной стороны, создавалась возможность их освоения другими аборигенными видами, обладающими более широким адаптивным потенциалом к изменяющимся условиям среды (косуля, дикий кабан, лесная, желтогорлая и домовая мыши, обыкновенная полевка, воробьи, грач, кольчатая горлица и др.), с другой — возникла целесообразность реакклиматизации благородного оленя и акклиматизации пятнистого оленя, лани, дикого кролика, ондатры, фазана. С появлением искусственных насаждений фауна открытых ландшафтов обогащается дендрофильными видами.

Главными причинами, сдерживающими рост численности наземных позвоночных в биоценозах, — интенсивная вырубка лесов и лесозащитных полос, нерациональное использование ядохимикатов, выпас скота в лесах и лесополосах, разорение гнезд, отстрел хищников и др.

В целях охраны и увеличения плотности населения наземных позвоночных в Молдавии необходимо учитывать и «требования» животных. В этих целях следует:

— провести поиск оптимального сочетания культур, обеспечивающих возможность существования многообразных видов полезной фауны и флоры как важнейших компонентов саморегулирующихся устойчивых биогеоценозов (мозаичные и смешанные посевы, уплотнение культур, задернение и др.);

— разработать оптимальные размеры и структуру агроценозов, способствующих нормальному функционированию зооценозов;

— искусственно разводить аборигенные, интродуцировать и акклиматизировать новые полезные виды фауны.

Территория Молдавии в результате полного окультивирования и в связи с применением ядохимикатов представляет собой уникальный экспериментальный полигон для проведения биоценологических исследований с целью прогнозирования путей дальнейшего развития фауны нашей страны. Поэтому задача зоологов состоит в том, чтобы в самое

ближайшее время вместе с другими специалистами-биологами провести широкие исследования по созданию регулируемых биоценозов, стратегия конструирования таких биогеоценозов должна обеспечить высокостабильное производство сельхозпродукции, охрану редких и исчезающих видов, рациональное использование природных ресурсов и создание оптимальных условий для жизнедеятельности человека.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аверин Ю. В., Ганя И. М. Фауна птиц и млекопитающих Молдавской ССР. — В кн.: Проблемы географии Молдавии, вып. 2. Кишинев: изд. РИО АН МССР, 1967, с. 73—76.
2. Аверин Ю. В., Ганя И. М. Характеристика фауны птиц и млекопитающих Молдавской ССР. — III зоол. конф., посвященная 50-летию образования БССР. Минск, 1968, с. 12—14.
3. Аверин Ю. В., Ганя И. М. Птицы Молдавии, т. I. Кишинев: изд. РИО АН МССР, 1970.
4. Аверин Ю. В. и др. Млекопитающие. Кишинев: Штиница, 1979.
5. Будниченко А. С. Птицы искусственных лесонасаждений, ч. 2. Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1968.
6. Волчанецкий И. Б. и др. Об орнитофауне Эльтонского района Заволжья и ее реконструкции в связи с полезащитными насаждениями. — Зоол. журн., 1950, 29, № 6, с. 501—512.
7. Волчанецкий И. Б. О формировании фауны птиц в Херсонских степях. — Тр. науч.-исслед. Ин-та биологии и биол. ф-та Харьковск. гос. ун-та, 1954, 20, с. 9—32.
8. Второв П. П. О некоторых сторонах теоретической обработки количественных учетов птиц. — В кн.: Современные проблемы орнитологии. Фрунзе: Илим, 1965, с. 232—242.
9. Второв П. П. Проблемы изучения наземных экосистем и их животных компонентов. Фрунзе: Илим, 1971.
10. Ганя И. М. Птицы сухопутных биотопов Молдавии (количественная и качественная характеристика). Кишинев: Штиница, 1978.
11. Ганя И. М., Дедю И. И. Об истории исследования фауны Молдавии. — В кн.: Из истории естествознания. Кишинев: Штиница, 1966, с. 24—29.
12. Ганя И. М., Литвак М. Д. Птицы — истребители вредных насекомых. Кишинев: Штиница, 1976.
13. Гаранин В. И. О значении амфибий и рептилий в биоценозах. — В кн.: Средообразующая деятельность животных. М.: Наука, 1970, с. 87—89.
14. Гейдеман Т. С. и др. Типы леса и лесные ассоциации Молдавской ССР. Кишинев: Карта Молдовенияскэ, 1964.
15. Динесман Л. Г. Позвоночные в лесных биогеоценозах. — В кн.: Основы лесной биоценологии. М.: Наука, 1964, с. 277—298.
16. Динесман Л. Г. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1966, с. 148—162.
17. Дылис Н. В. Основы биоценологии. М.: Наука, 1978.
18. Лозан М. Н. Грызуны Молдавии, т. I. Кишинев: изд. РИО АН МССР, 1970, Там же, т. II, 1971.
19. Панфилов Д. В. Географическое распространение функционально-биоценологических групп насекомых на территории СССР. — В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966, с. 39—51.
20. Рафес П. М. Беспозвоночные фитофаги в лесном биогеоценозе. — В кн.: Основы лесной биоценологии. М.: Наука, 1964, с. 225—252.
21. Тофан В. Е. Фауна земноводных и пресмыкающихся Молдавии: Автореф. канд. дис. Л., 1967.
22. Успенский Г. А., Лозан М. Н. Охотничья фауна Молдавии и пути ее обогащения. Кишинев: Карта Молдовенияскэ, 1966, с. 7—38.
23. Ходашева К. С. О географических особенностях структуры наземных позвоночных животных. — В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966, с. 7—38.

## ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Ф. И. ФУРДУИ

### ГОМЕОСТАЗ, СТРЕСС И АДАПТАЦИЯ

Гомеостаз, стресс и адаптация связаны с важнейшими жизненными явлениями — единством организма и внешней среды; воспроизводством себе подобных; приспособлением к изменяющимся условиям среды, окружающим организм; поддержанием постоянства его внутренней среды; неспецифической резистентностью организма к различным неблагоприятным воздействиям; нарушением и восстановлением функции органов и систем, как и организма в целом. Вот почему проблемы гомеостаза, стресса и адаптации являются важнейшими в биологии, медицине, ветеринарии, педагогике, социологии и военном деле. Особую актуальность они приобретают в настоящее время в связи с резкими изменениями экологических условий, вызванными научно-техническим прогрессом.

Несомненно, что эффективность профилактических и лечебных методов в медицине и ветеринарии, а также целенаправленное управление продуктивными и репродуктивными свойствами животных во многом зависят от уровня знаний механизмов поддержания гомеостаза, развития стресса и адаптации. Создание оптимальных систем организации рабочего процесса и отдыха человека и физиологически обоснованной технологии содержания сельскохозяйственных животных в промышленных комплексах также невозможно без раскрытия сущности гомеостаза, связи его со стрессом и адаптацией, патогенезом болезней.

Впервые вопрос о значении гомеостаза в функционировании организма поставил великий французский ученый Клод Бернар (1878 г.) [цит. по 12]. Он указал, что внутренняя среда живого организма должна сохранять постоянство при изменениях внешней среды и что «именно постоянство внутренней среды служит условием свободной и независимой жизни». Сам же термин «гомеостаз» 50 лет спустя предложил выдающийся американский физиолог Уолтер Б. Кеннон для обозначения состояния «координированных физиологических процессов, которые поддерживают большинство устойчивых состояний организма» [39].

Сегодня общепризнанно, что, хотя организм животного представляет собой открытую систему, широко осуществляющую связи с окружающей средой посредством дыхательного и пищеварительного трактов, нервно-мышечных органов, поверхности кожных и других рецепторов, воздействия окружающей среды обычно не сопровождаются большими отклонениями от нормы и не приводят к серьезным нарушениям в функционировании организма. Это достигается автоматической саморегуляцией, которая ограничивает возникающие в организме колебания различных физиологических и биохимических пара-

метров сравнительно узкими пределами. Оптимальное регулирование непрерывных потоков веществ, энергии и информации обеспечивается специальными механизмами управления, поведением и состоянием биосистем.

Физиологи понимают под термином «гомеостаз» не просто постоянство химических и физико-химических параметров организма, а особую устойчивость его, характеризующуюся не стабильностью процессов, а постоянно меняющимися, хотя и в узких пределах, физиолого-биохимическими процессами, даже в нормальных условиях. Это так называемое подвижное равновесие. Оно обеспечивается благодаря эволюционно выработавшимся и наследственно закрепленным регуляторным механизмом организма.

Однако не следует представлять жизнь организма лишь как процесс сохранения гомеостаза. Хотя сейчас принято считать, что сохранение гомеостаза при действии на организм каких-либо экстремальных факторов среды есть проявление его адаптации, с этим нельзя согласиться, исходя из позиции эволюционной теории. Видимо, прав Берштейн [5], который считает, что жизнь организма состоит и в движении, направленном на выполнение программы развития его самообеспечения. Вряд ли возможна была бы эволюция животных и их адаптация к изменяющимся условиям среды, если бы вся деятельность организма была направлена только на поддержание гомеостаза.

Благодаря обратной связи системы, обеспечивающие гомеостаз функции, функционируют достаточно устойчиво. Механизм обратной связи является решающим фактором и в обеспечении адаптации.

Живой организм, будучи ультрастабильной системой, осуществляет активный поиск оптимального и наиболее устойчивого состояния, что выражается в адаптации. При изменении условий окружающей среды в организме включаются реакции, обеспечивающие поддержание стационарного состояния, — вырабатываются или сохраняются оптимальные формы взаимодействия организма и среды в новых условиях. Однако в организме постоянно возникает необходимость значительного изменения гомеостаза, чтобы обеспечить функционирование организма в новой ситуации, в которой он оказался. При этом различные параметры, отражающие состояние гомеостаза, могут изменяться достаточно широко и стабилизироваться на новом уровне.

Все эти процессы, как считает Горизонтов [12], и определяют адаптацию. По Казначееву [14], адаптация — процесс самосохранения функционального уровня саморегулирующейся системы в адекватных и неадекватных условиях среды, выбор функциональной стратегии, обеспечивающей оптимальное выполнение главной конечной цели поведения биосистемы. Но если условия окружающей среды действуют достаточно продолжительно и выходят за пределы «нормы», становясь экстремальными, то исчерпываются резервные возможности регуляторных процессов гомеостаза, снижаются естественные защитные реакции, понижается сопротивляемость организма к действию чрезвычайных факторов и возникают различные физиолого-биохимические и структурные изменения. Нарушения гомеостаза могут привести к возникновению стресса и в конечном счете к развитию многих хронических заболеваний, что отмечается мировой статистикой во всех высокоразвитых странах. Это имеет место, видимо, потому, что в последнее время как в медицине, так и в ветеринарии уделяется основное внимание поискам фармакологических средств борьбы с инфектом и слишком мало — лечебным мероприятиям, активно содействующим

повышению резистентности, защитным реакциям и адаптивным возможностям организма.

Исследования, направленные на выяснение механизма стимуляции естественной неспецифической сопротивляемости и адаптивных возможностей организма, могут дать принципиально важные сведения для разработки новых способов предупреждения развития многих острых и хронических заболеваний и преждевременного старения человека, профилактики нарушения деятельности органов и систем организма сельскохозяйственных животных, повышения их продуктивности. Именно поиски принципов формирования и средств направленного регулирования гомеостаза и адаптации организма в условиях научно-технического прогресса являются одной из важнейших проблем современной биологии, медицины и ветеринарии.

Поскольку развитие тех или иных патологических состояний является следствием нарушения гомеостаза и адаптационных механизмов, особое значение для своевременной организации профилактики и лечения нарушения деятельности тех или иных систем организма приобретает разработка методов распознавания степени адаптации организма и так называемых донозологических состояний — напряжения, перенапряжения и астенизации регуляторных систем, предшествующих срыву адаптации [3, 4, 15].

Понятно, что если при стрессе имеет место интенсификация, перенапряжение филогенетически закрепленных регулирующих механизмов, то при адаптации, кроме того, в ответную реакцию организма вовлекаются новые регуляторные звенья, в зависимости от характера действующего фактора и функционального состояния различных систем организма. Если стрессовая реакция является общей, стереотипной для большого числа представителей животного мира, то адаптивная реакция, будучи относительно специфичной не только для каждого вида животного, но даже для здорового и больного организма, по характеру проявления различна.

Больной организм избегает большой нагрузки ослабленных элементов, компенсируя их недостаточность усиленной деятельностью других звеньев системы. Мультивариантность адаптивных реакций основана не только на мультифункциональном, но и на мультипараметрическом многосвязном регулировании каждой из функций.

Становится ясным, что среди огромного разнообразия факторов внешней среды, воздействию которых подвергались живые организмы в процессе эволюции, есть такие, влияние которых в той или иной мере приходилось испытывать всем живым существам и которые в значительной мере определяют уровень их жизненной активности (температура, атмосферное давление, гравитация и т. д.). Поскольку эти факторы стали ведущими в формировании активности организмов на их действие, видимо, образовались и закрепились в филогенезе стандартные реакции, ставшие основой развития стресса, «рисунок» которого определяется не только характером действующего фактора и фенотипическими особенностями организма, а в значительной степени и генотипом.

Гомеостаз, как и адаптация, предполагает поддержание не только пластического, энергетического и структурного равновесия, но и равновесия информационных процессов. Гомеостаз и адаптация характеризуются не только относительным постоянством функций, но и непрерывными динамическими модуляциями в соответствии с потребностями системы. Формирование реакции и регулирование сходных переменных систем обеспечивается саморегулирующимися механизмами.

ми. Динамическое гомеостатирование функций, как и формирование адаптивной реакции, может обеспечиваться также саморегулирующимися механизмами, находящимися под генетическим контролем. Все проявления гомеостаза и стресса в той или иной степени генетически детерминированы, хотя сегодня еще не выявлены конкретные генетические механизмы, лежащие в их основе.

Доказательством генетической детерминированности гомеостаза организма может служить то, что в наследственной программе индивидуального развития организма, т. е. в его генотипе, формирование видоспецифических характеристик имеет место не в постоянных, а в изменяющихся условиях среды. Причем организм каждого данного биологического вида реагирует на определенные изменения условий среды, в которых протекает его развитие, вполне определенным образом в пределах некоторой наследственно обусловленной нормы, так называемой нормы реакции [38]. Любое конкретное проявление гомеостаза, являясь одним из элементов фенотипа, находится под генетическим контролем, поскольку как фенотип в целом, так и составляющие его элементы есть продукт реализации наследственной информации при определенных условиях среды [8].

Чем шире наследственная норма реакции, тем больше способность организма поддерживать гомеостаз и адаптироваться к изменяющимся условиям среды и тем меньше возможность развития стресса и болезни. Чем жестче и уже норма реакции, тем шире фенотипическая дисперсия и выше чувствительность к факторам среды, а также возможность развития стресса и патологии.

В отличие от гомеостаза адаптация возникает в условиях недостатка априорной информации [36] и выражается в поиске оптимального (вероятностного) решения [19], поскольку в ходе адаптации организм накапливает информацию, что находит отражение в изменении его структуры и функции, в появлении новых программ регулирования внутренними процессами. Механизмы адаптивного саморегулирования способны в значительной степени устранить неопределенность поведения в конкретной среде обитания [10].

Саморегулирующиеся механизмы гомеостаза и адаптации являются комбинированными системами регулирования, сочетающими одновременно принцип управления по выходной величине (обратная связь) и принцип по возмущению (входу) [19], и обладают широкими возможностями, быстроедействие и точностью [13]. Такая система позволяет организму животных не только удерживать свойства внутренней среды в известных физиологических пределах, но и проявлять активность (свободную жизнь) и противодействовать дезорганизующему влиянию различных вредных факторов внешней среды. Это достигается прежде всего многоконтурностью, придающей особую устойчивость организму животного.

При слабом взаимодействии звеньев контуров регуляции процессы в них выступают как равноправные, что выражается в так называемой взаимной и автономной синхронизации, а при сильном — более мощный процесс навязывает свой ритм другому, т. е. возникает явление так называемого захвата частоты [7]. Многоконтурность характеризуется не только наличием в известной мере параллельных систем управления, дублированной функцией, но и явлениями иерархии.

Несмотря на большие возможности многоконтурности регулирования реакции организма, для животных решающее значение имеет нервная регуляция, которая осуществляется по системному принципу. Каждому уровню регулирования принадлежит своя функциональная



роль, но она может быть существенно модулирована вышестоящими уровнями и подчинена им [9].

Между разными уровнями, или «контурами», регулирования существует четкая иерархическая связь. Черниговский [37] считает, что самый первичный уровень составляют автономные, саморегулирующиеся гомеостатические системы клеточного и тканевого уровней. Над ними действуют периферические нервные вегетативные регуляторные процессы типа местных рефлексов. Далее располагаются опосредованные ЦНС (сегментарными и стволовыми структурами) замкнутые системы саморегуляции определенных физиологических функций с разнообразными каналами «обратной связи». Этот уровень и составляет те механизмы, которые обычно подразумевают под «гомеостатическим». Вершину иерархии составляют палео- и неокортикальные структуры. В многоконтурной системе регуляция физиологических процессов может осуществляться при выключенных нижних иерархических уровнях ради стабилизации переменных на более высоком уровне. Так называемый организменный уровень регуляции [20] является реакцией адаптации и может существенно модифицировать подчиненные системы и уровни.

В настоящее время значительное внимание уделяется обоснованию представления о регуляторных системах мозга как комбинированных системах с управлением «по возмущению» и по «отклонению» [10], отражающих соотношение жестко детерминированных и вероятностных (гибких) звеньев [6]. В основе приспособления, «уравновешения» организмов с окружающими условиями, по И. П. Павлову, лежат рефлекторные процессы.

Иерархия связана с постепенным усложнением и наслаиванием друг на друга аппаратов регуляции в ходе эволюционного процесса и сочетает принцип автономности с принципами субординации и централизованного соподчинения. Наряду с надежностью и гибкостью иерархические системы обладают высокой энергетической структурой и информационной экономичностью. Среди различных физиологических механизмов адаптации организма животных на первый план выдвигаются нервные механизмы, хотя бы потому, что быстрота реакций для экстренной перестройки организма обеспечивается нервной системой. Особую роль в строгой мобилизации защитных сил организма для восстановления нарушенного гомеостаза играет симпатическая нервная система.

Л. А. Орбели, установив адаптационно-трофическую роль нервной системы, показал, что симпатическая нервная система меняет функциональную готовность органов в соответствии с условиями существования организма. Процессы адаптации, видимо, определяются главным образом высшими уровнями иерархии нервной регуляции — лимбической системой мозга, ретикулярной формацией, палео- и неокортикальными отделами головного мозга. Включение того или иного уровня в значительной степени зависит от интенсивности возмущающего воздействия, от степени отклонения физиологических параметров. Классическим примером иерархически построенного механизма является функциональная система [1]. Анохин понимает под функциональной системой «такое сочетание процессов и механизмов, которое, формируясь динамически в зависимости от данной ситуации, непременно приводит к конечному приспособительному эффекту как раз именно в данной ситуации». Он считает, что формирование динамической системы зависит от конкретной ситуации.

Гомеостаз, как и адаптация, в значительной мере обеспечивается не только деятельностью нервной, гуморально-гормональной и иммунной систем, но в значительной степени и посредством сосудистой системы, так как интенсивность обменных процессов сопряжена со степенью кровоснабжения.

Метаболические процессы, лежащие в основе жизнедеятельности, совершаются посредством постоянного движения внутриклеточных и межтканевых жидкостей. Все органы и системы взаимодействуют между собой, чтобы обеспечить гомеостаз или адаптацию организма к новым условиям. Основой такого взаимодействия является гуморальная среда организма.

В сохранении гомеостаза большую роль играет состояние эндотелиальной стенки капилляров. У большинства живых организмов обмен веществ в клетках невозможен без обмена веществ на уровне капиллярной системы, например, взаимоотношение внутрисосудистой и интерстициальной жидкостей, взаимосвязь внешнего и внутреннего дыхания (участие эндотелия капилляров в передаче кислорода тканям), обезвреживание и элиминация метаболитов органами выделения.

Доказательством значительной интенсивности движения внутриклеточных, межклеточных и внутрисосудистых жидкостей и их важности в поддержании гомеостаза может служить полное обновление всей жидкой части циркулирующей крови в норме в течение примерно минуты за счет идентичной по составу интерстициальной жидкости, а также чрезвычайной насыщенности тканей капиллярами (на каждый грамм живой ткани в среднем приходится более 2 км капилляров) и значительной их протяженности (около 100 тыс. км капилляров только в мышечной системе человека). Общая поверхность мышечных капилляров у человека средней массы равна 6 500 м<sup>2</sup>, а эритроцитов — 3 500 м<sup>2</sup>, общая же орошаемая поверхность всех мицелл — свыше 2 млн. м<sup>2</sup> [11, 17]. Отсюда следует, что факторы прямо или косвенно изменяющие проницаемость капиллярной системы, должны вызывать нарушение движения вне- и внутрисосудистых жидкостей. Вследствие чего нарушаются метаболические процессы, энергетический баланс, что приводит к расстройству гомеостаза и возникновению заболеваний.

Относительная независимость основных физиологических процессов от внешних воздействий достигается целым рядом приспособлений, вырабатываемых у организмов в течение их эволюции. Для сохранения гомеостаза при изменении факторов внешней и внутренней среды организма включаются механизмы регуляции биохимических процессов: изменение исходных соотношений ферментов и скоростей протекания реакций, усиление или ослабление синтеза ферментов, как и других компонентов реакций, изменение свойств биологических макромолекул.

При рассмотрении механизмов регуляции на любом уровне необходимо иметь в виду, что для саморегуляции требуется наличие свободной энергии, поскольку деятельность организма поддерживается непрерывной тратой энергии, источником которой в клетках является система переноса электронов, цикл Кребса, гликолиз и обмен фосфорных соединений. С точки зрения энергетики организм постоянно находится в состоянии устойчивого неравновесия.

Важнейшую проблему физиологии — целенаправленный поиск средств направленного регулирования адаптивных реакций организма — возможно решить только в результате раскрытия механизмов поддержания гомеостаза, возникновения и развития адаптации и

стресса. О том, насколько мы еще далеки от раскрытия механизмов этих явлений, свидетельствует хотя бы то, что многие исследователи еще не дифференцируют гомеостаз и адаптацию, адаптацию и стресс [22]. В значительной степени это вызвано неточностью терминологического определения понятий стресс и адаптация. Еще на первом симпозиуме по стрессу, проходившем в Кишиневе в 1973 г., было указано на необходимость уточнения этих понятий.

Адаптация — это адекватные метаболические и морфофункциональные реакции организма животного в ответ на продолжительные изменения факторов среды, полезный результат которых направлен на достижение устойчивого уровня активности функциональных систем в новых условиях его деятельности и обеспечение пищевой, половой и оборонительной реакций в целях самосохранения и воспроизведения здорового потомства.

Стресс — это совокупность неспецифических реакций организма в ответ на действия чрезвычайных раздражителей различной природы и характера, вызывающих «напряжение» функции органов и систем и обеспечивающих мобилизацию организма в целях его адаптации или поддержания гомеостаза. В зависимости от длительности и силы чрезвычайного воздействия стресс и адаптация могут носить более или менее длительный характер.

Стресс и адаптация — разные явления. Механизм их возникновения и развития, как нами было показано, неодинаков [30, 33]. Для понимания механизмов их развития необходимо прежде всего определить виды стресса и адаптации. Однако мы вынуждены признать, что до настоящего времени нет удовлетворительной классификации адаптивных и стрессовых реакций и их признаков, которая была бы принята большинством исследователей. Теоретически число систем классификации типов стресса может быть неограниченным. Но любая классификация должна основываться на определенных критериях. Существующие классификации не учитывают природу воздействующих факторов, уровень организации биосистем, а также механизм их возникновения. В основу предложенной нами классификации стресса положен этиопатогенез, а также уровень организации биосистем [35].

Всестороннее изучение стресса требует не только определения типов стресса, но и выяснения филогенетических закономерностей его развития. Экстремальные факторы среды по-особому действуют на развивающийся мозг. При этом ведущее значение имеют экологические факторы — адекватные раздражители. Нами еще в 1973 г. было показано, что первоначальная в постнатальной жизни реакция щитовидной железы на экстремальные факторы появляется на те стрессоры, которые в процессе эволюции организма того или иного вида животных чаще всего встречаются и существенно влияют на жизнедеятельность. Для их преодоления или приспособления к ним, а значит и для выживания, организм вынужден сразу же после рождения реагировать изменением деятельности систем, обеспечивающих адаптивную реакцию его на окружающую среду. Позже всего, как было тогда же установлено, организм отвечает на стрессоры, которые в процессе эволюции либо не встречались, либо не имеют решающего значения в смысле выживания отдельных особей и вида в целом.

В соответствии с концепцией Селье, развитие стресса и адаптации протекает стандартно и определяется главным образом гормональным состоянием гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы. В таком случае механизм их возникновения и развития должен быть оди-

наковым. Тогда каким же образом гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система включается и действует избирательно, независимо от характера чрезвычайного раздражителя, а также не взаимодействует с другими системами? Можно думать, что хотя при стрессовой реакции имеет место активация гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, тем не менее другие функциональные системы не могут не быть каким-то образом вовлечены в действие. Так возникла мысль, что, несмотря на обязательное участие гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы в развитии стресса, как и адаптации, механизм их развития в отдельности в каждом конкретном случае неодинаков. В патогенез стресса вовлекаются в обязательном порядке также и другие железы внутренней секреции. Эта мысль была нами высказана еще в 1973 г. [24].

Дальнейшими нашими исследованиями [25—29, 31, 32, 34], а также предложенной нами классификацией [35] показано, что формирование состояния стресса определяется не только реакцией со стороны гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, как считали Селье и его последователи. Об этом свидетельствует и то, что не у всех представителей животного мира, дающих стресс-реакцию, это система развита. С другой стороны, стресс характеризуется совокупностью ответов различных функциональных систем.

Изучение функционального состояния желез внутренней секреции при действии на организм различных факторов [18, 23] дали нам основание еще в 1973 г. [24] предполагать, что роль одной и той же железы в проявлении реакции стресса неодинакова. Для выяснения были проведены специальные опыты с изучением роли различных желез внутренней секреции в развитии стресса, вызванного иммобилизацией, гипоксией и воздействием холода. Результаты исследований этой серии опытов показали, что: а) в возникновении и развитии стресса участвуют кроме гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы и другие железы внутренней секреции; б) роль одной и той же железы в развитии стресса к одним и тем же агентам, действующим в различных условиях, непостоянна; в) в возникновении стресса значительную роль, а в отдельных случаях главную, играют щитовидная, околотитовидные и половые железы.

В следующей серии опытов изучалось функциональное состояние гипоталамо-гипофизарно-нейросекреторной системы, надпочечников, щитовидной и половых желез, тимуса и желудка при действии на организм чрезвычайных раздражителей. Последние подбирались с учетом частоты их встречаемости на протяжении эволюции организма: а) раздражители, с которыми он постоянно контактировал в процессе филогенеза (температура, газовый состав воздуха, свет); б) раздражители, с которыми животные того или иного вида редко или вообще не встречались на протяжении филогенеза.

Анализ данных этой серии опытов показывает, что первоначально реагируют, т. е. дают неспецифическую реакцию на чрезвычайные раздражители, гипоталамо-гипофизарно-нейросекреторная система, надпочечники, тимус, желудок, а щитовидная, половые и парашитовидные железы включаются позже; щитовидная и половые железы отвечают неспецифической реакцией только на те стрессоры, которые редко, или вообще не встречались в процессе эволюции; неспецифическая реакция исследуемых систем сильнее всего проявляется в начале действия чрезвычайного раздражителя; с наступлением адаптации степень выраженности стрессовой реакции снижается.

Изложенные данные свидетельствуют о несостоятельности существующих мнений о едином, общем патогенетическом механизме стресса и ведущей роли в нем гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы. Участие же гипоталамуса у высших животных в возникновении стрессовой реакции, в отличие от других образований мозга, видимо, обязательно, ибо в нем располагаются специальные нервные центры, воспринимающие нервную и гуморальную сигнализацию о тех изменениях, которые происходят во внутренней и внешней среде. Таким образом, несмотря на общность симптоматики стресса, механизм его возникновения и развития неодинаков и в значительной степени обуславливается биологическим значением, силой и продолжительностью действия чрезвычайного раздражителя, функциональным состоянием гипоталамуса, как и других образований мозга, а также щитовидной, паращитовидной и половых желез. Разовьется стресс или нет, зависит не только от характера воздействующих факторов, но и от стабильности функционирования адаптивных систем, адекватность ответной реакции которых выше у животных, тренированных к стрессовым воздействиям.

Патогенез стресса, как и степень развития его вредных последствий в значительной мере, на наш взгляд, определяется также доминирующей функциональной системой в момент действия экстремального фактора. Уместно сказать, что до настоящего времени вопрос о роли доминирующей функциональной системы в патогенезе стресса и его вредных последствий не только не изучался, но даже серьезно никем не поднимался.

Известно, что вся деятельность организма животного направлена на удовлетворение меняющихся во времени биологических жизненно важных потребностей, обеспечивающих сохранение его жизни или продолжение вида. Еще Шеррингтон [40] утверждал, что для поддержания функционального единства организма совершенно необходима интеграция, которая позволяет ему выполнять в каждый момент времени одно главное действие. Для осуществления той или иной деятельности организма, направленной на удовлетворение данной потребности, используется множество крайне динамичных функциональных систем. Формирование и взаимодействие же различных функциональных систем, как показано в [21], происходит по доминантному принципу. Это значит, как утверждает Судаков [21], что всей деятельностью мозга прежде всего завладевает мотивационное возбуждение, которое вызвано наиболее биологически важной внутренней потребностью. Только после удовлетворения данной потребности деятельностью мозга завладевает другая и т. д.

У большинства животных доминирование функциональных систем в значительной степени определяется условиями жизни индивидуума, приобретенными им навыками. Например, многие животные при искусственном содержании в условиях характерного для зимы короткого светового дня не обнаруживают нормальной активности половых желез даже весной. Искусственно удлиняя день зимой, можно повлиять на их функционирование. Все это указывает на то, что доминирование той или иной функциональной системы может происходить под влиянием не только внутренних, но и внешних факторов.

В зависимости от доминирующей функциональной системы, определяемой внешними условиями и внутренним состоянием организма, и от ее взаимоотношений с другими системами, животные могут по-разному реагировать на один и тот же раздражитель. Так, олени, когда все вокруг спокойно, обращают мало внимания на самку, убегающую

из стада в поисках олененка. Но если они испуганы, то последуют за ней, как за вожаком. Другой пример: самки по-разному относятся к ухаживаниям самца в зависимости от того, находятся они в состоянии полового возбуждения или нет.

Один тип доминирующего поведения может подавлять другой. Известен случай, когда касатки — одни из самых свирепых морских хищников — оказались запертыми в канале Густава (Антарктида) вместе с тюленями-крабоведами и не трогали их. Они были сильно возбуждены и искали выход.

Косицкий [16] многими специальными экспериментами показал, что очаг доминантного возбуждения тормозит реакции организма на безразличные агенты. Ряд сильнейших воздействий, вызывающих тяжелые заболевания у контрольных животных, совершенно не оказывал подобного эффекта в случае возникновения в ЦНС сильного очага доминантного возбуждения.

Следовательно, при изучении механизма возникновения стресса в результате действия на организм того или иного фактора должно учитываться также явление доминирования конкретной функциональной системы. Это касается и адаптации.

Поэтому очень важно при изучении механизма развития стресса и адаптации определить и учесть доминирующую функциональную систему в момент действия факторов внешней среды.

На наш взгляд, можно выделить периоды жизни животного, когда доминантными являются функциональные системы, определяющие: половое поведение; вынашивание плода; материнский инстинкт; молокообразование и молоковыделение; пищевое поведение; игровое поведение; оборонительное поведение; адаптацию; поиск и адаптивную «разведку» условий среды, новой информации. В обстановке, не требующей от животного строго определенного типа активности, оно, видимо, реагирует на сигналы по принципу свободного выбора. Доминирующая функциональная система определяет не только поведение, но и самое восприятие экстремального агента. Еще А. А. Ухтомский приводил такой пример: кошка в состоянии тетки на любое поглаживание отвечает принятием позы спаривания. Самки северных оленей в период гона на удар палки сзади отвечают подачей тела назад.

При рассмотрении вопроса о доминирующих функциональных системах надо иметь в виду, что животное при общении со средой никогда не остается пассивным, а постоянно ведет непрерывный поиск и активную «разведку» условий среды. Каждое мгновение организм должен активно оценивать постоянно меняющиеся условия среды, при этом из многих возможных способов поведения определять наиболее оптимальные для каждого очередного шага.

Вряд ли можно считать, что движущим мотивом поведения животного являются лишь возникшие в данный момент биологические потребности, ибо в этом случае поведение всегда бы сводилось лишь к действиям, направленным на поддержание и сохранение физиологического равновесия (гомеостаза) в организме. Как только та или иная биологическая потребность оказалась бы удовлетворенной, повод для деятельности исчез бы и тем самым вряд ли возможно была бы дальнейшая эволюция вида.

Важнейшим стимулом эволюции животного является поиск информации об окружающей среде. Поэтому поведение любого животного с развитой нервной системой всегда активно и направлено на поиски информации. По-видимому, именно это (возможность получать, перерабатывать и анализировать информацию) является одним из важ-

нейших жизненных стимулов. И если приток информации прекращается, организм становится чрезвычайно деятельным в поисках возможности получить информацию. Это полный мотив поведения любого организма, обладающего развитой нервной системой. Сам принцип активности, необходимой для получения информации, является, по-видимому, всеобщим для всех живых существ.

Биологические потребности отражают этот минимум, без которого вообще жизнь невозможна. Но если он в какой-то мере обеспечен, деятельность направлена на активную организацию притока информации.

Поскольку животное всегда находится в состоянии активности, которое необходимо для поддержания организованного существования составляющих его частей, в осуществлении всех доминант, как и при формировании ответной реакции организма на чрезвычайные воздействия, принимает участие двигательный аппарат, т. е. как бы на фоне указанных выше доминант накладывается так называемая двигательная доминанта. Для их осуществления требуется восполнение затраты энергии, ибо в противном случае организм очень быстро рассеялся бы в окружающей среде. Вот почему среди других систем доминирование функциональных систем, обеспечивающих двигательную активность и пищевое поведение, является наиболее значительным для сохранения индивидуальной жизни организма, и их доля в общей структуре доминант наиболее устойчива. Хотя эти функциональные системы и наиболее устойчивы, вместе с тем последствия, к которым они приводят, для организма являются наиболее тяжелыми.

От состояния текучего гомеостаза и доминирующей функциональной системы зависит формирование не только стрессовой, но и адаптивной реакции. Адаптивный процесс, видимо, также как и стрессовый, имеет фазовую структуру и определенную стадийность. Однако до настоящего времени еще не разработаны принципы или критерии типизации отдельных этапов процесса адаптации. Это в значительной степени затруднено множеством разнообразных по своим свойствам экстремальных раздражителей во внешней среде, предполагающих не только множество путей их воздействия на живые системы, но и разнообразных механизмов и этапов возникновения самой адаптации. Надо сказать, что наши знания о физиологических механизмах, лежащих в основе адаптации, находятся еще на таком уровне, когда между физиологами, биохимиками, морфологами, генетиками и другими специалистами, изучающими эту проблему на разных уровнях организации организма, еще нет взаимопонимания. Сегодня, видимо, можно лишь утверждать, что механизмы и этапы возникновения врожденной и приобретенной адаптации в процессе индивидуальной деятельности организма, неодинаковы. Врожденные адаптационные реакции в основном одновариантны и имеют готовые, вполне сформировавшиеся механизмы, генетически детерминированы и, видимо, являются срочными, а приобретенные в онтогенезе — это постепенно формирующиеся мультивариантные реакции длительного характера.

Адаптационные реакции в ходе не только филогенеза, но и онтогенеза постоянно видоизменяются, как бы совершенствуются [2]. Характер их проявления может быть объяснен только с позиций единства структурно-функциональных изменений, с позиций системного подхода и никак не свойствами одной какой-либо системы, взятой в отдельности, в том числе нервной или эндокринной.

Направленность приобретенной реакции исходит не от организма, а от взаимодействия организма со средой. Приобретенные реакции,

видимо, бывают двух типов: определяемые вновь приобретенным генетическим материалом и возникающие в результате фенотипических реакций на внешние стимулы. Их роль в адаптации вида к новым условиям жизнедеятельности разная. Для приобретенной адаптации, видимо, характерным является обязательная мобилизация энергетических и пластических ресурсов, защитных и компенсаторных возможностей организма, усиление синтеза энзимных и структурных белков. На разных стадиях развития адаптации роль тех или иных реакций, как и звеньев, определяющих ее формирование, неравноценна и, видимо, имеет место перемещение лимитирующих локусов регуляции с одних реакций (звеньев) на другие в общей последовательности процесса, обеспечивающего реализацию события. Для формирования приобретенной адаптации, на наш взгляд, обязательным является наличие резервов, а сами функциональные системы, обеспечивающие адаптацию, должны обладать пластичностью, которая приобреталась в процессе филогенеза.

Следовательно, формирование адаптивной реакции к факторам, встречавшимся в процессе филогенеза (по сравнению с теми, которые не встречались), должно происходить легче и быстрее. Изменения в организме в процессе адаптации к среде имеют свою предысторию в филогенезе и могут возникнуть при соответствующих морфологических и биохимических предпосылках. Этим мы хотим подчеркнуть значение в проявлении адаптации «преадаптации». Для врожденной, как и для приобретенной, адаптации важнейшим признаком ее наступления должно быть не столько поддержание гомеостаза той или иной функции органа или функциональной системы, на которые в основном направлено действие фактора среды, сколько способность оставлять потомство и размножаться.

Еще экспериментально не решен вопрос и о том, может ли формироваться адаптивная реакция без стресса, хотя Казначеев [14] считает, что организм человека в процессе адаптации к условиям севера испытывает своеобразное состояние напряжения, названное им синдромом «полярного напряжения».

На основании собственных и литературных данных мы пришли к выводу, что в организме животного при его попадании в необычные условия жизнедеятельности первоначально возникают стрессовые реакции, после чего на их фоне в той или иной степени по фазам развивается процесс адаптации. Если стресс и адаптация не обеспечивают поддержания гомеостаза в новых условиях функционирования организма, то это вызывает болезнь или смерть. Следовательно, решение проблемы адаптации приобретает особую актуальность в век научно-технического прогресса и не представляется возможным без изучения механизмов гомеостаза и патогенеза стресса.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. Х. Теория функциональной системы. — Успехи физиол. наук, 1970, № 1.
2. Аршавский И. А. Механизмы и особенности физиологического и патологического стресса в различные возрастные периоды. — В кн.: Актуальные проблемы стресса. Кишинев: Штиница, 1976, с. 5—23.
3. Баевский Р. М. Принципы диагностики донозологических состояний. — В кн.: Стресс и адаптация. Кишинев: Штиница, 1978, с. 207—208.
4. Баевский Р. М. Проблема прогнозирования состояния здоровья организма в процессе его адаптации к различным воздействиям. — В кн.: Нервные и эндокринные механизмы стресса. Кишинев: Штиница, 1980, с. 30—61.
5. Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М.: Медицина, 1966.

6. Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. М.: Медицина, 1974.
7. Блехман И. Н. Синхронизация динамических систем. М., 1971.
8. Бочков Н. П., Иванов В. И. Генетические механизмы гомеостаза организма. — В кн.: Гомеостаз. М.: Медицина, 1976.
9. Вальдман А. В. Нервная система и гомеостаз. — В кн.: Гомеостаз/Под ред. Л. Д. Горизонтова. М.: Медицина, 1976.
10. Василевский Н. Н. Экологическая физиология мозга. Л.: Медицина, 1979.
11. Васильева З. А., Пухова О. А. Неспецифическое лечение хронических заболеваний. Л.: Медицина, 1963.
12. Горизонтов П. Д. Гомеостаз, его механизмы и значение. — В кн.: Гомеостаз. М.: Медицина, 1976.
13. Иващенко А. Г. Кибернетические системы с комбинированным управлением. Киев, 1966.
14. Казначеев В. П. Биосистема и адаптация. Новосибирск: Наука, 1973.
15. Казначеев В. П. Допозологические состояния как результат процесса адаптации организма к условиям среды. — В кн.: Стресс и адаптация. Кишинев: Штиница, 1978, с. 228—229.
16. Косицкий Г. И. и Смирнов В. М. Нервная система и стресс (о принципе доминанты в патологии). М.: Наука, 1970.
17. Кравчинский Б. В. Физиология водно-солевого обмена. Л.: Наука, 1963.
18. Марин Л. П., Робу А. И., Фурдуй Ф. И. Свободная и связанная с белком фракция кортикостероидов у крыс при различных ulcerогенных воздействиях на организм. — Патол. физиол. и эксп. тер., 1973, № 3, с. 56—58.
19. Меницкий Д. Н. Основные проблемы теоретической и прикладной нейрокибернетики. — В кн.: Очерки прикладной нейрокибернетики. Л.: Наука, 1973.
20. Новосельцев В. Н. Гомеостаз организма как система управления. М.: изд. Ин-та проблем управления, 1973.
21. Судаков К. В. Биологические мотивации. М.: Медицина, 1971.
22. Удовенко Г. В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям. — Тр. ВИРА по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1979, т. 64, вып. 3. Л. с. 5—22.
23. Фурдуй Ф. И. Изучение регуляции функции щитовидной железы и механизма возникновения диффузного токсического зоба: Автореф. докт. дис. Кишинев, 1969.
24. Фурдуй Ф. И., Бабарэ Г. М., Гурагата Е. Н. и др. Функция некоторых желез внутренней секреции при действии на организм чрезвычайных раздражителей. — В кн.: Стресс и его патогенетические механизмы. Кишинев: Штиница, 1973, с. 43—45.
25. Фурдуй Ф. И., Бабарэ Г. М., Гурагата Е. Н. и др. Влияние желез внутренней секреции на устойчивость организма к стремительно развивающемуся кислородному голоданию. — Изв. АН МССР: Сер. биол. и хим. наук, 1975, № 4, с. 83—84.
26. Фурдуй Ф. И. Некоторые общие вопросы развития стресса. — В кн.: I съезд физиологов Молдавии: Реф. докл. и сообщ. Кишинев: Штиница, 1976, с. 98—99.
27. Фурдуй Ф. И., Штирбу Е. И., Хайдарлиу С. Х. и др. К проблеме стресса и его профилактике. — В кн.: I съезд физиологов Молдавии: Реф. докл. и сообщ. Кишинев: Штиница, 1976, с. 99—100.
28. Фурдуй Ф. И., Бабарэ Г. М., Гурагата Е. Н. и др. Функциональное состояние некоторых эндокринных желез при чрезвычайных воздействиях и роль этих желез в приспособительных реакциях организма. — В кн.: Актуальные проблемы стресса. Кишинев: Штиница, 1976, с. 243—259.
29. Фурдуй Ф. И., Бабарэ Г. М., Гурагата Е. Н. и др. Значение желез внутренней секреции в проявлении устойчивости организма к стрессовым воздействиям. — В кн.: Модели и методы изучения экспериментальных эмоциональных стрессов. Волгоград, 1977, с. 313—314.
30. Фурдуй Ф. И., Хайдарлиу С. Х., Штирбу Е. И. и др. Изучение механизмов устойчивости организма к стрессовым воздействиям. — В кн.: Тез. докл. IV всесоюз. семинара по развитию общей теории функциональных систем. 23—24 января 1978 г. М., 1978.
31. Фурдуй Ф. И., Бабарэ Г. М., Бешета Т. С. и др. Адаптация, стресс и железы внутренней секреции. — В кн.: Тез. докл. всесоюз. симп.: Стресс и адаптация. Кишинев: Штиница, 1978, с. 63—64.
32. Фурдуй Ф. И. К патогенезу стресса. — В кн.: Тез. докл. II съезда физиологов Молдавской ССР. Кишинев: Штиница, 1980, с. 79.
33. Фурдуй Ф. И., Бабарэ Г. М., Белоус Т. К. и др. Стресс и адаптация. К механизму их возникновения. — В кн.: Нервные и эндокринные механизмы стресса. Кишинев: Штиница, 1980, с. 195—210.

34. Фурдуй Ф. И., Бабарэ Г. М., Белоус Т. К. и др. Стресс и адаптация. К механизму их возникновения. — В кн.: Нервные и эндокринные механизмы стресса. Кишинев: Штиница, 1980, с. 210—221.
35. Фурдуй Ф. И. Стресс и его классификация. — Изв. АН МССР: Сер. биол. и хим. наук, 1980, № 6, с. 5—8.
36. Цыпкин Я. З. Адаптация и обучение в автоматических системах. М., 1968.
37. Черниговский В. Н. К характеристике современного этапа в развитии концепции о кортико-висцеральных взаимоотношениях. — Физиол. журн. СССР, 1969, 55, № 8, с. 904—911.
38. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968.
39. Cannon W. The Wisdom of the Body. N. Y., 1932.
40. Sharrington C. S. The Integrative Action of the Nervous System. Cambridge: University Press, 1906.

Поступила 18.VII 1980

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ШТИНЦА»  
ГОТОВИТСЯ К ВЫПУСКУ В 1982 ГОДУ

Фурдуй Ф. И., Штирбу Е. И., Хайдарлиу С. Х. и др.  
Стресс в животноводстве. — На русском языке. 12 л., 2 руб.

В монографии обобщаются современные данные о роли стресса в возникновении различных заболеваний и в понижении продуктивности сельскохозяйственных животных. Описаны механизмы развития стресса. Дана оценка действия на организм животного основных стрессорных факторов, сопутствующих промышленному животноводству. Особое внимание уделено мерам борьбы со стрессом в условиях концентрации и специализации сельскохозяйственного производства.  
Книга рассчитана на физиологов, ветеринаров и зооинженеров.

Оформление заказа см. на стр. 65

## ХИМИЯ

Д. П. ПОПА

### ЭКЗОГЕННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

XXVI съезд КПСС наметил на восьмидесятые годы широкую программу дальнейшего подъема благосостояния народа, в которой особое внимание уделено дальнейшему развитию и росту эффективности всех отраслей сельского хозяйства, всемерной интенсификации его производства. Для выполнения этих заданий партии и правительства специалистам сельского хозяйства и ученым необходимо научиться получать хорошие и гарантированные урожаи, независимо от условий окружающей среды, снизить энергетические затраты на единицу производимой продукции, повысить производительность труда в сельском хозяйстве.

Одним из решающих условий обеспечения стабильности сельскохозяйственного производства и повышения эффективности затраченных энергоресурсов является комплексное решение проблемы повышения адаптивного потенциала культурных растений [2]. Важная роль в этом комплексе принадлежит экзогенным факторам и в первую очередь синтетическим регуляторам роста растений — биологически активным веществам, при помощи которых можно управлять физиологическими процессами развития на разных уровнях организации, оптимизировать адаптивные реакции растений.

Растения обладают природной (эндогенной) системой регуляторов роста, достаточно хорошо изученной в настоящее время [1, 5]. Она обеспечивается пятью группами фитогормонов: ауксинами, гиббереллинами и цитокининами, обладающими стимуляторным действием, а также абсцизовой кислотой и этиленом, проявляющими ингибиторные свойства. Сбалансированное соотношение стимуляторов и ингибиторов гарантирует протекание физиологических процессов в нужном направлении, а следовательно, и согласованную деятельность всех частей растений. Воздействие на регуляторный механизм экзогенными факторами ведет к изменению гормонального статуса растения, что позволяет сознательно придавать нужное направление процессам метаболизма. Таким образом, правильно используя регуляторы роста, можно создать условия для более полного раскрытия резервов растений, заложенных в них природой в рамках генотипа, для сохранения высокой продуктивности даже в неблагоприятных, экстремальных условиях.

Сегодня в мировой сельскохозяйственной практике широко используются препараты, регулирующие процессы прорастания семян, корнеобразования, вегетативного роста, цветения, плодоношения, дефолиации и др. Регуляторы роста способствуют равномерному созреванию плодов и листьев табака, что облегчает уборку и повышает качество товарной продукции. Они применяются также против полега-

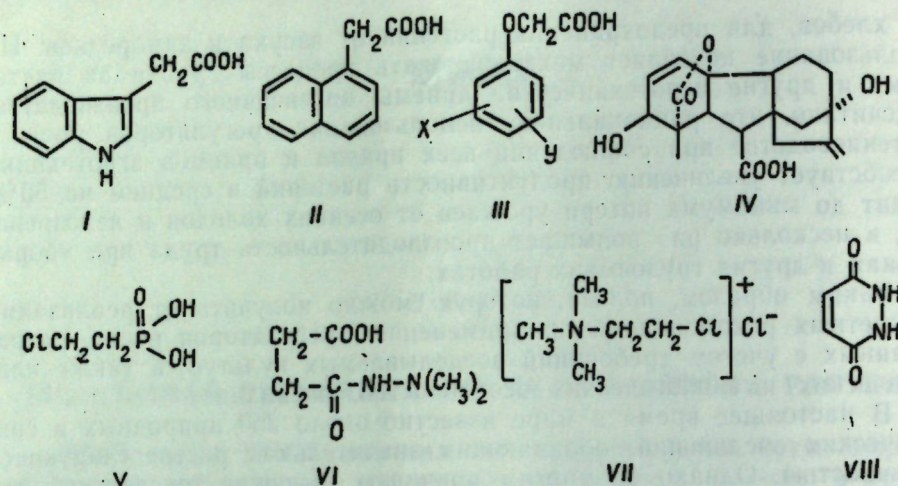
ния хлебов, для предохранения растений от засухи и заморозков. Их использование позволяет механизировать процессы ухода за растениями и другие агротехнические приемы интенсивного производства. Подсчитано, что рациональное использование регуляторов роста в растениеводстве при соблюдении всех правил и приемов агротехники способствует увеличению продуктивности растений в среднем на 50%, сводит до минимума потери урожая от осенних холодов и недозревания, в несколько раз повышает производительность труда при уборке урожая и других трудоемких работах.

Таким образом, польза, которую можно получить от реализации конкретных рекомендаций по применению регуляторов роста, разрабатанных с учетом требований возделываемых культур, а также климатических и экологических особенностей, очевидна.

В настоящее время в мире известно около 250 природных и синтетических соединений, обладающих значительной рострегулирующей активностью. Однако по многим причинам (высокая токсичность, высокая стоимость, нежелательные побочные эффекты и др.) лишь 10—12% из них нашли более или менее широкое практическое применение в виде различных препаратов. Этого, конечно, крайне недостаточно, если учесть односторонность действия многих из используемых соединений, а также высокую избирательность регуляторов к видовым и сортовым особенностям растений, зависимость их действия от климатических условий и постоянно растущее количество запросов на применение регуляторов роста, вызванных дальнейшей интенсификацией современного сельскохозяйственного производства.

Так, например, в связи с коренным изменением технологий производства продуктов растениеводства актуальное значение приобретают сегодня вопросы экзогенного индуцирования партенокарпии, формирования крон и борьбы с периодичностью плодоношения у плодовых при помощи ретардантов, химического пасынкования табака, регуляции пола у растений с раздельнопольными цветками и многие другие. Поэтому одной из важных задач в разработке основ адаптивной системы растениеводства в современных условиях является поиск и создание новых высокоэффективных регуляторов, безвредных для окружающей среды, всестороннее изучение их свойств и составление конкретных рекомендаций по их использованию. Однако в практических целях в первую очередь должны быть использованы с максимальной эффективностью имеющиеся уже в арсенале науки активные вещества, для чего необходимо учесть в конкретных условиях производства весь опыт отечественных и зарубежных работ.

Применяемые в настоящее время регуляторы роста по общему характеру действия можно условно разделить на четыре группы. Первая группа включает вещества ауксинового типа, вызывающие деление, растяжение и дифференциацию клеток. Сюда относятся природный гетероауксин (I), а также некоторые арил- и арилоксипроизводные уксусной кислоты, например,  $\alpha$ -нафтилуксусная кислота (II), хлорфеноксипропионовые кислоты (III) и др. Эти соединения в зависимости от концентрации могут быть использованы для стимуляции корнеобразования, предотвращения опадения плодов, прореживания завязей, стимуляции плодообразования. Они часто дают хорошие результаты, особенно в сочетании с гиббереллинами. В больших количествах эти вещества действуют как гербициды (например, 2,4-Д) [1]. Во вторую группу входят стимуляторы гиббереллинового действия, ускоряющие деление клеток меристем и усиливающие их растяжение. Главным представителем этой группы является гибберелловая



кислота, или гиббереллин  $A_3$  (IV) — природный фитогормон, получаемый в результате микробного синтеза. Гиббереллины применяются для улучшения плодоношения томатов, ягод, для получения высоких урожаев бессемянных сортов винограда, стимуляции прорастания клубней картофеля и т. д. [3].

В последние годы большое значение приобрели препараты, полученные на основе 2-хлорэтилфосфоновой кислоты (V) и ее производных [1]. Их действие основано на высвобождении в растительной ткани этилена — природного ингибитора роста. Наиболее распространенными препаратами этого типа является этрел, амхем, компосан и др. Этрел ускоряет созревание плодов, облегчает их отделение от плодоножки, изменяет соотношение женских и мужских цветков у растений семейства тыквенных. Спектр действия этих препаратов продолжает расширяться.

Разнообразной по химическому составу, но единой по своему действию является группа веществ, названных ретардантами. Они замедляют деление и растяжение клеток субапикальной меристемы, вызывают укорачивание и утолщение стебля, ингибируют рост побегов, но не оказывают отрицательного влияния на фотосинтез, а следовательно, и на продуктивность растений. К этой группе регуляторов относятся такие известные препараты, как алар (VI), хлорхолинхлорид (VII) и др. Алар используется в садоводстве для торможения роста побегов, а хлорхолинхлорид (ССС, или тур) — для борьбы с полеганием хлебов и ускорения плодоношения у плодовых [1].

Среди других известных регуляторов следует отметить гидразид малеиновой кислоты (ГМК) (VIII). Препарат используется для задерживания прорастания корнеплодов, для вершкования и пасынкования табака и других операций [4]. Действие его основано на ингибировании процесса деления клеток в меристемах.

Из приведенного выше материала видно, что в области создания регуляторов роста накоплен уже большой фактический материал. Однако в целом знания о синтетических активных веществах бессистемны, не позволяют прогнозировать дальнейшие исследования, обрекают экспериментатора на долгий и малоэффективный поиск. Поэтому важнейшей задачей на данном этапе является разработка методов моделирования молекул регулятора, позволяющих с определенной вероятностью проектировать активные регуляторы. Эта задача включает ряд не менее важных вопросов разного плана. Например, необходимо

знать зависимость активности регуляторов от их структуры, механизмы действия регуляторов на молекулярном уровне, природу взаимодействия регулятора с рецептором и многое другое. Пока ориентировочными моделями для синтетиков служат только природные фитогормоны. Этим, вероятно, и объясняется общая тенденция в последние годы к созданию активных структурных аналогов природных регуляторов как наиболее перспективных веществ, а также к детальному изучению всех аспектов химии и биохимии фитогормонов.

Рассматривая возможности экзогенной регуляции адаптивного потенциала растений с точки зрения увеличения их продуктивности, нельзя упускать из виду и другую сторону этого вопроса — возможные последствия нарушения гормонального баланса. Необходимо в каждом отдельном случае изучать влияние регуляторов роста на устойчивость растений к болезням, к низким температурам и другим факторам (особенно у многолетних культур).

В условиях интенсивного использования пестицидов и особенно гербицидов возникает также необходимость изучения их влияния на активность и действие регуляторов. Серьезного внимания заслуживает и вопрос о вторичном действии регуляторов, связанном с возможным накоплением их метаболитов. Только комплексное решение всех этих задач может обеспечить высокую эффективность использования регуляторов роста в растениеводстве.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гамбург К. З., Кулаева О. Н., Муромцев Г. С. и др. Регуляторы роста растений. М.: Колос, 1979.
2. Жученко А. А. Роль фундаментальной науки в развитии аграрно-промышленного комплекса. — Вестн. АН СССР, 1980, № 5, с. 65—72.
3. Муромцев Г. С., Агнестикова В. Н. Гормоны растений. Гиббереллины. М.: Наука, 1973.
4. Ракигин Ю. В. Гидразид малеиновой кислоты, природа его действия и практическое применение. — В кн.: Гидразид малеиновой кислоты как регулятор роста растений. М.: Наука, 1973, с. 5—93.
5. Рост растений и природные регуляторы / Под ред. В. И. Кефели. М.: Наука, 1977.

Поступила 18.VII 1980

**АКАДЕМИК АН МССР Г. В. ЛАЗУРЬЕВСКИЙ —  
ОРГАНИЗАТОР ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ХИМИИ  
ПРИРОДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В МОЛДАВИИ**

6 мая 1981 г. исполнилось 75 лет со дня рождения и 55 лет научной, научно-организационной и педагогической деятельности известного ученого-химика академика АН МССР, доктора химических наук, профессора, заслуженного деятеля науки Молдавской ССР Георгия Васильевича Лазурьевского.

Г. В. Лазурьевский родился в Ташкенте. Трудовую деятельность Георгий Васильевич начал очень рано. В 1926 г. он поступил на химический факультет Узбекского университета, затем в 1930 г. — в аспирантуру, по окончании которой в 1932 г. был оставлен при кафедре органической химии в должности ассистента. Георгий Васильевич надолго (до 1953 г.) связал свою судьбу с Узбекским университетом, где вел большую педагогическую, научно-исследовательскую и административную работу (был деканом химического факультета, проректором по учебно-научной работе, и. о. ректора), проявил себя способным лектором и ученым. В это же время Георгий Васильевич подготовил и защитил кандидатскую (1938 г.) и докторскую (1951 г.) диссертации. Здесь сформировались научные интересы ученого, которые навсегда оказались связанными с химией природных веществ, в частности с химией алкалоидов. Им было проведено систематическое исследование богатой флоры Узбекистана на содержание этих важных в теоретическом и практическом плане веществ.

С 1953 г. Георгий Васильевич работает в Молдавии. Хочется отметить его заслуги в становлении химической науки в нашей республике. В 1953—1956 гг. профессор Г. В. Лазурьевский возглавляет кафедру органической химии Кишиневского государственного университета, будучи одновременно деканом химического факультета. С 1956 г. его деятельность неразрывно связана с Молдавским филиалом АН СССР, а затем с Академией наук МССР, действительным членом которой он стал с момента ее образования (1961 г.). Г. В. Лазурьевский работает заместителем председателя Молдавского филиала АН СССР (1956—1961 гг.), директором Института химии (1961—1965 гг.), Главным ученым секретарем Президиума АН МССР (1965—1970 гг.) и вице-президентом (1970—1972 гг.). Георгий Васильевич — организатор и бессменный научный руководитель лаборатории химии природных соединений Института химии АН МССР.

Научные интересы академика Г. В. Лазурьевского охватывают разнообразные разделы химии природных соединений: алкалоиды и терпеноиды, дубильные вещества и сахара, каннабиноиды и гликозиды. Совместно со своими учениками Георгий Васильевич внес большой вклад в развитие химии всех этих классов органических веществ, а

Кишинев стал признанным центром исследований по химии природных соединений.

Для научных исследований Г. В. Лазурьевского характерна их неразрывная связь с нуждами народного хозяйства. Его труды по изучению растительных физиологически активных и других полезных веществ, в том числе и выделенных из отходов производства, хорошо известны у нас в стране и за рубежом. Под его руководством ведутся целенаправленные исследования химических основ иммунитета некоторых полезных растений (винограда, пасленовых культур) к грибковым заболеваниям.

Г. В. Лазурьевский — автор и соавтор более 240 статей, 5 монографий и учебников, 12 авторских свидетельств, 6 научно-популярных брошюр.

Много сил и энергии отдал и отдает Г. В. Лазурьевский подготовке и воспитанию молодой научной смены. Многочисленные его ученики успешно трудятся в Институте химии АН МССР и во многих других научных учреждениях страны. Им подготовлено 8 докторов и около 40 кандидатов наук.

За плодотворную педагогическую, научно-исследовательскую и организационную деятельность и большую общественную работу академик Г. В. Лазурьевский награжден орденами Трудового Красного Знамени, «Знак Почета», многими медалями и семью Почетными грамотами Президиумов Верховного Совета Узбекской ССР и Молдавской ССР. В 1972 г. его имя занесено в Золотую Книгу Почета Молдавской ССР, а в 1979 г. ему было присвоено высокое звание «Заслуженный деятель науки Молдавской ССР».

Г. В. Лазурьевский — ветеран КПСС, членом которой состоит более 40 лет. Он избирался членом ЦК Компартии Молдавии и секретарем парткома АН МССР, в настоящее время он является членом партийного бюро Института химии АН МССР. Георгий Васильевич избирался также депутатом Кишиневского горсовета.

Партийной принципиальностью, требовательностью к себе и сотрудникам, трудолюбием, внимательным отношением к людям неутомимый труженик науки — академик Г. В. Лазурьевский — снискал всеобщее уважение и заслуженный авторитет.

Молдавские ученые желают Георгию Васильевичу крепкого здоровья и новых творческих успехов.

П. Ф. ВЛАД  
директор Института химии  
АН МССР



## РЕФЕРАТЫ

УДК 576.12:582:576.3.17:581.144.4.

Принципы эволюции и адаптивные преобразования в структуре и ультраструктуре растений. *Матиенко Б. Т.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 5—27.

Рассматриваются характер и пути действия принципов эволюции (типов филогенетических изменений, модусов органогенеза) в пределах адаптации, направленных на совершенствование структур и ультраструктур растений. Описаны два новых принципа и намечены дальнейшие исследования по эволюционной оценке структурной организации растений. Библиогр. 172.

УДК 581.526.34+575.826

Об адаптации растений в фитоценозах к условиям среды. *Гейдеман Т. С.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 28—33.

Автор рассматривает растительное сообщество как открытую систему, которая не только постоянно испытывает воздействие окружающей среды, но и сама влияет на эту среду. Подробно рассматривается средообразующее действие лесов. Определяется показатель глубины адаптации не только отдельных видов растений, но и всего фитоценоза к данным особенностям среды. Выявлены средства достижения максимальной продуктивности сообществ: а) структурная организация всей биологической системы, различная в разных лесорастительных условиях; б) длительный фитоценогенетический отбор видов, способных к совместному обитанию; в) разнообразие приспособления биологии видов, обеспечивающие семенное и вегетативное размножение растений и сохранение ими фитоценологических позиций, выработанных за длительные периоды продолжительного процесса адаптации. Библиогр. 14.

УДК 581.3; 581.14; 581.16

О взаимоотношениях зародыша и эндосперма на ранних этапах развития. *Чеботарь А. А.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 34—39.

Рассматривается ранний эмбриогенез злаковых растений. Показано, что на темп оплодотворения особое влияние оказывает тип опыления и экологические факторы. Взаимодействие проэмбрио и эндосперма на ранних фазах эмбриогенеза рассматривается как обязательный статус. Автор делает вывод, что характер взаимодействия апикальной клетки с базальной перерастает в сложную систему (норму) реакций эмбриональных структур на внешние факторы, что определяет степень адаптивности будущего организма в целом. Табл. 2, библиогр. 7, ил. 4.

УДК 581.1.032.3

Адаптация растений к засухе. *Кушиниренко М. Д.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 40—48.

Приводится краткий обзор работ, отражающих проблему адаптации и устойчивости растений к засухе. Обсуждается природа защитно-приспособительных реакций к водному стрессу, включая и работы, выполненные автором. Показано, какие признаки и свойства характеризуют засухоустойчивость, в том числе и плодовых культур. Излагается ряд перспектив изучения засухоустойчивости растений. Библиогр. 54.

УДК 577.3

Неаррениусовская кинетика ферментативного катализа и температурная адаптация экотермных организмов. *Коварский В. А.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 48—53.

На основе представлений о кинетическом фазовом переходе первого рода в субстрат-ферментном комплексе, как электрон-колебательной системе, дается объяснение неаррениусовской кинетике скоростей ферментативного катализа. Указывается, что для экотермных организмов в точках аррениусовских анаморфоз происходит включение либо выключение ведущих ферментных систем (эффект «температурного ключа») и тем самым реализуется канал ввода информации для температурной адаптации организма. Предсказывается существование эффекта температурного гистерезиса. Указывается на связь этого эффекта с морозоустойчивостью растений. Табл. 1, библиогр. 18, ил. 3.

УДК 577.217

Адаптивный потенциал аппарата трансляции генетической информации. *Шварц В. С.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 54—58.

Обосновывается важность изучения адаптивных реакций на молекулярном уровне биологической организации. Показана значимость регуляции внутриклеточных процессов на уровне трансляции. Высказан ряд соображений о роли скорости и точности трансляции в суммарном адаптивном потенциале клетки и намечены пути исследований, конечной целью которых является управление этими параметрами работы трансляционного аппарата. Библиогр. 16.

УДК 581.167/581.5.632.938

Иммуногенетические проблемы в связи с селекцией устойчивых сортов сельскохозяйственных растений. *Балашова Н. Н.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 59—65.

В современном сельскохозяйственном производстве при внедрении устойчивых сортов из-за их генетической однородности и широкого распространения в различных экологических районах резко увеличивается опасность возникновения эпифитотий и панфитотий отдельных болезней. Рассматриваются возможные пути увеличения генетического разнообразия доноров устойчивости. Особое внимание уделяется способам повышения общей и специфической адаптивности, в том числе и горизонтальной устойчивости растений к патогенам. Приводятся сведения о биохимической природе устойчивости растений к болезням и вредителям. Библиогр. 43.

УДК 581.55

Структура населения наземных позвоночных в различных биогеоценозах Молдавии. *Гаян И. М.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 66—73.

Дается анализ структуры населения наземных позвоночных в естественных и искусственных биогеоценозах. Приводятся данные о видовом разнообразии, трофических связях, численности, биомассе фоновых видов позвоночных как в лесах (учитывая их топологические особенности), так и в садах и лесных полосах. Освещено значение древесных насаждений в процессе формирования фауны агроценозов и указывается на роль наземных позвоночных в общей системе биогеоценоза. Библиогр. 23.

УДК 612.43/45.017.2:616—092

Гомеостаз, стресс и адаптация. *Фурдуй Ф. И.* Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 74—87.

Рассматриваются современные данные литературы и результаты собственных исследований о регуляции гомеостаза, механизмах возникновения и развития стресса и адаптации. Раскрывается роль гомеостаза в адаптации и проявлении реакций стресса, а также в возникновении патологии организма. Доказывается несостоятельность существующего мнения о едином механизме развития стресса и приводятся новые данные, подтверждающие ранее выдвинутое автором положение и неодинаковом патогенезе стресса. Обсуждается вопрос о роли доминанты в развитии стресса и адаптации. Раскрываются особенности протекания стресса и адаптации. Библиогр. 40.

УДК 631.811.98

Экзогенная регуляция роста и развития растений. Попа Д. П. Известия Академии наук Молдавской ССР, Серия биологических и химических наук, 1981, № 3, с. 88—91.

Показана роль регуляторов роста растений в современном сельскохозяйственном производстве. Раскрыто их значение как экзогенных факторов, при помощи которых можно управлять физиологическими процессами развития растений, а следовательно, менять их адаптивный потенциал. Дана общая характеристика наиболее важных препаратов. Намечены основные задачи дальнейших фундаментальных и прикладных исследований в области регуляторов роста растений. Обращено внимание на проблемы, которые могут возникнуть на практике в результате систематического экзогенного вмешательства в гормональное равновесие организма. Библиогр. 5.

**В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ШТИНЦА»  
ГОТОВИТСЯ К ВЫПУСКУ В 1982 ГОДУ**

Бужоряну В. В., Молдован М. Я. **Ультраструктура вирусных включений в растительной клетке: Атлас.** — На русском языке. 12 л., 2 р. 30 к.

Обобщены результаты исследований по изучению субмикроскопической организации вирусных включений в клетках листа табака. Описаны цитоплазматические и ядерные включения, индуцируемые вирусами разных таксономических групп, приведены данные об их морфологии, структуре и природе. Атлас включает около 200 электронно-микроскопических фотографий.

Книга является первым изданием подобного рода в отечественной литературе и может служить научным и учебным пособием для вирусологов, цитологов, студентов биологических факультетов и практических работников сельского хозяйства.

Оформление заказа см. на стр. 65