

КАРЕЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АН СССР
ИНСТИТУТ ЛЕСА

АДАПТАЦИЯ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ
УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

ПЕТРОЗАВОДСК 1984

Редакционная коллегия:

А. Д. Волков, В. И. Ермаков,

Ю. З. Кулагин

,
М. А. Щербакова

Предисловие

В последнее десятилетие в нашей стране резко увеличилось количество исследований по индустриальной экологии, имеющих целью расширить на дендрологическом материале долгосрочную программу «Человек и биосфера» и выработать рекомендации по широкому и эффективному использованию древесных растений для оптимизации техногенных ландшафтов и оздоровления окружающей среды в индустриальных центрах страны. В связи с этим одной из основных проблем биологии в современных условиях является проблема адаптации. Она имеет прямое отношение к более глубокому познанию эволюции древесных растений и их сообществ, к выявлению наследственно закрепленных ответных реакций организмов на изменение условий среды.

Изучение вопросов адаптации высококвалифицированными специалистами позволяет раскрыть основные механизмы адаптации на субклеточном, клеточном, организменном, популяционном, видовом и ценотическом уровнях, выяснить пути и способы приспособления древесных растений к природным и антропогенным неблагоприятным факторам среды и помогает наметить конкретные меры по предупреждению нежелательных последствий хозяйственной деятельности человека.

Сборник издается в соответствии с решением Второго Всесоюзного совещания по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды, которое проходило в г. Петрозаводске в октябре 1981 г. В статьях обсуждаются проблемы физиолого-биохимических адаптаций, преадаптаций и реакций растений на загрязнение атмосферы и другие антропогенные воздействия на среду. Авторы затрагивают вопросы, касающиеся иерархии адаптивных процессов, ритмологического аспекта физиологии древесных растений, глубокой перестройки обмена веществ, энергии и ультраструктурной организации клеток и тканей в экстремальных условиях.

Материалы сборника могут заинтересовать биологов, физиологов, генетиков, экологов и лесоводов.

АДАПТАЦИИ ПО ЗАЩИТЕ ОНТОГЕНЕЗА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

В решении проблемы хозяйственного освоения Арктики, аридных областей, высокогорий и других районов с крайне неблагоприятными условиями среды существенная роль принадлежит фитомелиорации с помощью лесообразующих древесных растений. Без нее нельзя добиться положительных результатов и при оптимизации техногенных территорий, закономерно появляющихся вследствие интенсивной добычи и переработки природных ресурсов. Но возникающий при этом комплекс неблагоприятных почвенно-климатических и техногенных факторов, которые надлежит существенно ослабить с помощью средообразующей функции лесообразователей, оказывает на последние угнетающее воздействие. Несомненно, что за выполнение полезной средоулучшающей функции древесные растения вынуждены «платить», сокращая биомассу, долговечность, темпы размножения. Поэтому наша задача в этой обстановке должна заключаться в подборе видов с более мощной средоулучшающей функцией и с меньшим размером вышеуказанной «платы», т. е. обладающих повышенной устойчивостью. Но кроме подбора соответствующих лесообразователей необходимо прогнозировать их выживаемость, рост и самовозобновление в различных неблагоприятных местообитаниях. Напомним, что в качестве критерия степени совершенства защитных приспособлений принято использовать их итоговый эффект — осуществление нормального органогенеза и прохождение растением полного онтогенеза, на которых и базируются интересующие лесоводов процессы роста, размножения и расселения. Следовательно, появляется необходимость целенаправленного усиления адаптаций, обеспечивающих защиту структурных новообразований при росте и размножении и тем самым целостность онтогенеза.

В данной статье обсуждаются три взаимосвязанных вопроса: особенности биоморфы древесных растений в связи с длительностью их онтогенеза, периодизация онтогенеза и выделение адаптаций, обеспечивающих защиту онтогенеза и растения как целого в его индивидуальном развитии. Используются обобщенные ре-

зультаты исследований лесообразующих видов таежной, неморальной и лесостепной экологии, выполненных автором в 1956—1982 гг. на Урале и сопредельных с ним территориях. Известно, что любая адаптация, понимаемая как специализированное приспособление, должна быть результатом действия отбора и, следовательно, формироваться в течение нескольких поколений. Поэтому отбирающий фактор обязательно должен быть длительно векторизован. Говоря об адаптациях растений к экстремальным факторам среды, мы неизбежно должны признать эти факторы постоянными или периодически действующими в среде обитания и исключить из их числа различные по происхождению и содержанию эпизодические и кратковременные неблагоприятные влияния. Последнее не означает, что они экологически не существенны; их необходимо исследовать, но анализировать следует в связи с внеотборными формами приспособлений.

Термином «экстремальные условия или факторы» целесообразно обозначать гипо- и гиперпессимальные, вплоть до сублетальных, значения любых факторов среды, отрицательно влияющих на рост, размножение и расселение растений вследствие нарушения метаболизма, органогенеза и повреждения растений. Говоря о прогнозировании процесса приспособления растений к постепенно нарастающим экстремальным условиям среды, следует отметить особую актуальность определения сроков исчерпания имеющихся у растений адаптаций и создания новых адаптивных связей за счет преадаптаций и активации рудиментарных структур. Последнее относится к числу слабоизученных вопросов современной экологии, над которыми следует упорно работать. Без полной расшифровки адаптивного потенциала лесообразующего вида нельзя обеспечить не только экологическое прогнозирование и органически связанные с ним долгосрочное планирование и проектирование новых технологий природопользования, но и даже ретроспективное объяснение причин и предпосылок возникновения дендрэкологических кризисных ситуаций.

Напомним, что древесные растения, по сравнению с травянистыми, менее совершенны в эколого-эволюционном отношении при заселении территорий с неблагоприятными почвенно-климатическими условиями. Но следует подчеркнуть, что терофитность не стала апогеем приспособительной эволюции. Весьма характерно, что именно в неблагоприятных условиях среды доминируют многолетние формы трав. Для последних, как и для древесных растений, характерно то, что они избегают ежегодного прохождения наиболее уязвимых фаз прорастания семян и формирования проростков и сеянцев. В этом кроется значительное повышение устойчивости онтогенеза в целом, поскольку однократное прохождение герменального и ювенильного периодов находится в сочетании с многолетним функционированием более

надежно защищенного взрослого растения. Уместно подчеркнуть, что травянистые растения сохранили и развили многие адаптивные качества, взятые у древесных предков. Это можно видеть при сравнении влагоемкости древесного ствола и суккулентности, глубоких корней и гемиксерофитности, ксероморфности побегов и склерофитности, летнего листо- и веткопада и эфемерофиллии, временной инактивации при засухе и зимовке и пойкилофитности трав. Иначе говоря, вегетативные органы лесных деревьев содержат в себе потенциальные возможности не только развить высокоэффективные специализированные защитные адаптации в процессе формирования новых с менее продолжительным онтогенезом форм, но и реально использовать эти потенции с сохранением биоморфы дерева. Наши опыты показали, что при полном отключении корневой системы содержащаяся в стволе вода обеспечивает сохранение жизнеспособности побегов в течение экологически значимых периодов времени в зимующем и облиственном состоянии. Точно так же ксерофитизация в сочетании с глубокой корневой системой, достигающей стабильно увлажненных слоев почво-грунта, и с летним, преждевременным, но не губящим крону листопадом оказывается весьма существенной для произрастания в засушливых условиях.

Центральной группой среди древесных растений следует считать лесные одноствольные кронообразующие деревья. Ведущим их свойством выступает четко выраженный фототропизм в условиях плотных популяций и, нередко, многовидовых и многоярусных лесных сообществ на достаточно обеспеченных водой и питательными солями почво-грунтах. Дефицит света, резко и скачкообразно нарастающий от верхнего полога к приземным слоям воздуха, выступает в качестве определяющего фактора при выработке адаптаций к максимально возможному улавливанию скудной лучистой энергии. Поэтому целесообразно рассматривать соответствующий комплекс приспособлений (вынос кроны стволом высоко над поверхностью почвы, форма и степень ажурности кроны, взаимное расположение ветвей и побегов, листовая мозаика, строение листьев как органов фотосинтеза, особенности их функционирования при различном освещении и морфогенез семянцев и подроста) как главный, по отношению к которому и на базе которого группируются другие адаптивные свойства.

Отметим, что замена симподиальностью и ежегодной листопадностью моноподиальных форм с многолетними листьями должна быть расценена как существенный эколого-эволюционный выигрыш. Симподиальность позволила заметно усилить ветвление, а одновременно и число листьев и почек возобновления. При этом возникло, в частности, высокоадаптивное свойство преобразования ауксибластов в брахибласты и обратно [2], а также появи-

лась возможность создавать силлептические и пролептические побеги. Ежегодная обновляемость листьев резко повышает шансы на их более оперативную модификационную перестройку в соответствии с изменяющимися режимами вегетации. В условиях резко изменяющегося водоснабжения мобильная перестройка побегов, базирующаяся на симподиальности и листопадности, оказывается также тесно связанной с широко модифицирующими водопоглощающими, водопроводящими и транспирирующими тканями. Необходимо отметить адаптивный динамизм в строении корневых систем, в поглотительной и проводящей частях корней, их ветвлении, темпах годичных приростов древесины и изменения диаметра сосудов. В жилковании листа следует видеть ту или иную степень совершенства не только водоподачи во все участки листовой пластинки, но и оттока ассимилятов, могущих тормозить фотосинтез. Не менее важный момент — механическое укрепление листа при водном дефиците и потере тургора и сохранение жизнедеятельности листа при появлении в нем некротических участков. В связи с этими признаками игольчатый многолетний лист надлежит признать менее совершенным, чем живущий одно лето пластинчатый лист. Некротизация базальной или срединной части хвои неизбежно ведет к отмиранию ее вышерасположенных частей, тогда как пластинчатый лист выживает при более широком варьировании размещения некротических участков. При этом перисто- или пальчатонервному жилкованию с его достаточно автономным обеспечением различных участков листовой пластинки следует придать большее адаптивное значение, чем параллельно- или дугонервному жилкованию. Более сильно развитая срединная жилка, выполняющая роль центральной проводящей магистрали и механической опоры, должна быть дополнена усиленным и равномерным жилкованием за счет мелких пучков. Обстоятельно изученные картины ксероморфности пластинчатых листьев при усилении засушливости местообитаний убеждают в значительности адаптивных сдвигов в строении эпидермиса, устьичного аппарата и густоты армированных проводящих пучков не только у суходольных (липа сердцелистная, береза повислая, лещина обыкновенная), но и у пойменных (дуб летний, ольха черная) лесообразователей.

При сокращении материально-энергетических ресурсов среды, т. е. при снижении химического почвенного плодородия и обеспеченности теплом, водой, лучистой энергией, рост лесных деревьев и полнота древостоев уменьшаются. Появляются многоствольность и стланцевость, возникает извилистость ствола, адаптивные черты которой на примере берез раскрыты В. И. Ермаковым [3]. Кустарники как дальнейший этап приспособительной эволюции древесных растений к ухудшающимся условиям среды развили сильнее многоствольность и низкорослость, увеличили

число почек возобновления, выработав геоксильность и нередко сочетая ее с корнеотпрысковостью (роза коричная); геоксильность и корнеотпрысковость обеспечили защиту появляющихся молодых побегов почвой, т. е. тем самым создали адаптивный эффект криптофитности.

Древесные растения при всем многообразии биоморф обладают общими признаками, которые можно поставить в прямую связь с длительностью и многофазностью их онтогенеза:

1. Прораствание семян есть процесс формирования зародышевых вегетативных органов, которые обеспечивают переход от гетеротрофного к автотрофному питанию вследствие полного разрыва с материнским растением.

2. Преобразование проростка во взрослую форму осуществляется через промежуточное — ювенильное — состояние, характерной чертой которого выступают палеоморфные структуры, наиболее четко выраженные в варианте гетеробластности.

3. Палеоморфные структуры можно связывать с процессом филогенеза и рассматривать как рудименты ранее функционировавших адаптаций. На примере мезоморфных первичных листьев клена платановидного, липы сердцелистной можно видеть современный приспособительный характер палеоморф благодаря их причастности к сциофитности.

4. Для взрослых форм характерно интенсивное развитие вторичных тканей, не только выполняющих сугубо защитные функции, но и обеспечивающих метаболизм и ростовые процессы. Зародышевые и ювенильные ткани переходят в инактивированное состояние и чаще всего деградируют.

5. Апикальные меристемы стебля и корня сохраняют прямую связь с образовательными тканями зародыша и проростка и способствуют увеличению ассимиляционной поверхности прежде всего через ветвление. Камбий как вторичная меристема обеспечивает возрастание поперечного сечения стебля и корня и тем самым усиливает функции транспорта и запаса.

6. С возрастом в стеблях и корнях древесных растений накапливается значительная масса мертвых тканей и в то же время создается резерв жизни в форме почек возобновления. Мертвые ткани коры и древесины выполняют защитные — покровные и опорно-механические функции, а также функции запасяющих и проводящих тканей.

7. Стебель и корень при этом приобретают облик высокообъемной совокупности древесинно-коровых чехлов со значительной автономностью отдельных частей кроны и корневой системы. Многослойная и разветвленная структура создает благоприятные возможности для компенсаций, необходимых при частичных повреждениях древесинно-коровых тканевых комплексов и облиственных крон.

8. Запасы воды и разнообразных минеральных и органических соединений в крупномерных стволах повышают устойчивость древесных растений в резко изменяющихся условиях среды. Ярко выраженные аккомодирующие и модифицирующие способности ежегодно образующихся побегов и корней следует квалифицировать как оперативную приспособляемость к динамичным факторам местообитаний.

9. Замедленной смене поколений и, следовательно, низким темпам эволюции у древесных растений в определенном смысле противопоставлены поликарпичность и многосемянность, обеспечивающие интенсивное действие отбора на первых этапах онтогенеза.

10. У древесных растений полимеризация как следствие периодичности ростовых процессов сочетается с метамерной изменчивостью, возникающей в связи с возрастными изменениями и онтогенетическими преобразованиями.

11. Вегетативные органы древесных растений многофункциональны, поскольку неизбежно совмещают в себе разнородные ткани, обеспечивающие поглощение углекислоты, воды, солей, их транспорт, синтеза, гидро- и терморегуляцию, защиту от разрушительных влияний извне. При этом главным компонентом выступают структуры, непосредственно связанные с фототропизмом. Пространственная сближенность различных по строению и функциям тканей неизбежно ведет к резко выраженным коадаптациям, обеспечивающим экономию строительного материала.

12. Характерная для древесных растений консервация значительного количества энергоемкой целлюлозы в многолетних стволах и корнях оказалась причастной к созданию адаптаций, обеспечивающих выживаемость в сильно колеблющихся условиях среды.

13. Между семенем и почкой, а также между образующимися из них сеянцем и побегом есть много общего. Это, во-первых, наличие меристем и зачаточных стеблей и листьев, во-вторых, их пребывание в эмбриональном состоянии под защитой покровов, в-третьих, выход из-под их защиты в ходе прорастания, в-четвертых, интенсивные ростовые и структурообразовательные процессы при слабой морфологической защищенности.

14. В онтогенезе древесных растений закономерно возникают состояния, которые характеризуются пониженной устойчивостью к экстремальным факторам в связи, во-первых, с переходом от зимовки к вегетации, во-вторых, с периодическим функционированием меристем, в-третьих, многофазным процессом формирования всех без исключения вегетативных и генеративных органов. Отсюда неизбежно многообразие способов защиты соответствующих слабых фаз.

В онтогенезе древесных растений целесообразно различать, ориентируясь на работы С. Н. Санникова [5], В. А. Кирсанова [4] и др., следующие периоды: эмбриональный, герменальный, ювенильный, виргинильный, репродуктивный, сенильный. Отличительные черты этих крупных слагаемых индивидуальной жизни весьма значительны и отражают основные этапы формирования растения с приобретением фертильности и поликарпичности (табл. 1). Онтогенез древесного растения представляет собой

Таблица 1

Периодизация онтогенеза древесных растений в связи с органогенезом и устойчивостью к экстремальным факторам

Период	Отличительный признак	Слабые фазы
Эмбриональный	Формирование семян	Образование зародыша
Герменальный	Формирование проростка	Выход зародыша из семени с образованием зародышевых органов
Ювенильный	Формирование сеянца	Преобразование зародышевого стебля и корня меристематической деятельностью с проявлением палеоморфных структур
Виргинильный	Формирование взрослого растения в предрепродуктивном состоянии	Замена палеоморфных — первичных — листьев настоящими листьями с усилением роста стебля и корня и активизацией вторичных меристем
Репродуктивный	Проявление фертильности с образованием семян и продолжающимся ростом вегетативных органов	Цветение и структурные новообразования при ветвлении стебля и корней
Сенильный	Деструкция вегетативных органов с подавлением генеративной сферы	Депрессия меристем и диспропорции в корнелистовых взаимодействиях

многофазный процесс структурных новообразований, определяющих появление зародышевого корня, зародышевого стебля (гипокотыля) и семядолей, сменяющихся затем первичными, нередко имеющими четко выраженный палеоморфный характер вегетативными органами [8]. На примере первичных листьев, особенно в варианте гетеробластности [6], можно видеть диссонанс с современной средой обитания. Но наблюдения убеждают, что первичные (ювенильные) листья лесообразующих видов могут быть полезными в обеспечении повышенной теневыносливости, хотя в про-

цессе возрастных изменений неизбежно заменяются настоящими с более выраженными модификациями в сторону ксерофитизации. Структурные новообразования, обуславливающие возникновение так называемых слабых фаз или легко повреждаемых состояний, согласно концепции о критических периодах, регулярно появляются и в последующие периоды онтогенеза. Они связаны с ежегодным формированием побегов, а в фертильном состоянии — с цветением. Следовательно, защита слабых фаз путем повышения резистентности молодых органов и ограждения их от неблагоприятных внешних влияний необходима для всех периодов онтогенеза. Их повреждение означает разрыв онтогенеза. Поэтому отбором не могли не совершенствоваться те адаптации, которые направлены на защиту слабых фаз и в конечном счете — онтогенеза и полноценной индивидуальной жизни растения в целом.

Шесть качественно различных периодов целесообразно объединить в две группы, поскольку первая характеризует процесс рождения и постепенного формирования растения, а вторая — жизнедеятельность и рост взрослого растения с увеличением биомассы и включением генеративной сферы. К первой группе следует отнести эмбриональный, герменальный и ювенильный периоды, которым присущи сниженная резистентность тканей и интенсивный органогенез с быстрой заменой зародышевых органов ювенильными, так называемыми первичными структурами. Вторая группа начинается с виргинильного периода, когда растение еще не готово к цветению и семеношению, но уже полностью освободилось от палеоморфных структур, выработав настоящие листья и развивая взрослые вторичные структуры — крону и ствольную древесину, перидерму, разветвленную корневую систему. Вполне понятно, что резистентность тканей виргинильного растения значительно возрастает. При переходе к семенному размножению ежегодно возникают уязвимые фазы, связанные с образованием семян, пыльников, околоцветника и, наконец, зародыша в семени. Последнее относится к эмбриональному периоду, но предшествующие ему структурообразовательные процессы в генеративной сфере характеризуют состояние взрослого растения. Следует указать на снижение резистентности тканей взрослого растения после обильного семеношения в связи с ограниченными запасами питательных веществ и их перераспределением между вегетативными органами, а также плодами и семенами. Сенильный период как функция старения растения не исключает структурных новообразований в форме годичных приростов стеблей и корней, цветков и семян, но демонстрирует их резкий количественный спад и уменьшение устойчивости к внешним неблагоприятным факторам, особенно в связи с сокращением регенерационных и репарационных способностей.

Целесообразно связать адаптации, защищающие фазы со структурообразовательными процессами и органогенезом, с критическими периодами. Последние нами предложено квалифицировать как слабые или легко уязвимые со стороны внешних отрицательных воздействий отрезки онтогенеза, устойчивость растений во время которых низка и возможны сильные их повреждения, способные разорвать онтогенез и тем самым погубить растения.

Вопрос о палеоморфных и неоморфных признаках имеет прямое отношение к анализу филогенетической разновозрастности [1, 8] и к экологическому прогнозированию. Палеоморфные структуры следует видеть и в ювенильном, и в репродуктивном периоде. На примере чувствительных к засухе зародышевого мешка, спермиев и формирующегося семени можно отметить прямую связь влаголюбивого гаметофита с прошлым водным образом его жизни [7]. Поэтому знание гетерофиллии и закономерностей формирования генеративных органов призвано обеспечить прогнозирование надежности семенного размножения. Палеоморфные структуры можно рассматривать и как признаки процесса рудиментации. Но в этом случае необходимо напомнить о динамичности этого процесса и, следовательно, о возможности постадаптивных эффектов. Современная активация рудиментов так же экологически значима, как и фенотипическая реализация мутаций, и расширение числа функций у имеющих приспособлений, которые обеспечивают преадаптивность видов. Соотношение палеоморф и неоморф не носит константного характера, что можно видеть на примере продолжительности жизни зеленых семядолей сеянцев хвойных. Так, у ели сибирской все однолетние сеянцы имеют семядоли, тогда как двулетних сеянцев таких растений 77%, трехлетних — 43, четырехлетних — 6%, и лишь у пятилетних семядолей нет. Пихта сибирская в этом плане демонстрирует следующее. В первые два года жизни все ее сеянцы имеют семядоли. На третьем году таких сеянцев меньше, причем в более влажном зеленомошно-кисличном типе леса их 60%, а в периодически сухом зеленомошно-осоковом — 35. В последующие два года семядоли имеются лишь у единичных сеянцев, а в шестилетнем возрасте семядолей нет. Таким образом, пихта, по сравнению с елью, более длительное время сохраняет семядоли и рубеж между герменальным и ювенильным периодами подвижен, находясь в зависимости от сопутствующих условий среды. Последнее обстоятельство заслуживает внимания, так как завершение одного и начало последующего периода онтогенеза одновременно представляет собой переломный момент в онтогенезе и носит явно приспособительный характер. Многолетние семядоли способствуют усилению ассимиляционного аппарата, в чем особенно нуждаются растения в условиях затенения. Повышен-

ную теневыносливость пихты, по сравнению с елью, можно поставить в связь с большей долговечностью ее зеленых семян. Запаздывание в сроках наступления тех или иных периодов онтогенеза может быть весьма значительным. Так, например, цветение и семеношение у лесных деревьев может сдвигаться на 20—30 лет и более в зависимости от условий углеродного питания и биотопической принадлежности растений. Адаптивный полиморфизм популяций проявляется в присутствии растений, сильно разнящихся по календарной дате наступления репродуктивного периода.

На примере сосны обыкновенной можно видеть, что в период перехода от виргинильного состояния к фертильному высокоплотные ценопопуляции весьма уязвимы к воздействию почвенной засухи. Интенсивная работа камбия и апикальных меристем приводит к такому сильному наращиванию крон, что их водообеспечение осуществляется лишь при максимальной высасывающей деятельности всех имеющихся корней. Если же часть корней вследствие иссушения почвы или повреждения корнегрызущими насекомыми погибает, то суховершинность крон неизбежна. Переход к семеношению характеризуется, как известно, повышенной потребностью в воде и питательных веществах. Это обстоятельство придает еще большую напряженность взаимоотношениям между кронами и корневыми системами. Ограниченная площадь питания в густых молодняках с учетом вышеотмеченных диспропорций становится причиной интенсивного самоизреживания древостоя. Если бы все деревья одновременно перешли от виргинильного состояния к репродуктивному, то их отмирание стало бы массовым, что привело бы к резкому снижению сомкнутости крон. Это весьма опасно для выживания популяции, поскольку она лишается благоприятной внутриценотической среды. Противопоставить такому нежелательному варианту можно лишь биотопическую неоднородность популяции, которая тем самым приобретает статус адаптивного полиморфизма. Следовательно, растянутость перехода от виргинильного к репродуктивному, когда предельно узко отношение между транспирирующими кронами и всасывающими корнями, имеет, несомненно, адаптивное значение. В итоге создается феномен адаптивной лабильности онтогенеза, которая осуществляется под защитой системы адаптаций, гарантирующих главное — целостность онтогенеза.

По поводу сенильного периода, т. е. старческого одряхления с потерей способности к семенному размножению, необходимо отметить следующее. Древесные растения обладают значительным резервом долговечности, который реализуется полностью в редких случаях. Перестойные древостои подвергаются многим лесоразрушительным факторам, среди которых грибные заболевания стволовой древесины, дендрофильные насекомые и резкие колеба-

ния гидротермического режима существенно снижают устойчивость, но не прекращают цветения и семеношения. Пожары и ветры часто выполняют роль летальных факторов, поскольку ослабленные регенерационная функция и механическая прочность ствола и корней ведут к усыханию, ветровалу или бурелому. При отсутствии этих факторов отмирание ослабленных деревьев происходит постепенно из-за ограниченной облиственности крон, недостаточности сосущих корней, нарушения транспорта воды, солей, фотоассимилятов. Конечной причиной гибели могут быть сильные засухи, резкие смены оттепелей морозами, полное объедание крон листогрызущими насекомыми, чрезмерное развитие древоразрушающих грибов или резкий порыв ветра. Но главной предпосылкой летальности этих влияний выступает предшествующее ослабление жизнедеятельности с диспропорциями между кроной и корневой системой в течение длительного времени, измеряемого десятилетиями. При этом генеративная сфера сокращается, но полной бесплодности при обследовании перестойных древостоев и старых деревьев — таежных и неморальных лесообразователей Южного Урала — нами не отмечено. Поэтому сенильный период нельзя рассматривать как постгенеративный, а границу между ним и репродуктивным периодом практически невозможно проводить по признаку исчезновения фертильности. Сенильный период представляет собой постепенно развивающийся процесс количественного накопления разнообразных деструктивных нарушений и крупных — на уровне организма — физиологических диспропорций, т. е. процесс постепенной деградации фертильного состояния. При этом резко проявляется биотипическая неоднородность популяций с феноменами раноотмирающих и долгоживущих групп растений. Мы вправе утверждать, что переходы одного периода в другой — прорастание семени, формирование ювенильных растений, начало семеношения — это время реализации адаптивного полиморфизма, базирующегося на генофонде популяций.

Приобретение биоморфы поликарпика с зимующими многолетними надземными органами позволило древесным растениям совместить в пределах онтогенеза, с одной стороны, однократное прохождение легкоповреждаемого влиянием извне процесса формирования проростка и сеянца, а с другой — многократно повторяющиеся годовые циклы образования побегов, цветков, семян. Поэтому совершенно неизбежным стало многообразие адаптаций по защите меристем и клеточно-тканевых новообразований, повреждение которых означает опасный удар по онтогенезу, могущий привести к его разрыву. Представляется возможным выделить десять способов защиты онтогенеза, свидетельствующих об использовании весьма различных путей приспособлений к экстремальным условиям среды (табл. 2).

Классификация адаптаций по защите онтогенеза древесных растений

Группы адаптаций	Материальная база адаптаций	Проявление адаптивности
1 — появление запаса устойчивости	Протоплазматическая и метаболическая стабильность	Усиленная резистентность меристем и структурных новообразований
	Покровные ткани	Барьерный эффект
2 — оптимальная феноритмика	Чувствительность меристем к экзогенным влияниям	Изменение порога реагирования
	Интенсивные митозы	Ускорение органогенеза
3 — изменение морфогенеза	Отсутствие междоузлий	Минимализация
	Плагиотропность роста	Хамефитизация
	Подземный тип роста	Криптофитизация
4 — снижение вероятности летального исхода	Многолетнее функционирование меристем	Дублирование
	Метамерная изменчивость	Гетероморфизм
	Почки возобновления	Регенерация

Первый способ — повышение резистентности клеточно-тканевых новообразований при формировании побегов, цветков, семян. У способа ограниченные возможности, но в то же время он широко распространен среди древесных растений и поддерживается отбором. Результаты действия последнего можно заметить при сравнении видов с весенним и летним цветением и разными сроками облиствения крон. Так, например, липа сердцелистная с ее летним цветением, по сравнению с кленом платановидным, цветущим весной, имеет пыльцу, у которой заметно повышена устойчивость к перегреву и иссушению. Клен, формируя цветки в более прохладном и влажном воздухе по сравнению с липой, напротив, обладает более высокой заморозкоустойчивостью бутонов и молодых плодов. Молодые побеги дуба летнего погибают при таких заморозках, которые безвредны для березы бородавчатой с ее более ранней вегетацией. Явные различия в холодоустойчивости выявляются при сравнении рано- и поздневегетирующих экотипов осины и дуба летнего.

Второй способ — выбор оптимальных сроков клеточно-тканевых новообразований во время прорастания семян, формирования побегов и цветков — базируется на повышении порога реагирования меристем при сниженном уровне резистентности. Наиболее существенно проявление этого способа защиты в начале вегетации, когда различия в холодоустойчивости меристем и молодых листьев определяют межвидовые интервалы в облиствении

крон и цветении. Это можно видеть при сравнении лиственницы сибирской и черемухи обыкновенной с дубом летним и осиной. Вполне понятна скоррелированность заморозкоустойчивости и холодоустойчивости, если под нею понимать способность нормально функционировать при низких положительных температурах. Для древесных растений важно не только «уйти во времени» от неблагоприятных колебаний гидротермического режима, но и полнее использовать энергетические ресурсы вегетации. В качестве решающей предпосылки для более раннего начала вегетации следует считать озимый тип закладки листовых и цветочных почек, который присущ большинству лесообразующих видов таежной (сосна обыкновенная, лиственница сибирская, ель сибирская, пихта сибирская), неморальной (дуб летний, клен платановидный, лещина обыкновенная) и лесостепной (спирея зверобоелистная, вишня кустарниковая, кизильник черноплодный, жимолость татарская) экологии. Во всех указанных вариантах отмечается тенденция полнее использовать тепловые и водные ресурсы местобитаний. Следует подчеркнуть, что озимый тип не препятствует адаптивным сдвигам в темпах созревания семян и диссеминации. Можно отметить как летнюю (вяз гладкий, осокорь, осина) и осеннюю (дуб летний, клен платановидный, пихта сибирская), так и зимне-весеннюю (береза повислая, ель сибирская, сосна обыкновенная, ольха черная) диссеминацию и соответствующие адаптивные особенности в темпах прорастания семян и формирования сеянцев.

Третий способ — ускорение органогенеза с тем, чтобы снизить вероятность повреждения структурных новообразований заморозками, суховеями или другими факторами. Высокие темпы формирования проростков и раскрытия почек базируются на быстрой мобилизации запасных веществ и высоком содержании ауксинов. Можно выделить две группы лесообразующих видов, одна из которых (осокорь, тополь белый) характеризуется коротким, а другая (клен платановидный, липа сердцелистная) растянутым периодом цветения. Однако и во второй группе продолжительность жизни одного цветка незначительна (1—2 дня).

Четвертый способ — защитные покровы — служит дополнением к первому и реализуется в форме почечных чешуй и их смолистых выделений, опушенного эпидермиса, утолщенных стенок завязи и пыльников, чашелистиков и лепестков околоцветника. Защитные функции этих структур не столь велики, но при кратковременных резких колебаниях гидротермического режима воздуха они могут иметь решающее значение. Так, например, околоцветник обеспечивает сохранение пестика и пыльников у липы сердцелистной при вдвое, а у клена платановидного при втрое более сильном заморозке, если продолжительность последнего не превышает одного часа.

Пятый способ — минимализация размеров побегов — базируется на резком изменении их морфогенеза с ускоренной закладкой верхушечной почки и элиминацией боковых почек. В качестве примера можно привести преобразование ауксибластов в брахибласты и спящие почки, представляющие собой скрытые в толще коры укороченные побеги, что также свидетельствует об исчезновении удлиненных междоузлий и о резком сокращении поверхности контакта с неблагоприятными факторами воздушной среды. Брахибласты и спящие почки, приобретая меньшую уязвимость, «платят» за это адаптивное свойство резким сокращением числа почек возобновления и ветвления. Отметим, что в этом случае имеет место явный сдвиг в сторону моноподиальности. В то же время оба варианта укороченных побегов сохраняют постоянную готовность к образованию удлиненных полноценных побегов и стеблей при оптимизации условий роста. Это обстоятельство еще раз подчеркивает приспособительный характер отмеченной минимализации побегов.

Шестой способ — криптофитизация — более глубокое и необратимое изменение органогенеза, проявляющееся в полном уходе молодого побега от атмосферных влияний и укрытии его в почвенном субстрате. В этом можно убедиться на примере видов с подземным типом прорастания семян, у которых семядоли превратились в депо питательных веществ, а гипокотиль не стал выходить на дневную поверхность (дуб летний, лещина обыкновенная), и геоксильных кустарников (сирень обыкновенная, роза коричная), у которых в отличие от аэроксильных появление новых побегов происходит в почве.

Седьмой способ — хамефитизация, т. е. изменение биоморфы в направлении стланцевости и простратности с целью более полного использования защитных свойств снежного покрова и благоприятных условий приземных слоев воздуха. Можжевельник сибирский с верхней границы леса и можжевельник казацкий с остепненных горных склонов Южного Урала хорошо иллюстрируют «уход в пространстве» от неблагоприятных внешних влияний. На примере горно-тундровой биоморфы ели сибирской можно видеть своеобразную и противоречивую роль снежного покрова, поскольку в его толще успешно перезимовывают охвоенные ветви, а на поверхности интенсивным ветровым переносом снежинок охвоение уничтожается. Поэтому в данной ситуации у древесных растений используются два приспособительных пути: остаться в толще снега благодаря стланцевости (можжевельник сибирский) или быстрее вывести кроны выше снежного покрова (ель сибирская).

Восьмой способ — многократное дублирование вегетативных и генеративных органов — побегов, цветков, семян, почек. Для древесных растений характерно то, что их многолетние вегета-

тивные органы слагаются из ежегодно образующихся однотипно устроенных структур. Это — наглядный пример полимеризации, которая обеспечивается деятельностью апикальных меристем и камбия. Ствол и корень можно представить как совокупность надетых друг на друга древесинных и коровых чехлов. Ветвление ствола и корней увеличивает численность побегов и сосущих корневых окончаний, что резко повышает ассимиляционную поверхность и в то же время делает не опасным для растения в целом отмирание их некоторой части. Сохранившиеся побеги и сосущие корни, усиливая свои функции, компенсируют эту убыль и гарантируют сохранение жизнедеятельности растения.

Девятый способ — усиление метамерной изменчивости — снижает вероятность тотального повреждения структурных новообразований как в вегетативной, так и в генеративной сфере. Однотипность строения побегов, корней, цветков, семян сочетается с их варьированием по ряду структурных и функциональных признаков. В зависимости от сроков появления и условий формирования (освещение, водно-минеральное питание, термический режим, конкуренция из-за материально-энергетических ресурсов внутри кроны) почки, побеги, цветки приобретают разные размеры и устойчивость. В этой связи следует отметить различия между, во-первых, световыми и теневыми листьями, находящимися соответственно на периферии и внутри кроны, во-вторых, листьями, расположенными на верхушке и в базальной части побега, в-третьих, почками, заложившимися в зоне корневой шейки, в срединной части ствола и на годичных приростах, в-четвертых, листьями и почками на главной оси и боковых ветвях, в-пятых, цветками в апикальной и базальной или центральной и периферийной частях соцветия. Наблюдения убеждают, что при сильной засухе сохраняются более ксероморфные световые листья и быстрее гибнут листья, расположенные ближе к основанию побега или внутри кроны. Для березы повислой это обстоятельство оказывается решающим при выживании на маломощных горносклоновых почвах. Отметим, что быстрое отмирание менее засухоустойчивых листьев оказывается полезным, поскольку обеспечивает резкое сокращение испаряющей поверхности. Полная дефолиация крон, отмеченная нами в горных кленовниках после сильной засухи, не привела к усыханию потому, что ствол и толстые скелетные ветви с сильно развитыми покровными тканями и повышенным запасом воды в древесине избежали опасного обезвоживания, а спящие почки после перезимовки обеспечили восстановление облиственности за счет порослевых побегов.

Десятый способ — усиление регенерационной способности вегетативных органов — осуществляется за счет адвентивных или специализированных почек возобновления. Если пролептические побеги в восстановлении облиственности кроны наиболее опера-

тивны, то спящие почки обеспечивают более основательный ремонт стволов и крон. Если указанных почек недостаточно, то включаются адвентивные побеги. У древесных растений широко распространены придаточные почки, возникающие на стволах и корнях. Если при этом ствол приобретает способность к укоренению (пихта сибирская, липа сердцелистная), то корни участвуют в образовании облиственных побегов (осина, осокорь). На примере ольхи серой можно видеть совмещение всех форм вегетативного возобновления и размножения, что создает ей устойчивые фитоценотические позиции в широком спектре зонально-климатических условий.

Заключение

Длительный и многофазный онтогенез древесных растений обеспечивается системой адаптаций, сориентированных отбором на защиту структурных новообразований в процессе формирования проростка и семян, цветения и образования семян, роста и ветвления вегетативных органов. Ограниченная резистентность меристем и защитных покровов дополняется, с одной стороны, согласованием ритмики органогенеза с внешними условиями, а с другой — более глубокими морфогенетическими преобразованиями как отдельных органов, так и растения в целом с одновременной подстраховкой дублированием метамерных органов, усилением их изменчивости и регенерационных возможностей. Выводенная нами динамическая система защитных адаптаций свидетельствует о процессах коадаптации и компенсаций между ними при создании как узкоспециализированных, так и широких адаптивных комплексов. Происходящие при этом аккомодации и модификации вегетативных и генеративных органов служат существенным дополнением к процессу обеспечения целостности онтогенеза и полноценной индивидуальной жизни древесных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васильченко И. Т. Неотенические изменения у растений. М.; Л.: Наука, 1965. 84 с.
2. Ермаков В. И. Морфофизиологические адаптации основных видов березы на Севере.— В кн.: Вопр. адаптации растений к экстрем. условиям Севера. Петрозаводск, 1975, с. 64—68.
3. Ермаков В. И. Функциональная роль извилистости главных осей берез Севера.— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древесных растений к экстрем. условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 35—36.
4. Кирсанов В. А. Формирование и развитие кедровника зеленомошно-ягодникового на Северном Урале.— Тр./Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976, вып. 101, с. 104—113.
5. Санников С. Н. Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье.— Тр./Ин-т биологии УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976, вып. 101, с. 124—165.

6. Серебряков Н. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1952. 391 с.

7. Сказкин Ф. Д. Влияние элементов минерального питания на устойчивость хлебных злаков к недостатку воды в почве в различные периоды их развития.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 402—408.

8. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 212 с.

А. Д. Волков

ОБ ИЕРАРХИИ АДАПТАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

Адаптация живых систем к условиям окружающей среды — фундаментальная проблема, охватывающая практически все аспекты современной биологии. Научная и практическая значимость ее заключается в том, что адаптация живых систем представляет собой движущую силу их эволюции. А поскольку темп антропогенного изменения биосферы вообще и отдельных ее биокосных компонентов в частности на много порядков превышает скорость естественной динамики биосферы и отдельных ее компонентов, познание адаптационных процессов в живых системах приобретает жизненно важное значение. При этом особо следует выделить вопрос о степени адекватности адаптации живых систем к изменениям условий среды по структуре и метаболизму во времени.

Всякое исследование предполагает наличие системной основы. Применительно к адаптации живых систем такая основа отсутствует, что затрудняет организацию и координацию широких исследований по данной проблеме, а также анализ и обобщение имеющихся и получаемых материалов.

Любая классификация должна исходить из точного определения изучаемого объекта или процесса. В связи с этим необходимо определение явления адаптации. Под адаптацией понимается процесс приспособления живых систем к изменяющимся условиям существования.

В основу предлагаемой схемы адаптационных процессов в живой природе положены пять основных параметров: I — тип организации систем; II — иерархический уровень систем; III — уровень протекающих в системе адаптационных процессов; IV — степень обратимости адаптационных процессов (явлений) в системе; V — характер иницирующих адаптацию факторов.

Применительно к типу организации живых систем адаптации разделены на экосистемные и организменные. Под экосистемными адаптациями понимается изменение биологического компонента экосистем различного уровня (от биосферы в целом до микроценоза в понимании Л. Г. Раменского [3]) под влиянием

экзогенных и эндогенных факторов. Организменным адаптациям соответствует определение адаптации вообще, данное А. М. Гродзинским и Д. М. Гродзинским [1, с. 5]: «Адаптация — в широком смысле приспособление к изменившимся условиям существования от кратковременных ответных реакций до генетических изменений, закрепленных естественным отбором».

Факторы, инициирующие и поддерживающие течение адаптационных процессов, могут быть связаны с изменением экотопа или биоты, причем в пределах биоты возможны изменения эндогенного и экзогенного характера. И экотопические, и биотические факторы могут иметь естественное или антропогенное происхождение. Особое место занимают так называемые трансбиотические взаимоотношения [6], представляющие собой прямые влияния организмов на среду и среды на организмы.

Экосистемные адаптации в зависимости от нерархического уровня экосистемы могут быть биосферными, ландшафтными, биогеоценоотическими, микроценоотическими. В свою очередь, среди перечисленных адаптаций применительно к уровню протекающих в системе процессов выделяются морфологические (структурные) и геохимические, а по степени обратимости — обратимые или необратимые.

Биосферные адаптации представляют собой изменение форм жизни на Земле и пространственное изменение зональности растительного и животного мира под влиянием космических факторов, например изменения количественных и качественных характеристик солнечной радиации в связи с постепенным остыванием Солнца, уменьшением притока тепла в биосферу из внутренних слоев Земли по мере ее остывания, изменения состава атмосферы, тектонических процессов и т. д. и т. п. Биосферные морфологические адаптации могут проявляться в смещении растительных зон, вымирании или появлении экологически сходных видов под влиянием изменения климата Земли. Биосферные геохимические адаптации выражаются в изменении обмена веществ между живыми и биокосными компонентами биосферы (круговорот минеральных веществ, воды, газообмен и т. д.), причем геохимические адаптации могут быть связаны с морфологическими или протекать самостоятельно. К числу необратимых биосферных адаптаций относятся, как правило, те, которые связаны с необратимыми естественными космическими процессами. К необратимым адаптациям следует отнести также исчезновение видов растений и животных под влиянием изменений биокосных компонентов, особенностей развития биотических связей в результате естественно протекающих процессов или антропогенных воздействий.

Обратимые биосферные адаптации возникают также под влиянием космических факторов естественного или антропогенного происхождения, однако факторы эти не настолько интенсив-

ны, чтобы вызвать в биоте необратимые изменения. Так, геохимические и морфологические обратимые адаптации могут возникнуть под влиянием циклических изменений солнечной активности, сдвигов в балансе солнечной радиации на внешней границе биосферы Земли, кратковременного с геологической точки зрения изменения состава атмосферы естественного (в основном катастрофического) или антропогенного происхождения и др.

Мощным антропогенным фактором возникновения биосферных адаптаций может быть селекция, интродукция, генная инженерия и т. д.

Прежде чем перейти к рассмотрению экосистемных адаптаций на уровне географического ландшафта, необходимо дать его определение, поскольку в настоящее время в специальной литературе на этот счет нет единого мнения. С нашей точки зрения, ландшафт как природный территориальный комплекс наиболее полно определен Н. А. Солнцевым [4]. Однако в этом определении есть существенный недостаток — отсутствует системный подход к ландшафту. Оптимальным было бы дополнить его следующим образом: «Географическим ландшафтом является такая генетически однородная территория, на которой наблюдается закономерное и типичное повторение одних и тех же взаимосвязанных сочетаний: геологического строения, форм рельефа, поверхностных и подземных вод, микроклиматов, почвенных разностей, фито- и зооценозов» [4, с. 258], находящихся в системной связи друг с другом и как целостное образование определенным образом связанных с другими экосистемами того же уровня. Следует отметить, что понятия «экосистема» и «геосистема» [5], по нашему мнению, являются синонимами. Попытки противопоставить их ссылкой на то, что в экосистеме «...анализ связей имеет биоцентрический аспект...», а «...при рассмотрении природных ландшафтов и природных геосистем такого акцента не делается...» [2], неубедительны.

Адаптационные процессы в биологических компонентах экосистем на уровне географического ландшафта, так же как и в биоте биосферы, могут быть морфологическими и геохимическими, иметь обратимый или необратимый характер, инициироваться экотопическими и биотическими факторами естественного или антропогенного происхождения.

Явления, вызывающие и поддерживающие адаптационные процессы в биотах ландшафтов, могут носить космический или локальный характер. Под влиянием космических факторов трансформация биоты ландшафтов происходит в рамках адаптации биоты биосферы. Адаптация биот ландшафтов к воздействию локальных явлений представляет наибольший научный и практический интерес, так как эти явления, как правило, носят антропогенный характер и по этой причине, а также вследствие прост-

ранственной ограниченности их проявления поддаются регулированию средствами, которыми располагает современная цивилизация.

Необратимые адаптационные изменения биоты ландшафтов могут произойти под влиянием разработок полезных ископаемых, в особенности открытым способом, за счет разгрузки подземных вод, в результате замены естественных лесных ценозов агроценозами, если это влечет за собой эрозию почв, и т. д. Перечисленные адаптации будут иметь и морфологический, и геохимический характер. Обратимые морфологические и геохимические адаптации живых компонентов ландшафта могут быть связаны с рубкой леса, внесением удобрений, применением пестицидов, орошением, осушением, интродукцией новых видов растений и животных и т. д. При этом важное значение имеют межбиогеоценозные связи.

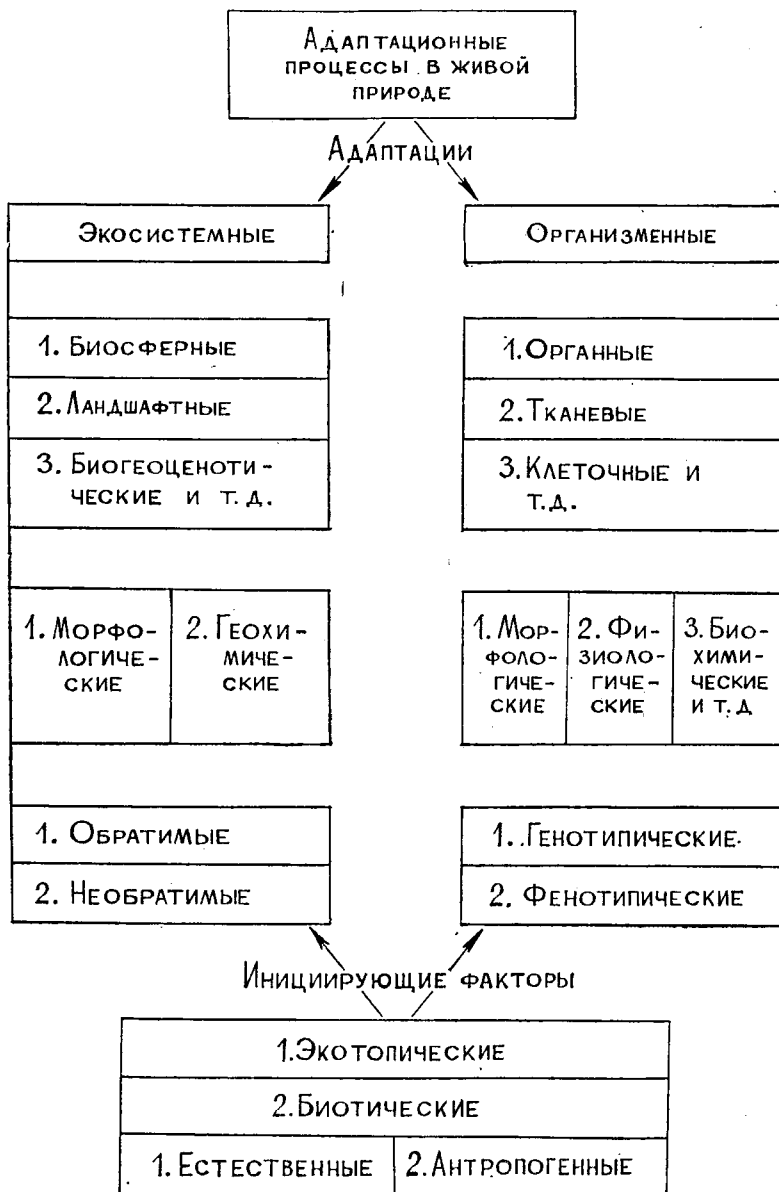
Адаптационные процессы в биоте биогеоценоза возникают под воздействием изменений биосферного, ландшафтного и биогеоценотического порядка. Локальные изменения в масштабе биогеоценоза обычно носят антропогенный характер и поддаются регулированию в еще большей степени, чем локальные изменения ландшафтов, в связи с чем исследование адаптаций биоты на данном таксономическом уровне имеет важное практическое значение, а в теоретическом плане является основой для познания экосистем более высокого уровня.

Большинство локальных биогеоценотических адаптаций обратимы, если они не связаны с коренным преобразованием экотопа. Примером локальных биоценотических адаптаций могут служить изменения состава лесного фитоценоза в связи с рубкой леса (морфологическая обратимая) или с разработкой карьера (морфологическая необратимая), повышение продуктивности фитоценоза за счет внесения минеральных удобрений (геохимическая обратимая) и т. д.

Адаптационные процессы в организме могут протекать на уровне органов, тканей, клеток, органелл и т. д. и проявляться в изменениях морфологического, физиологического, биохимического характера. Эти изменения могут колебаться в пределах нормы реакции генотипа (фенотипические адаптации) или в результате мутаций и под воздействием отбора (естественного или искусственного) вести к наследственным изменениям популяции и вида (генотипические адаптации). Адаптационный процесс при этом может протекать под давлением экотопических и биотических факторов, имеющих естественное или антропогенное происхождение.

Проявлением органных фенотипических адаптаций являются различия в габитусе и фитомассе деревьев с одинаковой наследственной основой, произрастающих одиночно и в древостое, на

бедных и богатых почвах и т. д. Формирование популяций так называемых элитных и плюсовых деревьев, отличающихся пол-



Иерархическая схема адаптационных процессов в живой природе

подресным стволом, узкой, высоко поднятой кроной, тонкими ветвями и др., является проявлением органических генотипических адаптаций. Органические физиологические и биохимические адаптации фенотипического порядка могут выражаться, например, в изменении интенсивности физиологических или соответственно биохимических процессов в органе, в частности в хвое, под влиянием изменения погодных условий, условий освещенности в фитоценозе и т. д. и т. п. Образование популяций со специфическими проявлениями физиологических (биохимических) процессов в отдельных органах (например, высокая интенсивность фотосинтеза в хвое) можно определить как генотипическую органогенную физиологическую (биохимическую) адаптацию.

Примером тканевых морфологических адаптаций являются различия в анатомическом строении теневой и световой хвои у хвойных древесных пород (фенотипические адаптации). Различия в анатомическом строении хвои у разных особей внутри популяции при прочих равных условиях представляют собой генотипические адаптации. Изменения в течении физиологических или биохимических процессов под влиянием динамики экологических факторов (свет, тепло, влага и др.), не выходящие за пределы нормы реакции генотипа, являются примером фенотипических тканевых физиологических (биохимических) адаптаций. Различия особей популяции в характере физиологических (биохимических) процессов при прочих равных условиях представляют собой генотипические тканевые физиологические (биохимические) адаптации.

Аналогичные примеры можно было бы привести применительно к клеткам и субклеточным структурам. Однако в этом нет необходимости, поскольку логика ординации адаптационных процессов достаточно ясно проиллюстрирована в рамках предлагаемой схемы.

Настоящая схема адаптационных процессов в живой природе может быть детализирована применительно к любому конкретному исследованию в области адаптации живых систем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1973. 591 с.
2. Охрана ландшафтов: (толковый словарь). М.: Прогресс, 1982. 271 с.
3. Раменский Л. Г. Учет и описание растительности: (на основе проективного метода). М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. 100 с.
4. Солнцев Н. А. Природный ландшафт и его общие закономерности.— В кн.: Тр. 2 Всесоюз. геогр. съезда. М., 1948, т. 1, с. 258—269.
5. Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 318 с.
6. Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений.— Ботан. журн., 1953, т. 38, № 1, с. 57—96.

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Значительный интерес к биологическим процессам в популяции естествен, так как популяция — элементарная единица эволюции, а изменение ее генотипического состава — элементарное эволюционное явление. Поэтому биологические процессы, протекающие на популяционном уровне, отнесены к микроэволюционным, знание которых даст возможность не только понять макроэволюцию, но и рационально пользоваться биологическими ресурсами.

Тщательный анализ показывает, что все эволюционные факторы могут быть сведены к мутационному и рекомбинационному процессам, популяционным волнам, изоляции, естественному отбору.

В настоящей работе рассмотрена роль мутационного и рекомбинационного процессов, естественного отбора в формировании генетической структуры в популяции сосны обыкновенной, произрастающей в экстремальных условиях среды (верховое болото).

Выбор объекта обусловлен тем, что генетические процессы в популяциях, находящихся в экстремальных условиях, становятся «выпуклыми», более доступными для изучения. Именно здесь чаще происходит образование новых, неопределенных свойств у индивидуумов, которые в дальнейшем могут дать начало популяциям или видам.

Сосняки на верховых болотах находятся на краю экологического ряда видового потенциала *Pinus silvestris* (L.). У сосен, произрастающих на болотах, наблюдается высокий процент нарушений в мейозе, значительный процент хромосомных aberrаций [3], отмечены изменения в гормональной деятельности [10], в обмене [11] и т. д. На особенности в генетической структуре сосен, произрастающих в экстремальных условиях, указывали Л. Ф. Правдин и В. А. Драгавцев [12].

Мутационный и рекомбинационный процессы изучали на основе генетической изменчивости белков (ферментов). В чем преимущество белков как генетических маркеров? Во-первых, они являются конкретными, дискретными признаками, имеющими моногенное наследование; во-вторых, за последние годы у сосны обыкновенной и близких к ней видов были описаны выявляемые электрофорезом генетически контролируемые и рано открывающиеся в онтогенезе разнообразные изоферментные системы [5—8, 16]; в-третьих, система размножения у сосны, как и у других голосеменных, такова, что дает возможность исследовать одновре-

менно и диплоидную, и гаплоидную фазы развития. Используя белки как генетические маркеры, можно определить генотип матери (хвоя), генотипы ее гамет (эндоспермы), генотипы потомства (зародыши и сеянцы различного возраста). По всей вероятности, редкие электрофоретические варианты, обнаруживаемые в эндоспермах (макрогаметофитах) и отсутствующие в хвое, представляют собой результат мутаций (рекомбинаций) соответствующих генов в мейозе в материнских гаметах.

Очевидно также, что если против редких белковых вариантов мутационного происхождения действует отбор, то частота таких вариантов должна быть максимальной именно на гамети-ческом уровне и снижаться в ряду эндоспермы→зародыши.

Таким образом, на данном объекте открывается уникальная возможность не только оценить темп мутационного процесса непосредственно в гаметах, но и определить интенсивность отбора против вновь возникших мутаций на разных стадиях онтогенеза.

Нами изучались две популяции естественного происхождения, расположенные в Западновинском р-не Калининской обл. Одна из них, петриловская-II, расположена на Петриловском болоте, вторая, петриловская-I,— на суходоле, прилегающем к этому болоту. Петриловское болото (300 га) имеет атмосферное водное питание и относится к типу олиготрофных болот. Оно окружено узкой полосой почв переходного характера между суходолом и болотом.

Петриловская-I — сосняк бруснично-черничный, средний возраст деревьев 50 лет, высота 19 м, диаметр 24 см. Петриловская-II — сосняк пушицево-сфагновый, средний возраст деревьев 50 лет, высота 1 м, диаметр 4 см.

На границе этих популяций, на переходных почвах, растет багульниковый сосняк, в котором были заложены две пробные площади: № 1 (средняя высота деревьев 8 м, диаметр 13 см, возраст 40—60 лет) и № 2 (средняя высота деревьев 7 м, диаметр 12 см, возраст 40—50 лет).

Методом электрофореза в вертикальном блоке полиакриламидного геля с последующим гистохимическим окрашиванием в эндоспермах, зародышах и хвое идентифицировали следующие ферменты: лейцинаминопептидазу (LAP, К.Ф.3.4.11.1), глутаминсинтетазу (GTS, К.Ф.6.3.1.2), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназу (G6PD, К.Ф.1.1.1.49), 6-фосфоглюконатдегидрогеназу (6PGD, К.Ф.1.1.1.44), малатдегидрогеназу (MDH, К.Ф.1.1.1.37), изоцитратдегидрогеназу (IDH, К.Ф.1.1.1.42), глутаматоксаламминотрансферазу (GOT, К.Ф.2.6.1.1), супероксиддисмутаза (SOD, К.Ф.1.5.1), глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназу (G-3PD, К.Ф.1.2.1.2), альдолазу (ALD, К.Ф.4.1.2.13), аконитазу (ACO, К.Ф.4.2.1.3), алкогольдегидрогеназу (ADH, К.Ф.1.1.1.1), неспецифические эстеразы (EST,

К.Ф.3.1.1.1), щелочную фосфатазу (PHDS, К.Ф.3.1.3.1), кислую фосфатазу (ACPH, К.Ф.3.1.3.2).

Малатдегидрогеназа, изоцитратдегидрогеназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, альдолаза, аконитаза, глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, супероксиддисмутаза контролируются каждая одним локусом. Двумя неаллельными генами контролируются кислая и щелочная фосфатазы, лейцинаминопептидаза, глутаматоксаламтрансаминаза, алкогольдегидрогеназа, глутаминсинтетаза. Четырьмя неаллельными генами контролируются неспецифические эстеразы.

Каждое семя взвешивали, а затем с помощью препаровальной иглы освобождали от кожуры, используя зародыши и эндоспермы для анализа. Экстракцию, определение неспецифических эстераз, кислой фосфатазы, щелочной фосфатазы, лейцинаминопептидазы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы проводили по методам, описанным ранее [5—9]. Все остальные ферменты определяли по прописям Брюера [13]. В обеих популяциях электрофоретические спектры ферментов изучали в эндоспермах и зародышах от 30 деревьев. С каждого дерева брали 100 семян.

Электрофоретические варианты классифицировали в соответствии с общепринятыми принципами биохимической генетики [1, 2], учитывая индивидуальные различия как в электрофоретической подвижности соответствующих белковых продуктов, так и в активности; в последнем случае принималось полное выпадение соответствующих зон ферментативной активности на зимограмме «нуль-аллели» (рис. 1).

Аллельный состав популяций изучали на основе генетического полиморфизма глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы. Были заложены шесть пробных площадей — две на суходоле (С-I, С-II), две в центре болота (Б-I, Б-II), две на переходных почвах (Баг-I, Баг-II). Пробная площадь С-I находится в 5 км от Петриловского болота (рис. 2).

На каждой пробной площади исследовалось по 90 деревьев — изучалась генетическая изменчивость глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в хвое. Как ранее было отмечено, у сосны обыкновенной глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа находится под контролем одного локуса. На каждой пробной площади было отобрано 25 деревьев, у которых частота аллелей локуса глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы сходна с частотой аллелей для всех деревьев исследуемой пробной площади. От каждого дерева взято по 10 семян, т. е. всего 250 семян с каждой пробной площади (кроме Баг-I, где с 10 деревьев было взято 100 семян). У этих семян, в зародышах, изучали генетическую изменчивость глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы. Генетическое расстояние между исследуемыми выборками деревьев рассчитывали по формуле Животовского [9]. Уровень гетерозиготности вычисляли по формуле Нея [18].

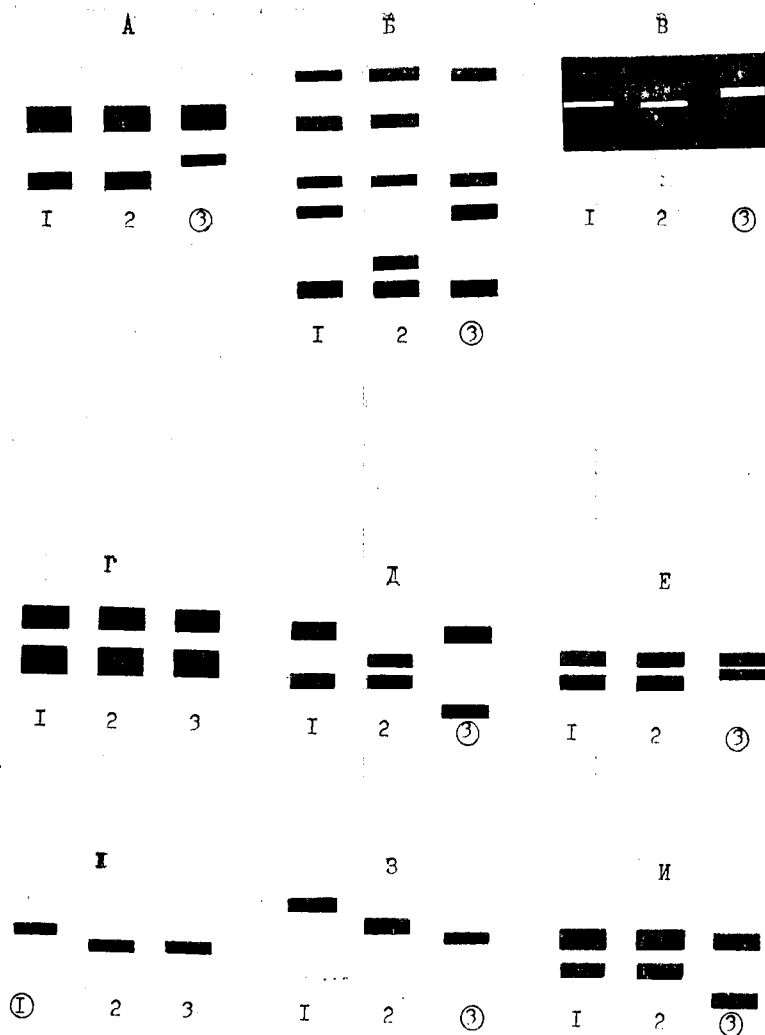


Рис. 1. Примеры редких электрофоретических белковых вариантов (обозначены цифрой в кружке), обнаруженных при исследовании водных экстрактов эндоспермов (макрогаметофитов) сосны обыкновенной:

А — щелочная фосфатаза, измененная подвижность; Б — эстераза С, нуль-аллель; В — супероксиддисмутаза, измененная подвижность; Г — кислая фосфатаза, нуль-аллель; Д — лейцинаминопептидаза, измененная подвижность; Е — глутаминсинтетаза, измененная подвижность; Ж — аконитаза, измененная подвижность; З — глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, измененная подвижность; И — кислая фосфатаза, измененная подвижность. На всех снимках анод снизу, катод сверху. Электрофорез в полиакриламидном геле; 1, 2, 3 — мутантные варианты

Распределение редких электрофоретических вариантов по отдельным локусам показано в табл. 1. Особенность таблицы в том, что из нее можно извлечь информацию как об объеме исследованных выборок и количестве редких электрофоретических вариантов по каждому локусу, так и о числе так называемых нулевых аллелей и аллелей мутационного происхождения, в том числе привнесенных с пыльцой. Эта информация дает возможность:

- 1) количественно оценить соотношение между числом мутаций, приводящих к потере ферментативной активности молекулы, с одной стороны, и изменяющих ее электрофоретическую подвижность — с другой;
- 2) дать дифференцированные оценки темпов мутационного процесса для этих групп аллелей, а также определить средний темп мутирования на локус, на гамету (и на индивидуум);

3) сопоставить темпы мутационного процесса отдельно для полиморфных и мономорфных локусов;

4) определить коэффициенты отбора

против де novo мутаций по изученным изоферментным локусам на стадиях онтогенеза от гамет до зародышей;

5) сравнить темпы мутационного процесса в разных популяциях.

Частоты редких электрофоретических белковых вариантов легче установить, обратившись к табл. 2. Для всех изученных

С-II - сосняк чернично-бруснич- ный	
Баг-I - сосняк багульниковый	
Б-II Б-I	Сосняк по болоту
Баг-II - сосняк багульниковый	

С-I - сосняк
чернично-брус-
ничный

Рис. 2. Относительное расположение пробных площадей

популяций характерна одна и та же закономерность — частота редких электрофоретических вариантов достоверно выше у эндоспермов, чем у зародышей. Для этого этапа онтогенеза коэффициенты отбора оказываются удивительно высокими в обеих популяциях, соответствуя тому, что известно для доминантных деталей или, во всяком случае, для семилетелей.

С учетом столь сильного давления отбора должны быть откорректированы все не прямые оценки темпов спонтанного мутационного процесса, сделанные до сих пор по данным о редких белковых вариантах, обнаруживаемых на поздних онтогенетических стадиях. На это уже обращалось внимание раньше [11], и результаты настоящей работы свидетельствуют о том же: суммарная по всем локусам и популяциям оценка скорости мутирования при исследовании гамет составляет $6,1 \times 10^{-4}$, тогда как на стадии зародышей — $2,0 \times 10^{-4}$.

Кроме того, частота редких белковых вариантов существенно различна для полиморфных и мономорфных локусов. Этот факт допускает два не исключаящих друг друга объяснения.

1. Более высокий темп мутационного (или рекомбинационного) процесса по полиморфным локусам.

2. Более сильный отбор против *de novo* мутаций и внутрицистронных рекомбинаций мономорфных локусов.

Если они справедливы, то следует ожидать положительной корреляции между гетерозиготностью локуса (или количеством «частых» аллелей в нем) и числом электрофоретически обнаруживаемых редких аллелей. И, действительно, такая связь легко устанавливается (рис. 3).

Поскольку вероятность внутрицистронных рекомбинаций в мономорфных локусах (возможны лишь благодаря неравному кроссинговсру) должна быть намного меньше, чем в полиморфных, то гаметическая частота редких вариантов по первой группе генов будет наиболее близка к оценке истинно мутационного темпа ($1,9 \times 10^{-4}$, см. табл. 2), тогда как по второй группе ($8,8 \times 10^{-4}$, табл. 3) отразит как собственно мутационное давление, так и процесс внутригенной рекомбинации. Допуская одинаковую скорость мутирования полиморфных и мономорфных генов, можно оценить частоту рекомбинации. Величины ее ($8,8 - 1,9 = 6,9 \times 10^{-4}$, см. табл. 2), как видим, не отличаются значительно от полученных ранее [14, 15, 18], особенно если учесть, что давление отбора против рекомбинантных аллелей в расчет не принималось.

Что касается жизнеспособности вновь возникающих вариантов, то каких-то принципиальных различий между мутационными и рекомбинационными (т. н. *de novo*) аллелями трудно ожидать — в обоих случаях эффект в основном должен быть отрицательным. Помимо уже отмечавшихся различий, связанных

Распределение редких электрофоретических вариантов, обнаруженных в петриловских популяциях сосны обыкновенной

Локусы	Петриловская—I								Петриловская—II							
	Эндоспермы				Зародыши				Эндоспермы				Зародыши			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Полиморфные																
Арилэстераза	3000	1	2	3	6000	1	(1)	2	3000	3	3	6	6000	1	2	3
Карбоксилэстераза	3000	1	3	4	6000	1	1	2	3000	2	3	5	6000	2(1)	1	3
Ацетилэстераза	3000	—	2	2	6000	—	2(1)	2	3000	2	4	6	6000	2(1)	1	3
Щелочная фосфатаза А	3000	1	1	2	6000	—	—	—	3000	1	2	3	6000	1	—	1
С	3000	—	1	1	6000	—	(1)	1	3000	1	1	2	6000	—	—	—
Кислая фосфатаза В	3000	—	2	2	6000	—	—	—	3000	1	1	2	6000	—	—	—
С	3000	—	—	—	6000	—	—	—	3000	1	2	3	6000	—	1	1
Лейцинамниопептидаза А	3000	1	1	2	6000	1	—	1	3000	2	2	4	6000	2(1)	1	3
В	3000	—	2	2	6000	—	2(1)	2	3000	2	3	5	6000	(1)	1	2
Супероксиддисмутаза	3000	1	1	2	6000	—	—	—	3000	1	2	3	6000	1	—	1
Глутаматоксалаттрансаминаза	3000	—	1	1	6000	—	—	—	3000	—	2	2	6000	—	—	—
Малатдегидрогеназа	3000	—	1	1	6000	—	—	—	3000	2	1	3	6000	—	1	1
Фосфоглюконатдегидрогеназа	3000	—	1	1	6000	—	—	—	3000	1	1	2	6000	(1)	—	1

Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	3000	1	1	2	6000	—	1	1	3000	1	2	3	6000	2(1)	—	2
Суммарно для полиморфных локусов	42000	6	19	25	84000	3	8	11	42000	20	29	49	84000	14	7	21
Мономорфные																
Алкогольдегидрогеназа А	3000	—	—	—	6000	—	—	—	3000	1	—	1	6000	(1)	—	1
В	3000	—	1	1	6000	—	1	1	3000	—	1	1	6000	1	—	1
Глутаматоксалаттрансаминаза А	3000	1	—	1	6000	—	—	—	3000	—	1	1	6000	—	—	—
Глутаминсинтетаза А	3000	—	—	—	6000	—	—	—	3000	—	1	1	6000	—	—	—
В	3000	—	—	—	6000	—	—	—	3000	—	1	1	6000	—	—	—
Альдолаза	3000	—	1	1	6000	—	—	—	3000	—	—	—	6000	—	—	—
Аконитаза	3000	—	—	—	6000	—	—	—	3000	—	—	—	6000	—	—	—
Изоцитратдегидрогеназа	3000	—	1	1	6000	—	—	—	3000	—	—	—	6000	—	—	—
Суммарно для мономорфных локусов	27000	1	3	4	54000	—	1	1	27000	1	5	6	54000	2	—	2
Суммарно для полиморфных и мономорфных локусов	69000	7	22	29	138000	3	9	12	69000	21	34	55	138000	16	7	23

Примечание. I—локус тестов, II—с потерей активности, III—с измененной подвижностью, IV—суммарно. В скобках указаны редкие варианты, привнесенные с пылью.

Таблица 2

Частота (1×10^{-4}) редких электрофоретических белковых вариантов, возникших в материнских гаметах, и коэффициенты отбора (S) в популяциях сосны обыкновенной

Локусы	Варианты	Петриловская-I			Петриловская-II		
		Эндоспермы	Зародыши	S	Эндоспермы	Зародыши	S
Полиморфные	С потерей активности	1,4	0,7	0,50	4,8	1,7	0,85
	С измененной подвижностью	4,5	0,9	0,80	6,9	1,9	0,72
	Суммарно	5,9	1,6	0,73	11,7	3,6	0,69
Мономорфные	С потерей активности	0,4	0,0	1,00	0,4	0,0	1,00
	С измененной подвижностью	1,1	0,4	0,64	0,8	0,4	0,78
	Суммарно	1,5	0,4	0,73	2,2	0,4	0,82
Суммарно по обеим группам локусов для вариантов с потерей активности		1,0	0,4	0,60	3,0	1,0	0,67
с измененной подвижностью		3,2	0,7	0,78	4,9	2,2	0,55
Суммарно для всех локусов и вариантов		4,2	1,1	0,74	8,0	3,2	0,60

с более высокой частотой редких вариантов на ранних стадиях онтогенеза, еще одним доказательством отрицательного влияния на жизнеспособность всех новых мутаций, улавливаемых электрофорезом, могут служить результаты анализа распределения веса эндоспермов, если рассматривать этот признак как показатель нормального развития. Такого рода данные (рис. 4) свидетельствуют о значительных различиях в весе эндоспермов — носителей редких электрофоретических вариантов, с одной стороны, и эндоспермов с нормальным генотипом — с другой. Эндоспермы — носители de novo мутаций — имеют достоверно меньший вес, чем эндоспермы контрольной группы. Такая же картина выявлена нами при аналогичном исследовании и зародышей.

Данные, приведенные на рис. 4, позволяют также охарактеризовать распределение по весу эндоспермов, несущих мутации мономорфных генов. Соответствующие величины смещены влево от центра распределения, что согласуется с предположением

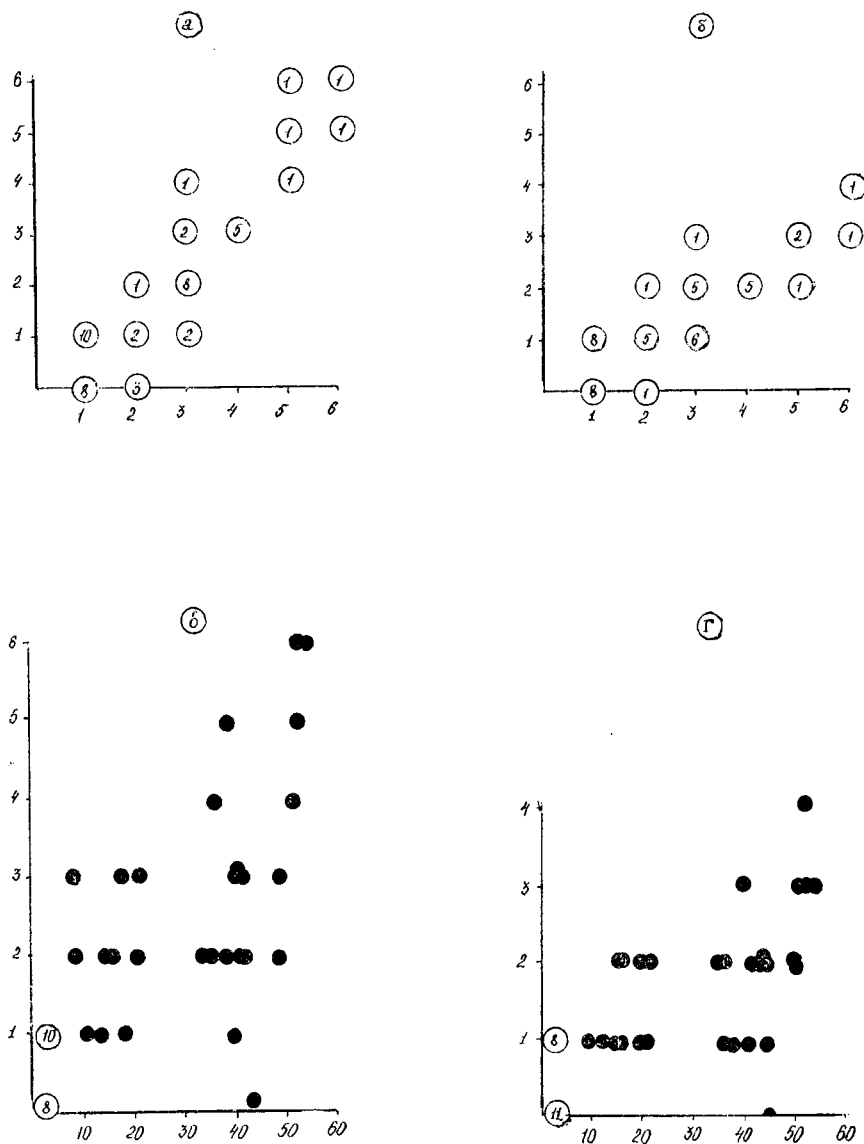


Рис. 3. Корреляция числа вновь возникших электрофоретических белковых вариантов с числом аллелей в локусе (а, б) и уровнем гетерозиготности (в, г; %)

б, г — только для вариантов с измененной э/ф подвижностью, $b=0,91$ ($P=0,001$), $g=0,74$ ($P=0,001$); а, в — для всех выявленных вариантов, включая нуль-аллели, $a=0,84$ ($P=0,001$), $v=0,72$ ($P=0,001$)

гетерозигот и гомозигот верно, то нужно признать, что наблюдаемые различия между популяциями по частоте редких вариантов связаны, главным образом, с внутрицистронными рекомбинациями. Для подтверждения этого заключения рассмотрим уровень гетерозиготности по полиморфным локусам (см. табл. 3). Уровень гетерозиготности выше у деревьев популяции, произрастающей в экстремальных условиях.

Наибольшие различия обнаружены между популяциями по частотам мутантных (рекомбинантных) аллелей, квалифициро-

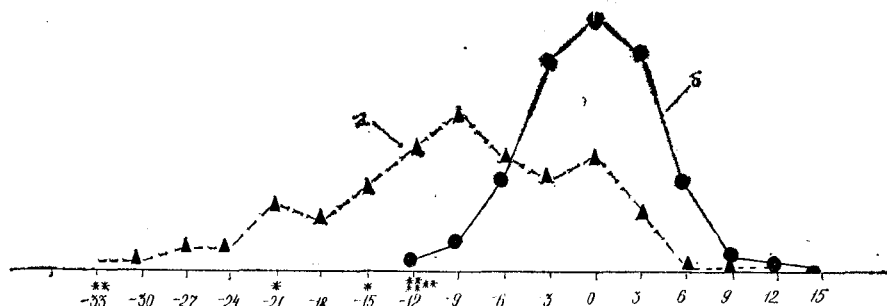


Рис. 4. Распределение индивидуальных отклонений массы эндоспермов (макрогаметофитов от соответствующих средних значений, характерных для материнских деревьев):

a — изменчивость массы эндоспермов, несущих вновь возникшие электрофоретические белковые варианты ($\chi^2 = -9,1$; $\sigma = 8,89$); *б* — изменчивость массы «нормальных» (немутантных) эндоспермов ($\chi^2 = 0$; $\sigma = 4,31$). Звездочки — значения массы эндоспермов, несущих мутантные белковые варианты мономорфных локусов

ванных как нуль-аллели. Если их доля среди всех типов в суходольной популяции равнялась у полиморфных ферментов 25%, а у мономорфных 30%, то в болотной популяции — 40 и 45% соответственно. Причина такого изменения в соотношении разных типов мутантных аллелей не ясна.

Наши результаты согласуются с данными опытов по естественной мутабельности в естественных популяциях дрозофилы, полученными Н. П. Дубининым [4]. Им установлено, что частота хромосомных мутаций у дрозофилы, обитающей в экстремальных условиях среды, выше, по сравнению с таковой у популяций того же вида, но обитающих в относительно оптимальных условиях среды.

Нами было проведено изучение генетического полиморфизма глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы на разных стадиях онтогенеза (взрослые деревья, зародыши). В табл. 4 приведены частоты аллелей глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у сосны, произрастающей на суходоле, болоте и в багульниковом типе леса (см рис. 2).

Хорошо видно, что сосна на болоте более гетерогенна, чем сосна на суходоле. В хвое сосен, растущих на болоте, обнаружено 4 аллеля, в хвое суходольных — 2. У суходольных сосен доминирует аллель A_1 , частота которого на пробной площади С-I составляет 97%, а на С-II — 92%. Доминирует A_1 и у болотных сосен, но частота его ниже: у сосен пробной площади Б-II — 73%, Б-I — 77%, хотя расстояние между деревьями невелико (на пробных площадях Б-II и С-II менее 0,6 км). Частота аллеля A_2 выше у сосен, растущих на болоте, — 19—20%, у суходольных — 3—8%. Кроме того, у сосен на болоте обнаружены аллели A_3 и A_4 , которые не встречаются у суходольных. Сосны, растущие в багульниковом типе леса, по качественному и количественному составу аллелей глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы занимают промежуточное положение между соснами суходола и болота.

Таблица 4

Частота встречаемости глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у сосны обыкновенной, произрастающей в разных экологических условиях

Исследуемые группы	Аллели	С-I	С-II	Баг-I	Баг-II	Б-I	Б-II
Хвоя	A_1	0,967	0,923	0,895	0,867	0,767	0,733
	A_2	0,033	0,077	0,105	0,111	0,200	0,189
	A_3	—	—	—	0,022	0,033	0,067
	A_4	—	—	—	—	—	0,011
Зародыши	A_1	0,954	0,940	0,935	0,906	0,868	0,884
	A_2	0,046	0,056	0,060	0,076	0,108	0,078
	A_3	—	0,004	0,005	0,018	0,024	0,032
	A_4	—	—	—	—	—	0,006

У зародышей сосен, растущих на болоте, наблюдается повышение частоты аллеля A_1 по сравнению с таковой у зародышей материнских деревьев. Частоты аллелей A_2 , A_3 уменьшаются примерно в два раза в том же направлении. Практически не меняются частоты аллелей A_1 , A_2 у зародышей сосен суходольных и материнских деревьев, если не считать появления аллеля с низкой частотой (0,004) у зародышей сосен на пробной площади С-II. У зародышей сосен багульникового типа леса отмечено обратно пропорциональное взаимозменение частоты встречаемости аллелей A_1 и A_2 . Обнаружен аллель A_3 у зародышей деревьев багульникового типа, правда, с низкой частотой — 0,005.

Если построить ряд родства по частотам аллелей глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы хвой деревьев, то он будет выглядеть

следующим образом: С-I — С-II — Баг-I — Баг-II — Б-I — Б-II (табл. 5). Такая же тенденция наблюдается для зародышей, но численное значение показателя сходства между соснами суходола и болота уменьшается. Если судить по величине критерия идентичности, то разница между выборками одного типа леса недостоверна и выборки нужно отнести к одной генеральной совокупности. Обнаружены достоверные различия между соснами, растущими на болоте и на суходоле, причем они достоверны как для зародышей, так и для плодоносящих деревьев. Сосны Баг-I генетически ближе к соснам суходольным, а сосны Баг-II — к соснам на болоте. Это можно объяснить близостью первого насаждения к С-II, где глубина торфа меньше и, следовательно, заболачивание произошло позднее, чем на пробной площади Баг-II.

Таблица 5

Генетическое различие и критерий идентичности пробных площадей сосны обыкновенной по частотам аллелей глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы

Индекс пробной площади	С-I	С-II	Баг-I	Баг-II	Б-I	Б-II
Хвоя						
С-I		0,9956*	0,9892	0,9673	0,9507	0,9213
С-II	1,57		0,9993	0,9805	0,9669	0,9450
Баг-I	2,30	0,14		0,9888	0,9634	0,9511
Баг-II	6,54	3,36	1,85		0,9883	0,9806
Б-I	15,75	8,96	6,65	2,83		0,9913
Б-II	21,32	12,79	8,70	4,01	2,12	
Зародыши						
С-I		0,9977	0,9970	0,9888	0,9805	0,9794
С-II	1,26		0,9990	0,9977	0,9908	0,9891
Баг-I	1,05	0,05		0,9970	0,9923	0,9903
Баг-II	6,68	3,50	1,73		0,9981	0,9959
Б-I	13,53	9,06	4,38	1,93		0,9955
Б-II	12,06	9,35	4,71	2,58	3,00	

* Подчеркнутые цифры — значения генетического различия.

С увеличением гетерогенности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы увеличивается и уровень гетерозиготности. Наименьший уровень гетерозиготности у сосен, произрастающих на суходоле, наибольший — у сосен на болоте. Если построить ряд возрастания уровня гетерозиготности, то он будет выглядеть таким образом: С-I — С-II — Баг-I — Баг-II — Б-I — Б-II, причем такое построе-

ние характерно как для плодоносящих деревьев, так и для зародышей, но для плодоносящих деревьев более отчетливо выражено (табл. 6). Ряд генетического родства и ряд уровня гетерозиготности исследуемых выборок совпадают. Если уровень гетерозиготности плодоносящих деревьев и зародышей у сосен, произрастающих на суходоле, сходен (не обнаружено достоверных различий), то уровень гетерозиготности плодоносящих сосен, произрастающих в багульниковом типе и на болоте, выше уровня гетерозиготности зародышей по глюкозо-6-фосфатдегидрогеназе. Следует отметить, что уровень наблюдаемой гетерозиготности соответствует теоретическому.

Таблица 6

Уровень гетерозиготности у сосны обыкновенной
по глюкозо-6-фосфатдегидрогеназе
(над чертой — наблюдаемый, под чертой — ожидаемый)

Исследуемые группы	С-I	С-II	Баг-I	Баг-II	Б-I	Б-II
Деревья	0,067	0,133	0,211	0,267	0,378	0,444
	0,064	0,125	0,188	0,246	0,371	0,420
Зародыши	0,084	0,104	0,130	0,128	0,204	0,208
	0,088	0,113	0,173	0,122	0,234	0,211

Необходимо обратить внимание на то, что уровень гетерозиготности у болотных сосен с возрастом значительно повышается, в то время как у суходольных практически не изменяется (табл. 6). Все это еще раз подтверждает приведенные факты о различиях в генетической структуре изучаемых популяций и о неодинаковых направлениях отбора.

По-видимому, в экстремальных условиях среды отбор формирует структуру популяции таким образом, что средний уровень гетерозиготности в ней выше, чем в популяциях, находящихся в относительно благоприятных условиях среды. Это повышает уровень генетического груза и приводит к увеличению числа жертв в популяции, но, очевидно, только такой уровень гетерогенности и гетерозиготности обеспечивает существование популяции сосны в экстремальных условиях среды.

Гетерогенность условий обитания сосен на верховых болотах выше, чем на суходоле. Недаром еще В. Н. Сукачев обратил внимание на значительное формовое разнообразие сосен на верховых болотах. Эти формы отличаются фенотипически и приурочены к определенным экологическим нишам.

Наличие у гетерозиготных особей широкого спектра изоформ белков (ферментов) дает им возможность обитать в различных

экологических нишах, в то время как гомозиготы, в силу меньшего разнообразия генетического материала, имеют более узкую экологическую область жизнеобитания. Кроме того, экологическая гетерогенность верховых болот способствует закреплению в популяции мутантных и рекомбинантных аллелей, которые в условиях суходола не могут достичь достаточно высоких частот в силу низкой конкурентоспособности (носители этих аллелей, как правило, элиминируются отбором или подвергаются влиянию случайных факторов). Фиксация новых аллелей в популяции увеличивает ее гетерогенность и гетерозиготность, так как большей частью эти аллели находятся в гетерозиготном состоянии. В свою очередь, последнее влияет на уровень рекомбинационного и, возможно, мутационного процессов. Несомненно, увеличение уровней гетерозиготности и гетерогенности, естественного мутационного и рекомбинационного процессов не бесконечно — при достижении оптимального уровня, позволяющего популяции поддерживать свою структуру с наименьшими энергетическими и материальными затратами, этот рост прекращается.

Подводя итоги, хотелось бы отметить следующее:

1. Против мутантных и рекомбинантных аллелей действует значительный отбор, что выражается в разной частоте этих аллелей, как правило, элиминируются отбором или подвергаются
2. Скорость мутационного и рекомбинационного процессов в популяции, произрастающей в экстремальных условиях верхового болота, выше, чем в популяции, произрастающей в относительно благоприятных условиях суходола.
3. Отбор формирует генетическую структуру популяций таким образом, что уровень ее гетерогенности и гетерозиготности в экстремальных условиях выше, чем в оптимальных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 245 с.
2. Алтухов Ю. П., Дуброва Ю. Е. Биохимический полиморфизм популяций и его биологическое значение.— Успехи совр. биологии, 1981, т. 91, № 3, с. 467—480.
3. Буторина А. К., Исаков Ю. Н., Мурая Л. С. Хромосомный механизм адаптаций сосны обыкновенной в условиях произрастания на болоте.— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древес. растений к экстрем. условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 14—15.
4. Дубинин Н. П. Мутагены среды и наследственность человека.— В кн.: Генетич. последствия загрязнения окружающей среды. М.: Наука, 1977, с. 3—19.
5. Духарев В. А. Полиморфизм эстераз в разновозрастной популяции *Pinus silvestris* L.— Генетика, 1978, т. 14, № 10, с. 1789—1793.
6. Духарев В. А. Состав эстераз у сосны обыкновенной в разновозрастных древостоях.— Лесоведение, 1978, № 6, с. 45—50.

7. Духарев В. А. Биологический полиморфизм в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.): Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1979. 25 с.

8. Духарев В. А. Генетический полиморфизм глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы сосны обыкновенной, произрастающей в разных экологических условиях.— ДАН СССР, 1983, т. 269, № 3, с. 741—744.

9. Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам.— Общая биол., 1979, т. 40, № 4, с. 587—602.

10. Меняйло Л. Н. Гормональная адаптация сосны обыкновенной к экстремальным условиям среды.— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древесных растений к экстрем. условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 89.

11. Позднякова А. С., Кудашова Ф. Н. О характере адаптивных изменений в азотном обмене сосны обыкновенной в различных условиях затопления.— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древес. растений к экстрем. условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 106—107.

12. Правдин Л. Ф., Драгавцев В. А. Генетические основы адаптации в лесных популяциях.— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации растений к экстрем. условиям среды в сев. р-нах СССР: Тез. докл. Петрозаводск, 1971, с. 42—44.

13. Brewer G. J. An introduction to isozyme techniques. N. Y.; London: Acad. Press, 1970. 195 p.

14. Chovnick A., Ballantyne L. H., Baillie D. L., Holm D. G. Gene conversion in higher organisms: half-tetrad analysis of recombination with the rosy cistron of *Drosophila melanogaster*.— Genetics, 1970, vol. 66, p. 315.

15. Eanes W. F., Koehn R. K. The correlation of rare alleles with heterozygosity: determination of the correlation for the neutral models.— Genet. Res., 1977, vol. 29, p. 223.

16. Feret P. P., Bergmann F. Gel electrophoresis and enzymes.— In: Modern methods in forest genetics. N. Y.: Springer, 1976, p. 49.

17. Koehn R. K., Eanes W. F. An analysis of allelic diversity in natural populations of *Drosophila*: The correlation of rare alleles with heterozygosity.— In: Population genetics and ecology. N. Y.: Acad. Press, 1976, p. 377.

18. Nei M. Genetic distance between population.— Amer. Naturalist, 1972, 106, p. 283—292.

Ю. Е. Новицкая

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Проблема адаптации давно привлекает внимание биологов. Еще в начале нашего столетия великий русский ученый К. А. Тимирязев говорил: «Если бы кто-нибудь задал себе труд статистически проверить, какое слово всего чаще за последнюю четверть века встречалось в устах биологов, то, я не сомневаюсь, оказалось бы, что это слово — приспособление, адаптация». ([17], с. 168). В то время среди ученых шли дискуссии о том, что

лежит в основе удивительной приспособленности организмов к условиям их существования. Длительное время под влиянием телеологических философских систем явление приспособления рассматривали с позиций изначальной целесообразности. Материалистическая трактовка проблемы возникновения адаптаций вошла в науку благодаря трудам Ч. Дарвина. Связав эту проблему с общей проблемой эволюции органического мира, установив движущие силы эволюционного процесса, он показал, что целесообразность в строении организмов является результатом процесса выживания наиболее приспособленных организмов в конкретных условиях их существования.

Адаптационный процесс затрагивает все стороны жизни любого организма. Организм живет, пока способен адаптироваться. Это говорит об огромной важности проблемы адаптации как с научной, так и с практической точки зрения. Однако многие стороны этой сложной проблемы еще и теперь остаются не раскрытыми.

Незнание многих закономерностей природы и их нарушение все чаще приводят к отрицательным последствиям. Растения и животные в процессе эволюции, как правило, приспособились к определенным условиям среды. Однако в течение онтогенеза они очень часто попадают в необычные для их нормального функционирования условия среды (низкие и высокие температуры, засуха, дефицит элементов питания, засоление, высокие ускорения, несомность, загазованность, повышение радиоактивности воздуха, вод и почв, химизация и т. д.). Интерес к изучению приспособлений организмов особенно возрос в наше время, в век бурного научно-технического прогресса. Прежде всего, он обусловлен заботой об охране природы, об охране окружающей среды. В этих направлениях ведутся исследования как у нас в стране, так и за рубежом на всех уровнях организации живого.

В литературе разграничиваются специальными терминами явления выработки способности к приспособительным реакциям, созданию приспособительных структур в процессе эволюции (филогенетические адаптации) и реализации этих уже созданных способностей в онтогенезе (онтогенетические адаптации), а также в отдельных физиологических реакциях (физиологические адаптации).

Для преодоления организмом экстремальных условий важное значение имеет длительность их воздействия. Против кратковременных и не слишком резких изменений факторов среды организмы «вооружены» защитными реакциями и средствами — физиологической пластичностью, морфологическими приспособлениями и т. д. При длительном воздействии экстремальных факторов наряду с элементами защиты появляются и элементы повреждения. Тогда включаются репарационные процессы, направленные на восстановление целостности организма.

Особое место как у растений, так и у животных занимают адаптации, связанные с сезонами года. У каждого вида в процессе естественного отбора выработался характерный годичный цикл с определенной последовательностью и длительностью периодов интенсивного роста и развития, размножения, подготовки к зиме и зимовки.

У хвойных растений в годичном цикле наблюдаются четкие ритмы перестройки обмена веществ и энергии, а также ультраструктурной организации клеток мезофилла — основной фотосинтезирующей ткани листа:

1. Переход от летнего состояния к зимнему — конец августа — октябрь.

2. Выход растений из состояния глубокого покоя — декабрь.

3. Переход от зимнего состояния к летнему — март — апрель.

4. Период активной вегетации — май — август.

Совпадение каждой фазы жизненного цикла с временем года, к условиям которого эта фаза приспособлена, имеет решающее значение для существования вида.

Как отмечается в литературе, в регуляции сезонных циклов у большинства растений, как и у животных, главная роль принадлежит изменениям продолжительности дня — фотопериоду. Наши данные свидетельствуют о том же.

Одним из основных путей адаптации организмов к экстремальным факторам среды, возникшим в процессе длительной эволюции, в том числе к смене сезонов года, можно считать способность организмов изменять интенсивность жизнедеятельности благодаря соответствующей перестройке обмена веществ, энергии и ультраструктурной организации клетки.

Этот путь приспособления затрагивает почти все жизненные формы — от низших до высших.

Как отмечают Л. К. Лозина-Лозинский [11], А. М. Голдовский [5, 6], П. А. Генкель [4], свойство организмов изменять интенсивность функционирования, вплоть до почти полного прекращения (как, например, при криптобиозе или анабиозе), является их первичным и неотъемлемым свойством еще со времени возникновения жизни. Состояния анабиоза и криптобиоза также довольно полно освещены указанными авторами, и мы не будем останавливаться на этих формах приспособления организма.

Обобщение литературных данных и результатов собственных исследований позволяет сделать заключение о том, что при воздействии на организм экстремальных факторов среды изменение интенсивности ряда жизненно важных процессов и функций происходит последовательно и может идти почти до полного выключения из деятельности одних из них и усиления или появления других.

Многолетними круглогодичными исследованиями сотрудников

лаборатории физиологии и биофизики древесных растений, введенными с использованием современных приборов и методов, установлено, что в процессе длительной эволюции хвойные растения приобрели и в дальнейшем не утратили способности к глубокой перестройке обмена веществ и энергии, а также ультраструктурной организации клеток и тканей. Это свойство особенно ярко проявляется при смене сезонов года, хотя может иметь место и в период активной вегетации при длительном воздействии экстремальных факторов среды, что в условиях Севера случается довольно часто. Например, летом в первую очередь подавляются процессы роста, требующие особенно много энергии и строительного материала. В 1972 г. при воздействии сильной и длительной засухи произошло значительное снижение интенсивности фотосинтеза и транспирации, а также аэробного пути дыхания. После первого же дождя интенсивность и фотосинтеза, и транспирации значительно возросла.

Снижение интенсивности фотосинтеза и дыхания неизбежно должно приводить к усилению степени гетеротрофности и анаэробных путей окисления глюкозы, в частности брожения.

Следовательно, в период активной вегетации адаптация хвойных растений к экстремальным факторам среды определяется характером и интенсивностью протекающих в них процессов и реакций.

По современным представлениям, организмы, питающиеся готовыми органическими веществами и строящие свой энергетический обмен по типу брожения, относятся к наиболее примитивным живым существам, а сами механизмы обмена веществ и энергии являются наиболее древними. Важно отметить, что у более высокоорганизованных организмов эти первичные механизмы не исчезли и при определенном сочетании внешних и внутренних условий играют большую роль в поддержании жизнедеятельности и выживании.

Как мы отмечали, у хвойных растений эти древние механизмы наиболее четко проявляются и занимают основное положение в осенне-зимний период. Именно этот период, когда в Карелии температура и светлое время суток достигают минимальных значений, представляет наибольший интерес для понимания внутренней сущности процесса адаптации к экстремальным условиям года.

Подготовка хвойных растений к зиме, начинающаяся еще летом, захватывает все стороны жизни дерева. Она сопровождается рядом анатомо-морфологических приспособлений — устьица закрываются, происходит их засмоление, хвоя покрывается слоем кутикулы с налетом воска. Благодаря этому происходит своего рода герметизация внутренней среды клетки. Это очень важное приспособление, обеспечивающее, прежде всего, сохранение

сравнительно высокого уровня воды в хвое. По нашим данным, оводненность хвои в течение всего осенне-зимнего периода почти не меняется и составляет в однолетней хвое 56—60%, в двулетней — 50—59. Хвоя обладает высокой водоудерживающей способностью. Вся вода представлена фракцией высокоструктурированной воды.

В то же время закрытие и засмоление устьиц оказывает отрицательное влияние на газообмен клеток и тканей, ограничивает поступление кислорода и углекислоты, что не может не сказаться на течении процессов фотосинтеза и дыхания.

По нашему мнению, изменения в способе питания и характере дыхания и лежат в основе глубокой перестройки всей жизнедеятельности клетки и ультраструктурной организации.

Известно, что адаптация к низким температурам, как и к высоким, прежде всего, связана с качественным составом белков и их структурной организацией (конформацией, характером связей, поддерживающих пространственную структуру молекул). При адаптации к холоду конформационная подвижность белков должна быть не слишком жесткой и не слишком подвижной, чтобы обеспечить необходимую лабильность белковым молекулам. Как отмечает А. Я. Александров [1], изменение конформационной подвижности белков сильно отражается на физиологической активности клеток.

Поскольку зимой одни процессы и функции подавляются, а другие сохраняются, важно было выявить изменения, которые происходят во фракционном составе белков и жирнокислотном составе фосфолипидов, так как белки и фосфолипиды являются основными компонентами клеточных мембран, от состояния которых зависит вся жизнедеятельность клеток.

По данным П. Ф. Чикиной, в почках и хвое сосны в период глубокого покоя наблюдается высокое содержание белкового азота. Интересно, что на фоне довольно стабильного общего содержания белков заметно изменяется их фракционный состав. В почках и хвое постепенно снижается количество азота плотного остатка и повышается сумма растворимых белков. В их составе постепенно растет концентрация белков, экстрагируемых слабой щелочью, и сокращается содержание глютелинов, извлекаемых крепкой щелочью. Такое высокое содержание щелочерастворимых белков (69—73% от суммы растворимых), особенно форм, извлекаемых слабой щелочью, очевидно, связано со структурными изменениями, происходящими в клетках меристемы. В них увеличивается объем гиалоплазмы, образуются новые органеллы, в которых формируются мембранные структуры. По-видимому, в их состав входят так называемые интегральные белки, находящиеся в комплексе с липидами. Для солюбилизации указанных белков необходимо применение детергентов [9].

В период покоя в почках и хвое сосны содержится довольно много альбуминов. Благодаря своей термостабильности и большой способности к образованию геля водорастворимые белки играют важную роль в устойчивости растений [10, 18, 19, 20]. У. Хебер [23], например, считает их более эффективными защитными веществами по сравнению с сахарами и другими низкомолекулярными соединениями.

Особенно большие изменения во фракционном составе белков наблюдаются в марте, который в изучаемых условиях можно отнести к зимнему периоду. Общее содержание белкового азота повышается в почках на 16, в хвое на 8%. Увеличение происходит преимущественно за счет растворимых форм, среди которых в почках особенно ощутимо возрастание количества спирто-, водо- и щелочерастворимых (в 2%-ной щелочи) белков. Их содержание с декабря по март повышается соответственно на 119, 66 и 51%. В хвое в 1,5 раза увеличивается концентрация спирторастворимых белков и глютелинов, экстрагируемых крепкой щелочью.

Т. И. Трунова и Г. Н. Зверева [18] предполагают, что одной из причин увеличения растворимых белков наряду с синтезом *de novo* является деполимеризация более крупных молекул и увеличение их растворимости. Накопление растворимых белков индуцируется низкими температурами [7, 18]. Не исключено, что в повышении концентрации растворимых белков принимает участие фракция неэкстрагируемого остатка. Некоторые исследователи [14, 16, 22] допускают, что она может быть резервом для синтеза растворимых форм белка.

Параллельно с изменением фракционного состава белков, по данным В. В. Габуковой, существенно меняется содержание разных форм фосфорных соединений. В сентябре — октябре в тканях хвои не только молодой, но и старшего возраста увеличивается содержание нуклеинового фосфора. Очевидно, в них реплицируются новые информационные РНК, необходимые для синтеза новых ферментных и структурных систем, участвующих в перестройке обмена веществ и энергии. В это время наблюдается повышение концентрации фосфолипидов.

Большого внимания заслуживает установленный нами факт максимального накопления липидного фосфора в хвое сосны в декабре — в период выхода растений из состояния глубокого покоя. Эта закономерность наблюдалась в разные годы исследований [3, 13, 21]. Интересно отметить, что синтез фосфолипидов в зимний период почти не зависит от температурных особенностей года. Годы наблюдений сильно различались по температуре, однако синтез фосфолипидов не нарушался.

По данным В. С. Родионова с сотрудниками, полученным на тех же объектах методами газожидкостной хроматографии, в декабре, наряду с общим увеличением фракции фосфолипидов,

в хвое повышается содержание ненасыщенных жирных кислот.

Так как белки и фосфолипиды являются основными компонентами клеточных мембран, представляло большой интерес проследить за теми изменениями, которые происходят в клетках фотосинтезирующей ткани — мезофилле при наступлении неблагоприятного периода года.

Рассмотрим наши данные по ультраструктурной организации клеток мезофилла в осенне-зимне-весенний период года. Уже беглое знакомство с этими данными показывает, что зимняя ультраструктура клеток мезофилла существенно отличается от летней и приобретает много черт, характеризующих животную клетку.

В летний период ультраструктура клеток мезофилла сосны и ели подобна тонкому строению клеток других высших растений. Цитоплазматическое содержимое в них расположено в виде тонкого слоя по периферии клетки. Основной объем клетки занимает большая центральная вакуоль. Хлоропласты, расположенные цепочкой вдоль клеточной стенки, содержат крупные крахмальные зерна. Митохондрий мало, элементы эндоплазматического ретикулума (ЭР) развиты очень слабо, диктиосомы в нормальных условиях почти не встречаются. Благодаря такому строению, в клетках постоянно поддерживается обмен между цитоплазмой и наружной средой. Но уже в конце августа начинается глубокая перестройка ультраструктурной организации клеток мезофилла, которая заканчивается в ноябре.

Зимой центральная вакуоль, характерная для зрелых растительных клеток, исчезает и образуется множество мелких вакуолей. Значительно увеличивается объем гиалоплазмы, представляющей собой основное белковое вещество цитоплазмы. Сильное развитие получают элементы эндоплазматического ретикулума, в основном агранулярного типа. Морфология ЭР, количество и соотношение его компонентов отражают, по-видимому, состояние метаболической активности клетки. Известно, что этой структурной системе принадлежит очень важная роль в синтезе и переносе веществ в клетке. Как правило, ЭР образует непосредственное продолжение наружной мембраны ядерной оболочки (рис. 1). Высокоразвитый агранулярный ретикулум никогда не обнаруживается в основных эпидермальных клетках и тем более в мезофилле. В клетках мезофилла встречаются лишь единичные профили агранулярного ретикулума, при этом он имеет форму пузырьков, а не трубочек [12]. Трубочатый агранулярный эндоплазматический ретикулум является одной из наиболее характерных черт строения секреторных клеток [2, 12].

Митохондрии встречаются довольно часто и отличаются большим разнообразием. Часть митохондрий собирается группами. Многие из митохондрий имеют хорошо развитую систему крист,

что указывает на их высокую физиологическую активность. Иногда число крист невелико, и тогда большая часть объема митохондрии занята матриксом.

По литературным данным, в наружной мембране нет ни одного из главных дыхательных ферментов, хотя другие ферменты в ней присутствуют. Большинство ферментов, катализирующих реакции цикла Кребса, находятся в матриксе, во внутренней же мембране локализуются переносчики электронов и ферменты, осуществляющие сопряженный с переносом электронов синтез АТФ.

Внутренняя мембрана митохондрий совершенно непроницаема для большей части метаболитов, находящихся в матриксе.

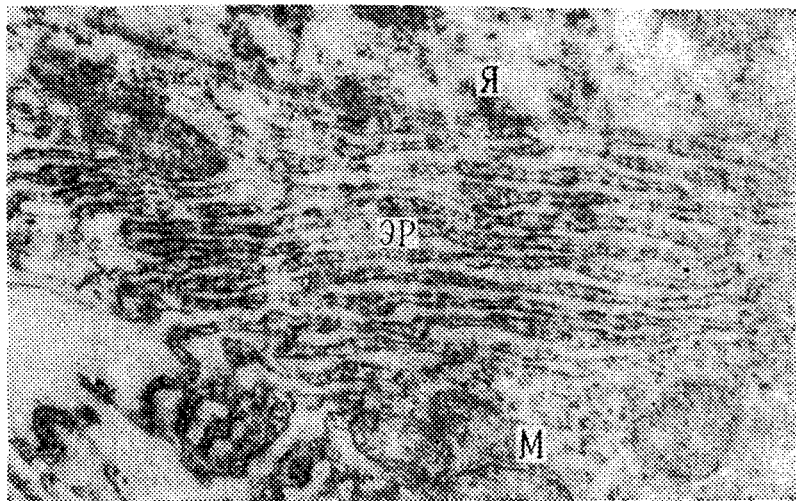


Рис. 1. Фрагменты клетки хвой: Я — ядро; ЭР — эндоплазматический ретикулум; М — митохондрии

Так, АТФ, синтезированная в митохондриях, должна транспортироваться в окружающую митохондрии цитоплазму с помощью специфического переносчика, ответственного, по-видимому, и за перенос АТФ в матриксе [15]. Следовательно, митохондрии не только поставляют АТФ в клетку, но и контролируют поступление веществ из цитоплазмы в митохондрии и обратно. Поэтому можно ожидать, что малейшее нарушение их внутренней структуры сильно скажется на энергетическом обмене клетки.

Наши данные показали, что зимой митохондрии заметно различаются своими размерами, количеством в поле зрения и ультраструктурной организацией (числом крист и глубиной вхождения последних в матрикс). Одни из них встречаются вблизи хлоропластов, другие — вдали от пластид, в окружении элементов

гладкого эндоплазматического ретикулула. Вполне возможно, что зимние митохондрии по своим функциям существенно отличаются от летних.

На рис. 2 представлен фрагмент клетки мезофилла хвой, на котором хорошо видна митохондрия, окруженная мембранами гладкого эндоплазматического ретикулула. Многочисленные кристы в ней свидетельствуют о ее высокой физиологической активности. Такое расположение митохондрий в окружении элементов гладкого эндоплазматического ретикулула отмечается лишь для животных клеток, в частности для клеток семенника опоссума [15], и никем не наблюдалось в растительной клетке. Это очень интересный факт, заслуживающий большого внимания. Известно, что для выполнения основной функции митохондрий — окислительного фосфорилирования — требуется кислород,



Рис. 2. Митохондрия, окруженная элементами гладкого эндоплазматического ретикулула

а гладкий эндоплазматический ретикулум столь сильное развитие получает в условиях анаэробноза.

Зимой в клетках мезофилла хвой часто встречаются диктиосомы. Особенно много их попадает в образцах, взятых после длительного затемнения. Каждая из них образована из расположенных стопкой уплощенных цистерн, окруженных оболочкой. По числу цистерн диктиосомы сильно различаются (от 5 до 8—12). Возможно, это объясняется гетерогенностью самих клеток мезофилла. Количество пузырьков, которые отпочковываются от цистерн, также неодинаково, что, по-видимому, связано с их различной функциональной активностью.

Количество хлоропластов в клетках мезофилла хвой зимой сильно колеблется. В большинстве случаев они расположены по всему объему клетки поодиночке или группами по 5—12 шт. Иногда встречаются клетки с одним очень крупным хлоропластом

в поле зрения. Крахмал в них отсутствует. Все они сохраняют свою целостность и индивидуальность. Хлоропласты различаются и по внутренней организации, особенно по строению гранальной структуры. Граны, как правило, состоят из небольшого числа тилакоидов. Интересно отметить, что даже в одной и той же клетке в одних хлоропластах насчитывается 3—5 и более тилакоидов, в других — их почти нет. Липидные капли зимой в пластидах единичные, очень мелкие или совсем отсутствуют.

В осенне-зимний период, когда имеет место комплекс неблагоприятных условий — затруднен доступ кислорода к клетке и его диффузия внутри клетки, очень короткий день (5—6 ч), низкие температуры воздуха и почвы, — непонятна роль хлоропластов и митохондрий.

Удивительно, что сосна и ель зимой мало реагируют на температуру и проявляют высокую чувствительность к свету, в то время как летом на хвойные растения сильное влияние оказывают и температура, и свет.

Таким образом, данные электронной микроскопии полностью подтвердили результаты физиолого-биохимических исследований и показали, что ультраструктура зрелых клеток мезофилла сосны и ели сильно варьирует в годичном цикле. При этом наблюдается строгая ритмичность: осенью и весной перестройка ультраструктуры совпадает с изменениями в обмене веществ и энергии клеток и тканей.

Ультраструктура клеток фотосинтезирующей ткани зимой приобретает много черт, характеризующих животную клетку, что свидетельствует об усилении в этот период степени гетеротрофности. Сильное развитие гиалоплазмы и элементов эндоплазматического ретикулума, где, по литературным данным, локализованы ферментные системы анаэробного обмена, свидетельствует о повышении в зимнее время роли анаэробных путей метаболизма.

Есть все основания считать, что усиление этих древних механизмов обмена веществ и энергии — гетеротрофности и анаэробноза — является одним из основных путей адаптации организмов к экстремальным условиям среды.

Вполне возможно, что функции хлоропластов и митохондрий в этот период иные, по сравнению с летними. Поэтому их выявление представляет огромный научный интерес, и здесь большую помощь могут оказать исследования, проводимые в зимний период года.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров А. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с.
2. Васильев А. Е. Некоторые особенности субмикроскопической структуры секреторной системы растений в связи с ее функциональным значением. — Раст. ресурсы, 1966, т. 2, № 3, с. 331—339.

3. Габукова В. В. Фосфорные соединения органов и тканей сосны обыкновенной.— В кн.: Физиол.-биохим. исслед. сосны на Севере. Петрозаводск, 1978, с. 57—73.

4. Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.

5. Голдовский А. М. Основы учения о состояниях организмов. Л.: Наука, 1977. 116 с.

6. Голдовский А. М. Анабиоз. Л.: Наука, 1981. 136 с.

7. Горя М. З., Минза Е. Г. Легкорастворимые белки и изоферменты некоторых оксидаз озимой пшеницы в период зимовки.— В кн.: Вопр. прикладн. физиологии полевых культур и почв. микробиологии. Кишинев: Штиинца, 1978, с. 9—22.

8. Дарвин Ч. О происхождении видов в царствах животном и растительном путем естественного подбора родичей или о сохранении усовершенствованных пород в борьбе за существование. СПб., 1864. 419 с. разд. паг.

9. Котык А., Яначек К. Мембранный транспорт. М.: Мир, 1980. 341 с.

10. Красавцев О. А. Физиологические механизмы морозостойкости растений.— В кн.: Физиол.-биохим. и экол. аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды: Тез. докл. к Всесоюз. совещ. (20—26 сент. 1976 г.). Иркутск, 1976, с. 49—50.

11. Лозина-Лозинский Л. К. Анабиоз как явление жизни.— В кн.: Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов. Рига: Зинатне, 1973, с. 5.

12. Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 119 с.

13. Новицкая Ю. Е. Сезонная и возрастная динамика основных фракций липидов хвои сосны обыкновенной.— В кн.: Физиол.-биохим. исслед. сосны на Севере. Петрозаводск, 1978, с. 39—52.

14. Пинегина Р. И., Клименко В. Г. Изменчивость азотсодержащих веществ в органах гороха в онтогенезе.— Тр. по химии природн. соединений. Кишинев, 1961, вып. 4, с. 71—84.

15. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М.: Мир, 1980. 303 с.

16. Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 229 с.

17. Тимирязев К. А. Насущные задачи современного естествознания. М., 1904. 588 с. разд. паг.

18. Трунова Т. И., Зверева Г. Н. Влияние ингибиторов белкового синтеза на морозостойкость озимой пшеницы.— Физиология растений, 1977, т. 24, вып. 2, с. 395—401.

19. Туманов И. И. О физиологическом механизме морозостойкости растений.— Физиология растений, 1967, т. 14, вып. 3, с. 520—539.

20. Туманов И. И. Физиология закалывания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с.

21. Царегородцева С. О. Годичная динамика основных липидов почек сосны.— Науч. докл. выш. школы. Биол. науки, 1975, № 12, с. 89—92.

22. Цуркан П. А. Динамика азотистых веществ в зерне и вегетативной массе кукурузы и сорго.— Тр. по химии природн. соединений. Кишинев, 1961, вып. 4, с. 99—121.

23. Heber U. Proteins capable of protecting chloroplast membranes against freezing.— In: The Frozen cell: A Ciba Foundation Symp. London, 1970, p. 175—186.

РИТМОЛОГИЧЕСКИЕ И ПАРАМЕТРИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К КОНКРЕТНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

При исследовании приспособительных возможностей и степени адаптированности растений к изменяющимся условиям среды в процессе онтогенеза необходимо рассматривать два аспекта — параметрический и временной. Первый связан с оценкой соответствия уровня параметров среды с экологическими пределами, в которых растения могут жить и размножаться. Многие растения имеют широкий ареал и в соответствии с генетически обусловленными возможностями в большей или меньшей степени процветают в этих географических пределах. Однако часто невозможность распространения растений за границы ареала диктуется не уровнем параметров среды (они могут изменяться в пределах толерантности), а несоответствием временных характеристик эндогенной ритмической организации регуляторных и физиологических функций растения и ритмов среды. Таким образом, временная организация взаимодействий в организме и системе организм — среда играет большую роль в обеспечении оптимальной динамики процесса онтогенетической адаптации.

Характерной особенностью временной структуры процессов в среде и организме является ритмическая организация. Все больше и больше исследователей считают, что колебательные процессы являются одной из важнейших функциональных характеристик биологических систем и лежат в основе их самоорганизации [1—5, 21, 22, 24, 25, 32, 33]. Имеется громадное число литературных данных о ритмической организации физиологических и регуляторных процессов. Частотный диапазон биоритмов очень велик — от нескольких герц до одного колебания в несколько лет. Однако наибольшее адаптационное значение имеют ритмы, сопряженные с такими ритмами в среде, которые встречаются достаточно часто, возникают закономерно, протекают длительное время и являются предвестниками будущих изменений во внешних условиях. Это — связанные с вращением Земли вокруг своей оси и вокруг Солнца, эволюционно закрепленные в живых организмах околосуточные и окологодичные ритмы. Подобная временная организация физиологических процессов дает организму большие преимущества. В данной ситуации адаптация — не просто устойчивость и пригнанность к флуктуациям среды, а активное участие в периодических явлениях, которые служат средством координации и регуляции жизненных функций во времени. Как замечает Ю. Одум [23], организм не просто приспосабливается к физическим факторам среды, а «использует» естественную периодичность

для распределения своих функций во времени. В результате взаимодействия ритмов организма и среды растения имеют возможность довольно строго «ориентироваться» по астрономическому календарю, наиболее полно использовать благоприятные периоды дня, года, т.е. организовать деятельность своих подсистем в направлении достижения оптимального приспособительного эффекта. При этом должна соблюдаться определенная временная согласованность в функционировании разных физиологических подсистем организма и определенная степень синхронизации их ритмов с параметрами циклических факторов среды. Поэтому уровень стабилизации ритмической системы организма, а также степень синхронизации этой системы с ритмами среды могут служить критериями для оценки общего состояния организма, степени его адаптированности и динамики адаптивных сдвигов [2, 3]. Современные средства эколого-физиологического эксперимента позволяют получить подобную информацию, а методы математического анализа временных рядов — рассчитать количественно эти критерии.

В данной работе использовалась информация, полученная при длительной (1976—1979 гг.) регистрации динамики CO_2 -газообмена (инфракрасный газоанализатор), транспирации (дифференциальный психрометр), потоков пасоки (тепловой метод), водных потенциалов (камера давления), роста (электрические дендрограф и ауксанограф), а также регулирующих факторов среды — солнечной радиации, температуры и влажности воздуха. Устройство блоков используемой автоматической системы регистрации и метод измерения водных потенциалов описаны ранее [6, 8, 9, 14, 26, 30].

Объектами исследования служили три сосны (*Pinus silvestris*) 50—80-летнего возраста в средневозрастном сосняке черничном свежем II класса бонитета, расположенном в 50 км севернее г. Петрозаводска (62°13' с. ш. и 34°10' в. д.). Почва — песчаный иллювиально-гумусово-железистый подзол, уровень грунтовых вод — 1,5—1,7 м.

Уже при визуальном осмотре полученных регистрограмм легко заметить, что все исследуемые процессы обладают ярко выраженной суточной периодичностью. На рис. 1 представлены некоторые примеры характерных околосуточных (циркадных) ритмов разных процессов.

Все физиологические процессы реализуются непосредственным воздействием изменяющихся факторов среды, главным образом регулирующих, — света, температуры, влажности. Это так называемые «датчики времени» или «синхронизаторы» [4]. Функции датчиков времени весьма разнообразны. Одна из них состоит в удержании акрофазы ритма, например максимума, в довольно ограниченном интервале времени — в зоне естественного «плава-

ния» фазы. Понятие «зона плавания» характеризует неустойчивость положения фазы ритма в течение времени и является показателем степени искаженности ритма. Оценивать длительность зоны только по положению фаз в ритмах, регистрируемых в естественных условиях, трудно. Случайные экстремальные воздействия (дожди, похолодания) могут привести к «блужданию» акрофазы в пределах почти всего светового периода. Однако в солнечные дни, с минимумом флуктуаций параметров среды от суточной закономерности, положения зон довольно закономерны. Простой

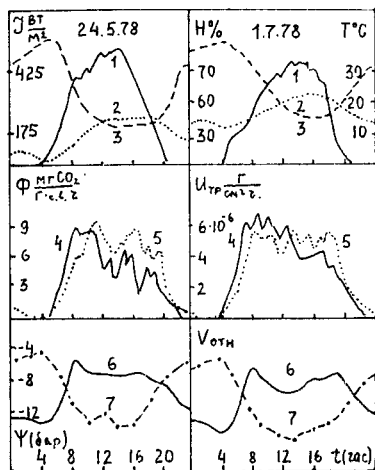


Рис. 1. Характерные суточные ритмы:

1 — интенсивности солнечной радиации; 2 — влажности; 3 — температуры воздуха; 4 — фотосинтеза; 5 — транспирации; 6 — потока пасоки; 7 — изменения водных потенциалов

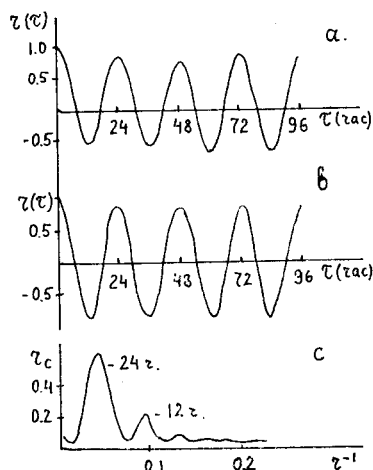


Рис. 2. Примеры автокорреляционных функций:

a — фотосинтеза; в — транспирации; с — спектральной плотности фотосинтеза

анализ полученных регистрограмм показывает, что максимумы CO_2 -газообмена наступают с 5 до 10 ч., транспирации — с 10 до 14 ч., потока пасоки в ксилеме — с 10 до 14 ч.

Более надежную количественную информацию о стабильности и степени искаженности ритмов можно получить при анализе временных рядов статистическими методами исследования стационарных случайных процессов [7, 18, 29]. Для исследования ритмической структуры процессов наиболее часто применяются способы, базирующиеся на использовании функции автокорреляции и Фурье анализа. Вид функции и текущий коэффициент автокорреляции служат характеристикой степени периодичности процесса, а спектр Фурье — частотной характеристикой ритма. Нужно отметить, что, если исследуемый процесс обладает существенной

нестационарностью или слабой периодичностью или из-за слабой стабильности сильно искажен внешними влияниями, статистические методы дают мало информации. Можно с удовлетворенностью констатировать, что при анализе ритмической структуры физиологических процессов у сосны мы избавлены от подобных трудностей.

Некоторые характерные примеры автокорреляционных функций исследуемых процессов представлены на рис. 2. Близкий к незатухающей синусоиде вид рассчитанных для разных периодов развития сосны функций является свидетельством устойчивости ритмов всех исследуемых процессов. Высокие значения текущих коэффициентов автокорреляции — $r(\tau)$ для CO_2 -газообмена и процессов водного режима ($\approx 0,8$ — $0,9$) для временных интервалов с малыми флуктуациями в ритмах среды также говорят о слабой искаженности ритмов. В периоды же экстремальных воздействий факторов среды $r(\tau)$ может быть значительно ниже, но вид функции сохраняется, что говорит о стабильности, но большей искаженности ритмов. Малое значение $r(\tau)$ для скорости роста ($0,3$) обусловлено некоторой нестационарностью процесса в рассчитываемые периоды и влиянием на размеры побега или ствола не только роста, но и изменения их оводненности.

Результаты автокорреляционного анализа подтверждаются данными анализа Фурье. Основная частота всех исследуемых ритмов — $1/24$ ч. с амплитудой 70 — 90% от полной дисперсии исследуемых временных рядов (см. рис. 2). Второй значимой гармоникой в некоторые временные интервалы является ритм с периодом в 12 ч., появление которого наблюдается при наличии дневного угнетения процесса, имеющего несомненный адаптационный смысл.

В течение года происходят закономерные изменения параметров суточных ритмов освещенности, температуры и т. д. На широте, где производились исследования, долгота дня варьирует от 12 ч. в марте до 20 ч. в июне и опять до 12 ч. в сентябре. Как же изменяются параметры циркадных ритмов в такой ситуации? При наблюдаемой строгой ритмичности физиологических процессов фазы начала и конца изменения амплитуды ритмов определяются довольно легко. Увеличение амплитуды обычно начинается с восходом солнца, достигает своего максимума в зоне «плавания» акрофазы и становится минимальным к концу светового периода. Это так называемый период активности ритма (α), время постоянства амплитуды в почные часы — период покоя (ρ). Как показывает анализ результатов, наблюдается четкая корреляция отношения α/ρ с долготой дня (рис. 3), т. е. α/ρ в течение лета у процессов, связанных со средой обменом веществ и энергией (CO_2 -газообмен, транспирация), изменяется так же закономерно, как и длительность светового периода. Отношение α/ρ для CO_2 -га-

зообмена и транспирации варьирует от 13/11 (апрель) до 19/5 (июнь) и до 10/14 (сентябрь). Такие же, как и у транспирации, весной и осенью α/ρ у ритмов изменения водных потенциалов хвои и потоков пасоки в ксилеме, но летом α чаще всего достигает 24 ч. Более трудно определить α/ρ процесса роста. Если основное увеличение размеров ствола и побегов в начальный период роста происходит днем, то в период интенсивного роста — круглосуточно. Однако если учесть конкурирующее с ростом влияние динамики оводненности тканей, то можно сказать, что основной прирост происходит в течение светового периода.

Использование физиологическими процессами для своей реализации столь длительного светового периода дает растению определенные преимущества. Возможность длительного функционирования в течение суток в некоторых пределах компенсирует короткий период положительных температур летом, что имеет большое адаптационное значение. Однако данный вывод не совсем строг. В летний период высокий уровень и длительный период транспирации приводят, в результате преобладания расхода влаги над ее приходом (при хорошем обеспечении растения почвенной влагой), к обезвоживанию тканей ствола и хвои [16]. Данное явление может оказывать угнетающее влияние на динамику роста и процесс фотосинтеза [15]. Полученный результат говорит о том, что приспособительные возможности исследуемого растения к долготе дня могут быть ограниченными, несмотря на наличие у сосны короткодневных и длиннодневных рас [28]. Изложенный здесь вывод в некоторой степени предварительный и требует дальнейшего экспериментального исследования.

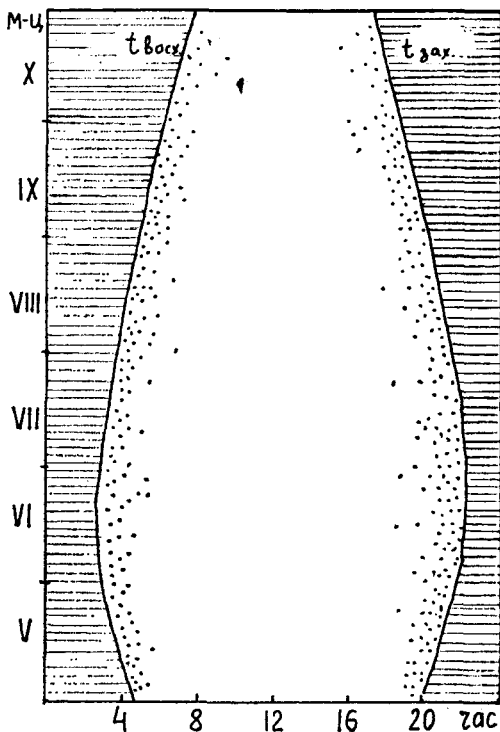


Рис. 3. Синхронизация долготы дня и фаз начала и конца периода активности суточных ритмов фотосинтеза

В реальных условиях физиологические процессы протекают под влиянием целого комплекса внешних факторов. Степень синхронизации ритмов растений и внешней среды, т. е. степень согласования не только α/ρ , но и акрофаз ритмов, их амплитуд, можно оценить при помощи взаимно-корреляционного анализа временных рядов. Здесь мерой статистической связи и степени синхронизации процессов служат текущий коэффициент взаимной корреляции $K_{гг}(\tau)$ и вид функции, рассчитываемые по реализациям во времени двух анализируемых процессов. Результаты взаимно-корреляционного анализа представлены в табл. 1 и на рис. 4. Из анализа при-

Таблица 1

Текущие коэффициенты взаимной корреляции $K_{гг}$ (числитель) и сдвиги акрофаз ритмов (знаменатель) физиологических процессов и ритмов факторов среды

Процесс	Месяцы	Солнечная радиация	Температура воздуха	Влажность воздуха
CO ₂ -газообмен	IV	0,5	0,3	—0,4
		(—2)—(—3) ч.	(—3)—(—4) ч.	(—3)—(—4) ч.
Транспирация	VI-VIII	0,9	0,8	...
		(—2)—(—3) ч.	—4 ч.	
	V-VIII	0,8—0,9	0,6—0,8	(—0,5)—(—0,8)
		+1 ч.	(—1)—(—2) ч.	(—1)—(—2) ч.
Водные потенциалы	IX-X	0,4—0,6	0,5—0,75	(—0,5)—(—0,8)
		+1,5 ч.	(—1)—(—1,5) ч.	(—1)—(—1,5) ч.
		—0,8	—0,75	0,8
Рост	V-VIII	(+1)—(+2) ч.	—2 ч.	—2 ч.
		Незначимы	0,4	Незначимы
			+6 ч.	

Примечание. Знак «—» в знаменателе означает, что максимум физиологического процесса реализуется раньше максимума внешнего ритма, «+» — позже.

веденных данных следует, что значения $K_{гг}(\tau)$ исследуемых физиологических процессов довольно высоки и изменяются с течением времени. Ранней весной и осенью, когда температура и влажность воздуха часто достигают пределов, лимитирующих процессы, и тем самым искажают ритм, значения $K_{гг}(\tau)$ ниже. Из сравнения видов функций взаимной корреляции (незатухающая синусоида) и значений $K_{гг}(\tau)$ следует, что степень синхронизации внутренних и внешних ритмов довольно высока и все

регистрируемые внешние факторы являются датчиками времени, способными затягивать внутренние ритмы. Сдвиги фаз максимумов (минимумов) внутренних ритмов относительно акрофаз датчиков времени несколько различны у разных физиологических процессов и также изменяются с течением времени, хотя и незначительно. Эти небольшие вариации сдвигов во времени у акрофаз всех процессов являются свидетельством стабильности зоны «плавания» фаз у их циркадных ритмов.

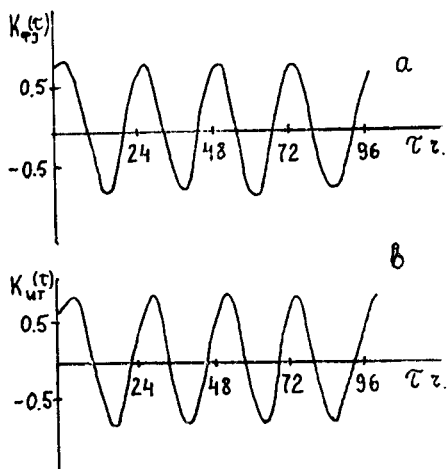


Рис. 4. Взаимно-корреляционные функции:

а — фотосинтез — интенсивность солнечной радиации; б — транспирация — температура воздуха

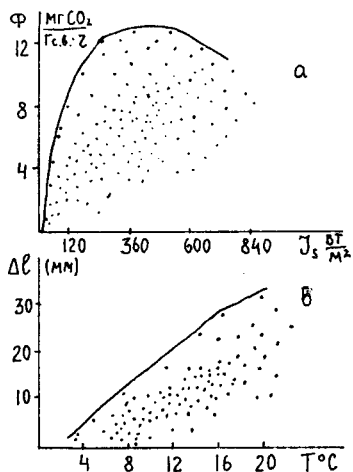


Рис. 5. Диаграммы с огибающей для зависимостей:

а — фотосинтез — интенсивность солнечной радиации (Φ); б — суточные приросты (Δl); T — среднесуточная температура ($^{\circ}C$)

К сожалению, произвести подобный математический анализ годовых ритмов, ввиду их малого количества (4 года), нет возможности. Однако некоторые данные о фазовой архитектонике ритмов получить можно. Так, процессы газообмена и транспирации начинаются довольно рано — в конце марта — начале апреля, их реализация обычно начинается в сутки с положительной среднесуточной температурой и влажностью воздуха меньше 100%. Угнетаются данные процессы отрицательными температурами и высокой влажностью в начале ноября. Максимум фотосинтеза достигается в конце мая, а транспирации — в середине июня, что, вероятнее всего, связано с оптимальными для максимальной реализации данных процессов внешними условиями. Значительно менее явна связь между процессами роста и факторами среды. Благодаря точности регистрации, фазы начала и конца роста

установлены с небольшой погрешностью (1—3 дня). Рост в высоту и толщину из года в год начинается одновременно — 11—18 мая. Заканчивается рост в высоту в конце июня, в толщину — в конце июля — начале августа. Наименьший период роста имеет хвоя. Фаза начала роста обычно близка ко времени окончания периода интенсивного роста побегов (вторая половина июня), и заканчивается рост в третьей декаде июля. Наиболее длителен период роста у корней (вторая половина мая — первая половина сентября). Максимум скорости роста наблюдается обычно в период окончания роста побегов и совпадает со временем замедления интенсивного роста ствола в толщину.

Полученные результаты ритмологического анализа — константность фазовой архитектуры циркадной системы физиологических процессов в растении, довольно высокая степень синхронизации внутренних процессов с динамическими изменениями факторов среды, стабильность временной структуры годовичных ритмов — имеют большое значение для более глубокого понимания степени адаптированности растения к конкретным условиям среды. В практическом отношении суждения о состоянии адаптированности по биоритмологическому критерию можно строить именно на основе подобных количественных данных.

Как указывалось выше, целью настоящей работы было и исследование параметрических отношений растения и среды. Физиологические процессы в растении протекают при совместном воздействии большого количества внешних факторов, и такое их гармоническое сочетание, при котором внутренние процессы в растении достигают максимально возможной величины (кривые насыщения), в природе встречаются крайне редко. В естественных условиях обычно регистрируются кривые с оптимумом. Как же выделить из них кривые влияния отдельного фактора и определить те его значения, при которых происходит оптимальная реализация процесса? Здесь вполне применим метод, использованный Транквиллини [34], О. В. Заленским и др. [13] и В. Л. Вознесенским [10] для получения световых кривых фотосинтеза, и Веббом [35] и Ярвисом [31] — для определения зависимости проводимости листа от отдельного фактора. Если мы имеем достаточное количество измерений интенсивности процесса и величин влияющих факторов (сочетаний внешних факторов), то, строя диаграмму «интенсивность процесса — фактор», можем покрыть почти все поле диаграммы большим количеством точек. Кривая, огибающая верхний предел разброса, будет описывать реакцию процесса именно на изменения данного фактора; другие факторы, включая внутренние, не являются лимитирующими. Если же какой-либо фактор, кроме исследуемого, также лимитирует процесс, то точка лежит ниже огибающей. Некоторые из характерных диаграмм с огибающей представлены на рис. 5. Очевидно, что если

кривая огибающей имеет насыщение или максимум, то значение внешнего параметра при этом максимуме обладает величиной, при которой процесс протекает с оптимальной для данных условий интенсивностью. Области подобных значений внешних параметров для исследуемых в работе процессов даны в табл. 2.

Таблица 2

Значения освещенности (I), температуры (t) и влажности (H) воздуха, при которых физиологические процессы протекают с оптимальной интенсивностью

Процесс	$I \frac{\text{ВТ}}{\text{М}^2}$	$t^{\circ}\text{C}$	H%	Нижние температурные границы воздуха, $^{\circ}\text{C}$
Фотосинтез	250—450	13—16	...	—5, —6
Транспирация	500—600	18—20	40—60	—3
Потоки пасоки	500—600	16—20	40—60	—3
Водные потенциалы	500—600	16—20	40—60	—3
Рост		Недостижима		+2, +3

Из полученных результатов следует, что процесс фотосинтеза имеет максимальную интенсивность уже при 40% освещенности от максимальной дневной и при довольно низких температурах воздуха, т. е. максимумы в суточных ритмах фотосинтеза должны наблюдаться в утренние часы. Данный факт вполне согласуется с описанными выше зоной «плавания» акрофазы ритма и сдвигом ее относительно максимума внешнего ритма (см. табл. 1). Для взаимосвязанных процессов водного обмена полученные значения выше, чем для фотосинтеза, что также согласуется с зонами «плавания» акрофаз.

Диаграмма роста представлена в виде (см. рис. 5, в) зависимости суточного прироста в высоту от среднесуточной температуры воздуха. Огибающая на диаграмме не достигает насыщения, следовательно, среднесуточные температуры воздуха недостаточны для максимально возможного прироста. Таким образом, если внешние факторы в условиях северной тайги и могут достигать значений, при которых регистрируется оптимальная динамика некоторых физиологических процессов, то для роста температура среды является лимитирующей, и потенциальные возможности биопродукционного процесса у сосны не реализуются полностью.

Из диаграмм с огибающей можно определить и границы факторов среды, при которых процесс наблюдается. Величины нижних температурных границ представлены в табл. 2. Известно, что

растения тропических зон начинают ассимиляцию при $+5$, $+7^{\circ}\text{C}$, умеренных зон — при -1 , -2°C , а некоторые высокогорные — при -5 , -7°C [20]. Ассимиляция же у сосны в наших условиях начинается уже при -5 , -6°C . Столь низкие значения температурной границы начала ассимиляции, да и транспирации (-3°C), кажутся несколько неожиданными. Однако выявленный феномен объясним, если учесть, что при данных температурах воздуха температура хвои под воздействием солнечной радиации вполне может достигать положительных значений. Начало роста в наших условиях в определенных ситуациях регистрируется уже при температурах воздуха $+2$, $+3^{\circ}\text{C}$, в то время как общепринятой нижней температурной границей считается $+5^{\circ}\text{C}$. Верхние температурные границы, при которых происходит полное угнетение регистрируемых нами процессов, в данных условиях не достигаются.

Оценивая приспособительное значение изложенных результатов исследований параметрических отношений растений и среды, следует сказать, что полученные сдвиги величин параметров внешних условий, при которых процессы имеют максимальную амплитуду, и нижних температурных границ в область более низких значений можно считать адаптивными в общей стратегии приспособления сосны к более холодным условиям в северной тайге. Необходимо также отметить, что суточные ритмы процессов имеют максимальную амплитуду довольно редко, густота точек в поле диаграммы при приближении к огибающей становится все меньше и меньше. Это означает, что растение подавляющее время своего развития функционирует при лимитирующем влиянии среды или внутренних причин на максимально возможную амплитуду внутренних процессов, т. е. в системе растение — среда все время присутствует элемент некоторой дезадаптации. Данный вывод подтверждается и ритмологическими исследованиями. С точки зрения ритмологии, процесс адаптации можно рассматривать как непрерывное «движение» от стадии десинхронизации в циркадной системе к стадии все большей синхронизации. Однако, оценивая результаты исследования, легко заметить, что нет абсолютной синхронности у внутренних процессов организма друг с другом и с датчиками времени, сдвиги акрофаз их ритмов не постоянны, области «плавания» акрофаз довольно широки. И если был сделан вывод о константности циркадной системы организма и высокой степени синхронизации в системе организм — среда, то имелся в виду статистический смысл этих характеристик. Изложенные выводы хорошо согласуются с точкой зрения о невозможности полного, окончательного приспособления организма к среде и о естественности, даже положительной роли дезадаптации в общем адаптационном синдроме [11, 12, 27].

При использовании полученных результатов исследований временной структуры физиологических процессов и некоторых пара-

метрических данных для анализа процесса адаптации встает естественный вопрос — насколько выявленные феномены и закономерности являются общими для сосны в исследуемых условиях. Решение данного вопроса может быть достигнуто двумя путями. Первый — проведение описанного комплекса исследований на большом количестве деревьев, произрастающих в разных типах леса, что очень трудоемко и практически почти неосуществимо. Второй путь обосновывается следующими соображениями. Можно считать, что колебательные процессы «созидают» и организуют естественные системы, обеспечивают их становление и сохранение. Иерархия в ритмах подсистем, их строгая последовательность, стабильность в фазовой архитектонике и высокая степень синхронизации — все это признаки целостности системы. По-видимому, каждая сложная система обладает своим интегральным ритмом, имеющим таксономическое значение [19]. Поэтому для каждого отдельного вида растений в определенных экологических условиях следует ожидать достаточно высокую степень единства в закономерностях временной организации физиологических и регуляторных процессов. Убедившись в строгости фазовой архитектоники циркадной системы (пусть даже не полной) у нескольких сосен и зная пределы ее стабильности, можно у других сосен регистрировать только отдельные процессы из всей системы. Если закономерности изменений ритмических параметров этих процессов совпадают у всех исследуемых сосен, то можно говорить, что все полученные в работе результаты специфичны для данного вида в данных экологических условиях.

Для подтверждения этого предположения параллельно с описанным исследованием производилась регистрация суточных и сезонных ритмов водных потенциалов и потоков пасоки у сосен разного возраста (20—30, 40—50, 70—80 лет), растущих в сосняках багульниково-сфагновом и вересковом. Получена полная идентичность во временной организации этих процессов и в характере ответных реакций на внешние воздействия у всех девяти исследуемых сосен. Отмечалась только некоторая разница в амплитудах суточных ритмов (до 16%), которая диктовалась не типом леса (во всех трех типах леса в период эксперимента не наблюдался дефицит влаги в почве), а индивидуальной радиационной обстановкой, в которой росли исследуемые объекты [16]. Полученный результат подтвердил правомерность выдвинутого предположения, а также факт значительно меньшей индивидуальной изменчивости во временной организации физиологических процессов, чем в их интенсивности.

Резюмируя, можно сказать, что принятые в работе методы исследования временной структуры физиологических процессов, ритмических и параметрических взаимодействий в системе организм — среда дали существенную информацию для понимания

адаптивных сдвигов и степени адаптированности сосны к условиям Севера. Физиологические системы сосны приспособлены к довольно широким пределам вариаций внешних условий. Сосна имеет широкий ареал распространения и в наших условиях нормально растет и достаточно хорошо плодоносит. На первый взгляд, вывод о хорошей приспособленности сосны к данным условиям кажется тривиальным. Однако полученные результаты важны не для демонстрации этого известного факта, а для подтверждения на примере анализа большого количества экспериментального материала значимости количественных критериев при оценке уровня приспособления растений, произрастающих в разных географических зонах, и при сравнении приспособительных возможностей у разных видов к условиям определенного региона.

Автор благодарит сотрудников и коллег Н. Г. Балыкова, В. К. Болондинского, Б. М. Веселкова, Т. А. Сазонову и П. В. Тихова, чьими руками сделана аппаратура и выполнены эксперименты, некоторые результаты которых использованы в данной работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян Н. А. Биологические ритмы. М.: Медицина, 1967. 120 с.
2. Агаджанян Н. А. Хронобиология и проблема адаптации.— В кн.: Люди, пространство и время. М.: Наука, 1976, с. 18—31.
3. Алякринский Б. С. Адаптация в аспекте биоритмологии.— В кн.: Проблемы временной организации живых систем. М.: Наука, 1979, с. 8—32.
4. Ашофф Ю. Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов.— В кн.: Биол. часы: Сб. статей. М.: Мир, 1964, с. 27—57.
5. Баевский Р. М., Геллер Е. С. О роли колебательных процессов в механизмах адаптации биологических систем.— В кн.: Методол. вопр. биокбернетики. М.: Наука, 1974, с. 162—166.
6. Балыков Н. Г. Методы и устройства автоматической регистрации процессов роста древесных растений.— В кн.: Биофиз. методы исслед. в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979, с. 18—34.
7. Бокс Дж., Дженкинс Г. Анализ временных рядов: Прогноз и управление. М.: Мир, 1974. Вып. 1. 406 с. Вып. 2. 197 с.
8. Болондинский В. К. Система автоматической регистрации процесса CO_2 -газообмена у древесных растений.— В кн.: Биофиз. методы исслед. в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979, с. 35—49.
9. Веселков Б. М. Автоматическая регистрация интенсивности транспирации у древесных растений в естественных условиях с помощью дифференциального психрометра.— В кн.: Биофиз. методы исслед. в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979, с. 50—67.
10. Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений: Юго-Вост. Каракумы. Л.: Наука, 1977. 256 с.
11. Георгиевский А. Б., Петленко В. П., Сахно А. В., Ца-регородцев В. И. Философские проблемы теории адаптации. М.: Мысль, 1975. 277 с.
12. Дичев Т. Г., Тарасов К. Е. Проблема адаптации и здоровье человека: Методол. и социальн. аспекты. М., 1976. 184 с.
13. Заленский О. В., Штанько Т. П., Пономарева М. М. О фотосинтезе растений центрального Казахстана.— В кн.: Материалы Ка-

захст. конф. по проблеме: Биол. комплексы районов нового освоения, их рац. использование и обогащение. М., 1961, с. 130—141.

14. Кайбияйнен Л. К. Методы структурно-диахронического исследования в экофизиологии древесных растений.—В кн.: Биофиз. методы исслед. в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979, с. 3—17.

15. Кайбияйнен Л. К., Болондинский В. К. Экзогенные и эндогенные аспекты регуляции процесса фотосинтеза у сосны и моделирование его динамики.—В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений: Тез. докл. Всесоюз. конф. 20—23 сент. 1982 г. Красноярск, 1982, с. 90.

16. Кайбияйнен Л. К., Робонен Е. В., Тихов П. В. Динамика потребления влаги средневозрастными сосновыми древостоями.—Лесоведение, 1981, № 3, с. 22—29.

17. Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А., Тихов П. В. Транспирационные потоки в ксилеме сосны и динамика потребления влаги.—Лесоведение, 1981, № 2, с. 27—34.

18. Кильдишев Г. С., Френкель А. А. Анализ временных рядов и прогнозирование. М.: Статистика, 1973. 103 с.

19. Круть И. В. О факторах и компонентах земного планетного времени.—В кн.: Докл. на ежегодн. чтениях памяти Л. С. Берга. XV—XIX. 1967—1971. Ритмичность природн. явлений. Л.: Наука, 1973, с. 7—25.

20. Лархер В. Экология растений. Пер. с нем. М.: Мир, 1978. 384 с.

21. Молчанов А. М. Возможная роль колебательных процессов в эволюции.—В кн.: Колебат. процессы в биол. и хим. системах: Тр. Всесоюз. симпози... г. Пушкино-на-Оке, 21—26 марта 1966 г. М.: Наука, 1967, с. 274—288.

22. Молчанов А. М. Эндогенные биохимические колебания как возможная основа физиологических ритмов.—Биофизика, 1971, т. 16, вып. 5, с. 878—883.

23. Одум Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.

24. Питтендрей К. Циркадные ритмы и циркадная организация живых систем.—В кн.: Биол. часы: Сб. статей. М.: Мир, 1964, с. 263—306.

25. Романов Ю. А., Рыбаков В. П. Некоторые общие вопросы эволюции временной организации биологических систем.—В кн.: Некоторые проблемы теории эволюции. М., 1973, с. 47—72.

26. Сазонова Т. А. Применение камеры давления в экологических исследованиях.—В кн.: Биофиз. методы исслед. в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979, с. 86—97.

27. Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1979. 124 с.

28. Скрипчинский В. В. Фотопериодизм — его происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1975. 299 с.

29. Сычев В. А., Чернышев М. К. Автоматический анализ скрытых колебательных процессов в живых системах.—В кн.: Теорет. и приклад. аспекты анализа временной организации биосистем: Сб. статей. М.: Наука, 1976, с. 35—54.

30. Тихов П. В. Тепловой метод непрерывной регистрации относительной скорости движения пасоки в ксилеме древесных растений.—В кн.: Биофиз. методы исслед. в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979, с. 68—85.

31. Jarvis P. G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field.—Philos. Trans. Roy Soc. London, 1976, v. 273, p. 593—610.

32. Rensing Z. Biologische Rhythmen und Regulation. Jena, 1976, p. 265.

33. Sweeney B. M. Rhythmic phenomena in plants. London.; New York, 1969, p. 196.

34. Tranquillini W. Über den Einfluss von Übertemperaturen der Blätter bei Dauereinschluss in Küvetten auf die ökologische CO₂-Assimilationsmessung.—Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1954, 67, 6/7, S. 191—204.

35. Webb R. A. Use of the boundary line in analysis of biological data.—J. Hort. Sci., 1972, 47.

АДАПТИВНЫЕ ЧЕРТЫ ВТОРИЧНОГО ПРОВОДЯЩЕГО ЦИЛИНДРА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Целый ряд поразительных фактов, по словам К. А. Тимирязева, доказывает, что стебли построены по всем правилам строительного искусства. Роль стебля, как известно, главным образом архитектурная: это — твердый остов всей постройки [10]. Совершенство строения осевых органов современных видов растений, в частности древесных, достигнуто в ходе длительного исторического развития видов. Поперечные размеры и пропорции размеров осевых органов растений, а также качественные и количественные особенности их арматурных тканей определяются, по мнению В. Ф. Раздорского [8], в значительной степени приспособлением растений к обеспечению прочности. Проводящие ткани этот автор относит к заполняющим остов и подчеркивает, что они являются высоко коадаптированными, хорошо приспособленными к солидарной работе с другими сопряженными тканями осевого цилиндра.

У древесных растений умеренной зоны осевой проводящий цилиндр проходит в своем развитии две фазы, следующие одна за другой: фазу первичного роста и, с момента заложения камбиального цилиндра, фазу вторичного роста. Пространственная организация тканей в стеблях с первичным ростом достаточно изучена и отражена в основных положениях стелярной теории, сформулированной французским ботаником Ф. ван Тигемом совместно с А. Дулио [15].

Были установлены принципы строения осевого проводящего цилиндра, описаны стелярные типы, характерные для крупных групп высших растений, а также обозначена их эволюционная преемственность. Эта теория получила развитие в работах американского ботаника Э. Джеффри [12] и его учеников, а также в работах А. Л. Тахтаджяна [9], К. И. Мейера [7], В. Циммермана [16]. Стелярная теория, выявившая существенные различия между основными отделами высших растений по архитектонике их проводящей системы, сыграла положительную роль в развитии анатомии, морфологии и филогении растений.

На стадии первичного роста проводящая система семенных растений организована по типу эустели. В процессе эволюции усложнение (от сифоностели к эустели) связано с развитием крупных листьев и боковых побегов, которые при отхождении от стебля образуют листовые и веточные лакуны, заполненные паренхимой. Вследствие этого сплошной цилиндр рассекается паренхимными полосами, идущими от сердцевины к коре в радиальном направлении. В. Ф. Раздорский [8] описал пространственную мо-

дель первичного проводящего цилиндра эустели в виде трехмерной сетки, у которой вертикальные комплексы образуют ее основу (арматуру), а листовые и веточные лакуны — ячеи.

Согласно современным представлениям, с переходом к вторичному росту межпучковые зоны, а позднее и листовые щели перестают существовать в связи с образованием непрерывного цилиндра вторичной проводящей ткани. Структура эустели становится неразличимой, и, следовательно, трехмерная сетка как бы исчезает. Между тем в последние годы появилась точка зрения, не совсем соответствующая этому общепринятому мнению. В. И. Ермаковым [4, 5] высказана гипотеза о сетчатой архитектонике вторичного проводящего цилиндра и камбиального цилиндра в том числе. Автор полагает, что вторичный проводящий цилиндр (ВПЦ) так же, как и первичный, имеет трехмерную сетчатую конструкцию, поскольку трехмерная сетка представляет собой оптимальный вариант пространственной организации такого органа, как стебель, несущего на себе крону с большой парусной поверхностью и проявляющего устойчивость к резко меняющимся внешним воздействиям. Однако, считает автор, сетка ВПЦ несколько отличается от сетки первичного проводящего цилиндра (стели): ячеи образованы не паренхимой листовых и веточных лакун, а лубодревесными лучами. Согласно гипотезе В. И. Ермакова, горизонтальные и вертикальные комплексы в системе тканей ВПЦ характеризуются некоторой относительной автономностью в развитии: осевые комплексы как бы обходят лучи, идущие в радиальном направлении, приобретая при этом извилистое строение, а проводящий цилиндр в целом — сетчатую архитектонику. Автор делает вывод о ведущей роли коры в системе тканей вторичного проводящего комплекса. Именно кора, по его мнению, определяет тип строения древесины, являясь как бы матрицей при образовании определенной структуры сетки. Поэтому, развивая в данной работе гипотезу В. И. Ермакова о сетчатой архитектонике ВПЦ, мы основное внимание акцентируем на строении коры.

Интерес исследователей к вопросам структурной организации коры в последние годы значительно возрос, о чем свидетельствует большое число публикаций. Особое внимание цитологов привлекает вторичная флоэма — функционально наиболее активная часть коры, которая выделяется среди множества растительных тканей уникальностью своего строения. Подробный анализ ультраструктуры всех типов клеток вторичной флоэмы приведен в работе Ю. В. Гамалея [2, 3]. Среди многих работ, анализирующих строение коры на тканевом уровне, хотелось бы особо отметить фундаментальный труд И. Рот [14]. На примере структуры образцов коры тропических пород этим автором разработана стандартная модель, включающая основные характеристики для определения различных типов коры. К выделенным 46-ти различным типам, по

мнению автора, можно добавить неограниченное число других типов. Следует отметить, что И. Рот в вышеупомянутой работе ведет речь о сетчатой структуре коры. Однако, судя по детальному описанию, она вкладывает в это понятие несколько иной смысл, чем автор гипотезы о сетчатой архитектонике ВПЦ. В частности, приводя характеристику тканей, слагающих кору, И. Рот описывает типы коры с такой структурой, при которой возникает интеркоммуникальная непрерывная система паренхимных клеток, т. е. флоэмная паренхима вместе с лучами образует неразрывную сеть. Подобная структура паренхимы гарантирует транслокацию в радиальном, тангентальном и вертикальном направлениях. Аналогичным образом слои ситовидных элементов и волокна часто образуют решетку [14]. Анализ известных нам работ по анатомии и цитологии коры показал, что накоплен большой фактический материал по строению коры многих видов растений, проведено детальное описание отдельных ее тканей. Между тем большинством авторов кора рассматривается именно как совокупность отдельных тканей, но не как единый сложный комплекс. Делаются попытки, правда, анализировать отдельные системы в целом, однако справедливым будет вывод о том, что пространственная организация всего комплекса тканей коры, а тем более полностью ВПЦ в стеблях, освещена слабо, имеющиеся сведения требуют существенного уточнения.

Основываясь на собственных результатах анатомического анализа коры разных видов древесных растений, мы пытались представить модель пространственной структуры этого сложного комплекса тканей, выявить общие закономерности его организации. Отдельные положения гипотезы о сетчатой архитектонике можно наглядно проиллюстрировать на классическом примере ствола липы мелколистной. Поскольку древесина, как известно, является наиболее изученным компонентом ВПЦ, мы заострим внимание только на строении коры. Кора липы сохраняет на протяжении многих лет почти однородный состав, при этом ее сетчатая архитектоника проявляется особенно выразительно. Нами был выполнен также структурный анализ коры некоторых других древесных и кустарниковых пород, в том числе осины, черемухи, смородины красной и др.

Исследования проводились на древесных растениях в возрасте 25—50 лет, кустарниках — 3—5 лет. Образцами служили высечки из стволов деревьев на высоте 1,3 м и кустарников на высоте 0,5 м. Для изучения пространственной структуры коры использовались методы светооптического и электронно-микроскопического исследования. Анализовали серии последовательных тангенциальных срезов коры, приготовленных на замораживающем микротоме Frigomobil. Часть микрофотографий одной серии срезов коры 50-летней липы представлена на рис. 1, а—з и коры

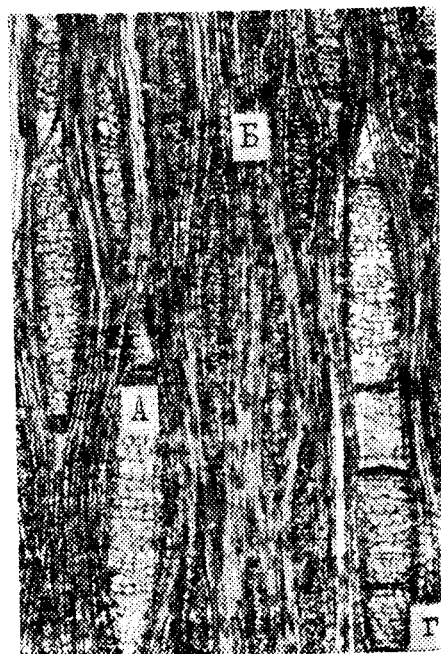
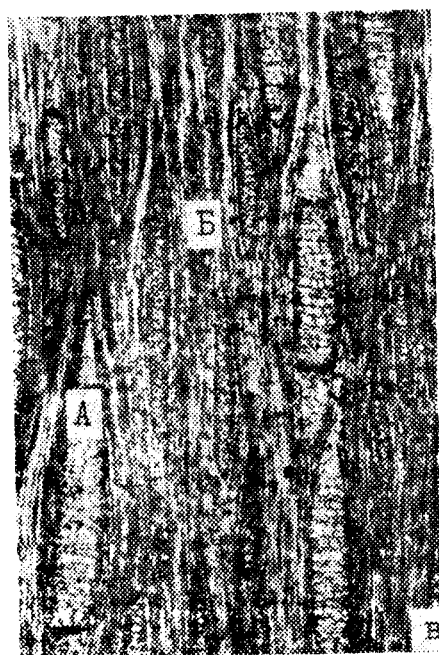
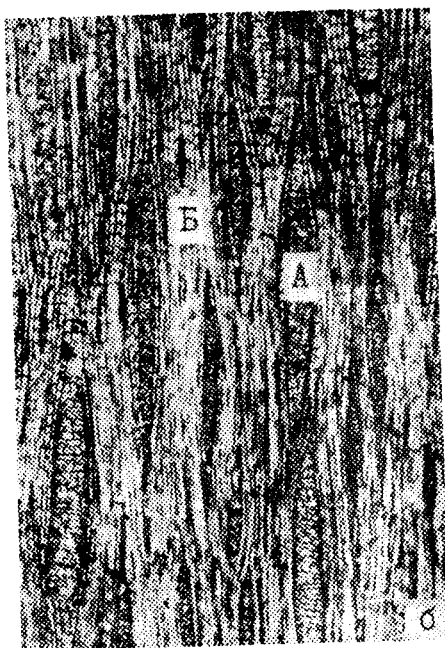
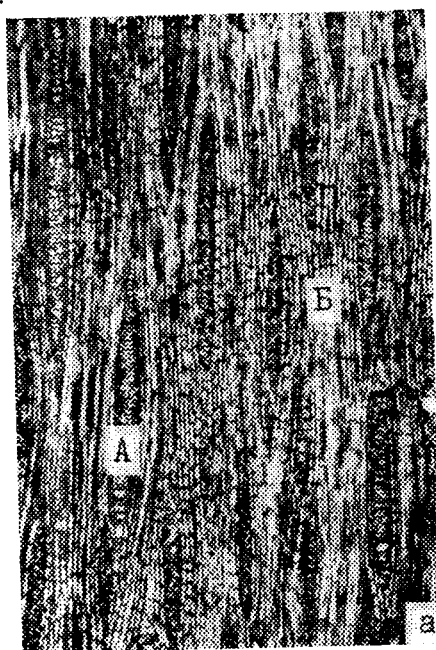
30-летней черемухи — на рис. 2, а—г. Просмотр и микрофотосъемка препаратов выполнены при одном увеличении на световом микроскопе NU-2E. Отпечатки микрофотографий сделаны при постоянном увеличении кадра.

В ходе исследований был использован сканирующий электронный микроскоп Tesla-300 при ускоряющем напряжении 10 кВ в токе зонда 10^{-10} . Микрофотографии образцов коры сканирующего микроскопа представлены на рис. 3, а—г.

Серия тангенциальных срезов коры липы (рис. 1, а—з) дает возможность проследить сетчатую структуру по всей толщине коры от камбия до перидермы и свидетельствует о том, что в основе пространственной организации тканей коры у этого растения лежит трехмерная сетка. Пользуясь при описании пространственной модели терминологией, предложенной В. Ф. Раздорским, мы в то же время подчеркиваем, что, говоря о ячейках, подразумеваем не листовые и веточные лакуны, а горизонтальные тяжи паренхимы — лубодревесинные лучи; под переплетами — участки осевых тканей, заключенные между соседними лучами.

На рис. 1, а, отражающем строение прикамбиальной части флоэмы, видна сетка, состоящая из узких ячеек и широких переплетов. Размеры клеток всех лучей в этой части коры примерно одинаковы. На рис. 1, б—з представлены тангенциальные срезы коры на расстоянии соответственно 0,58; 0,98; 1,90; 2,64; 3,04; 4,48; 5,12 мм от камбия (в сторону феллогена), которые позволяют судить об изменениях в соотношении вертикальных и радиальных комплексов, их взаимном положении в связи с ежегодным увеличением диаметра ствола. Наиболее заметные изменения в коре липы, по мере удаления от камбия, претерпевает система радиальных тканей. Как видно на рис. 1, б—ж, одни лубодревесинные лучи значительно увеличились в длину и ширину относительно своих размеров в прикамбиальной зоне, другие, напротив, стали более компактными. И лишь очень небольшую часть лучей подобные перемены практически не затронули. Что касается вертикальной системы, то, по мере удаления от камбия, уменьшается число составляющих ее элементов на единицу объема, меняется их пространственная ориентация. Изменяется послойная конструкция самой сетки: постепенно увеличиваются размеры отдельных ее ячеек и уменьшается ширина переплетов, пока, наконец, единичные вертикальные элементы полностью не сменяются горизонтальными рядами однородных клеток феллодермы (см. рис. 1, з).

Аналогичную картину можно проследить на сериях тангенциальных срезов коры других видов древесных и кустарниковых растений. На рис. 3, а—г приведены в качестве примеров фрагменты тангенциальных срезов коры липы, осины и смородины. Таким образом, в основе пространственной организации тканей коры у всех исследованных нами растений лежит трехмерная сетка.



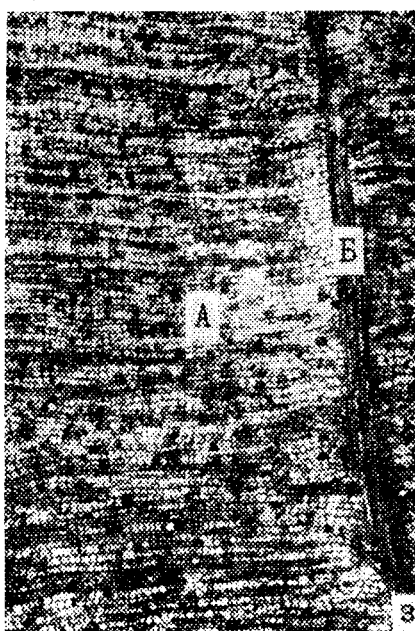
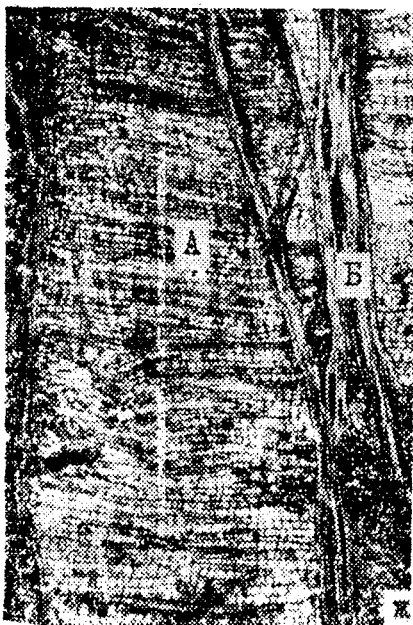
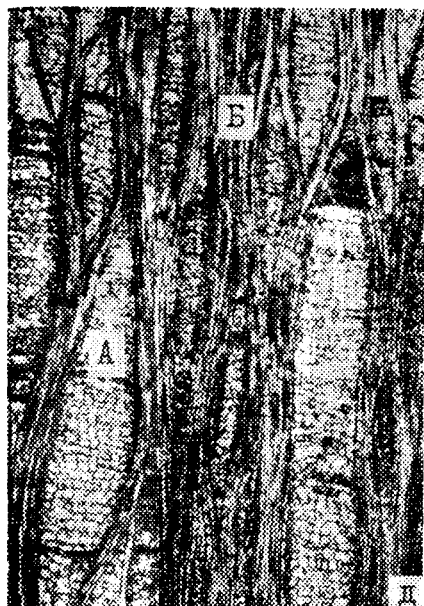


Рис. 1. Тангенциальные срезы коры от камбия к перидерме (а→з).
 А — радиальные комплексы; Б — осевые комплексы. Ув. 100

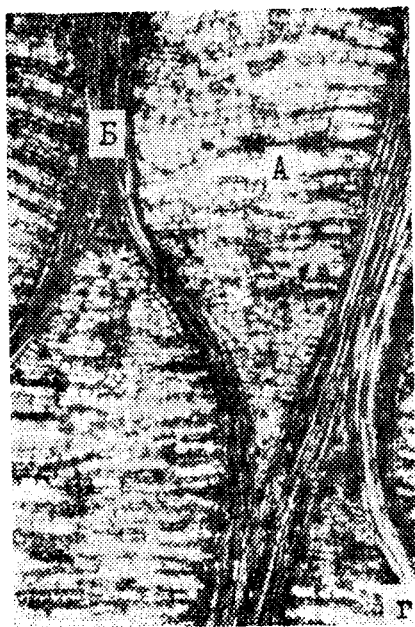
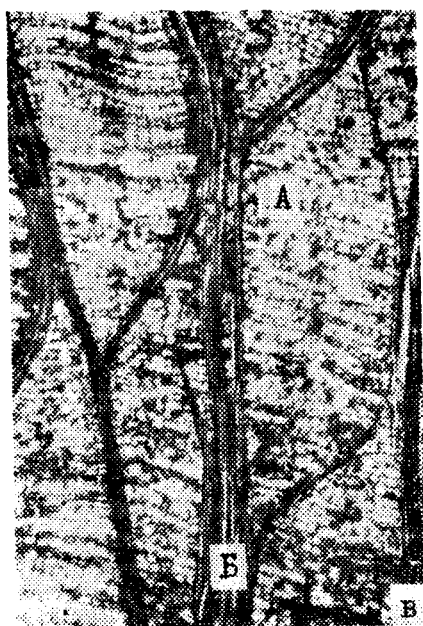
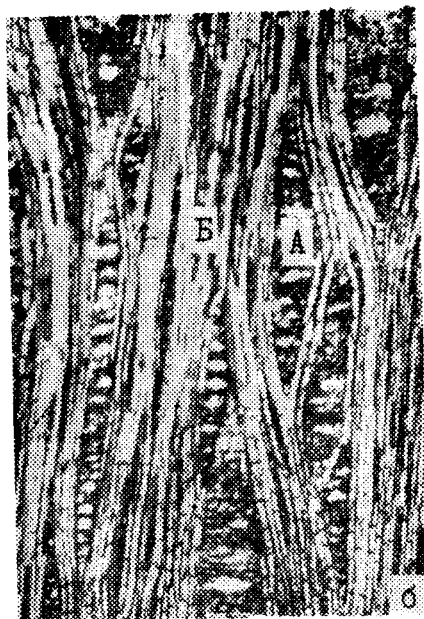
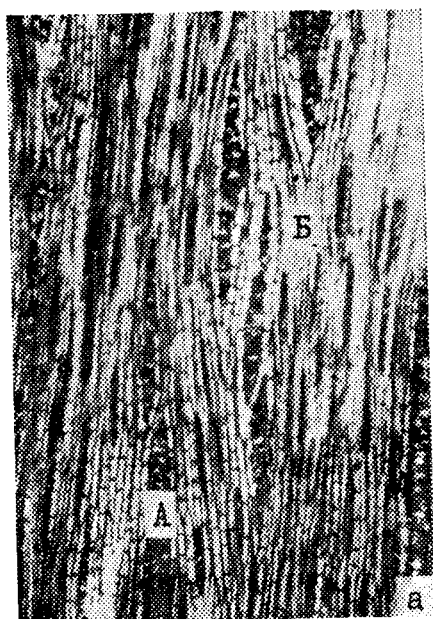


Рис. 2. Тангенциальные срезы коры черемухи от камбия к перидерме (а→г).
А — радиальные комплексы; Б — осевые комплексы. Ув. 100

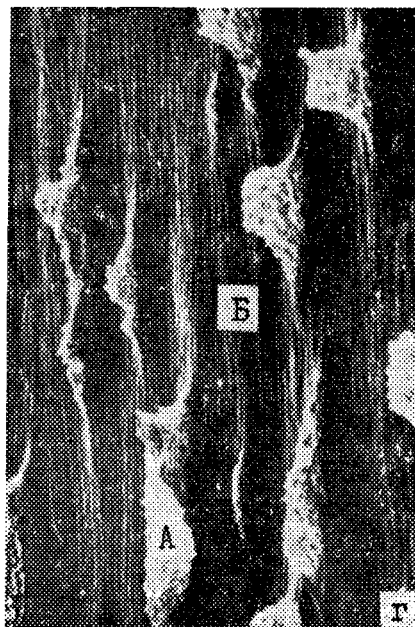
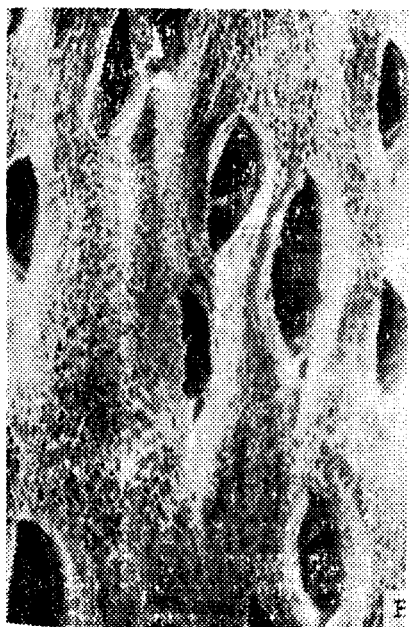
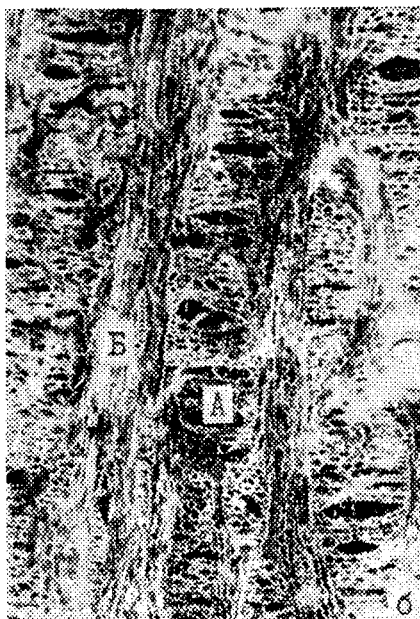
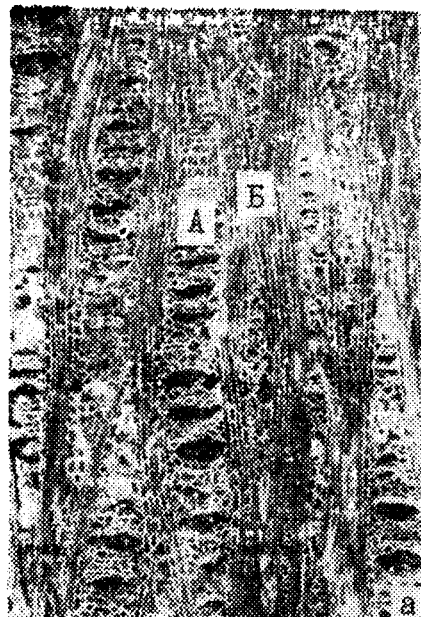


Рис. 3. Фрагменты препарированных образцов коры: липы (а), осины (б), смородины (в, г). Скан. Ув. 40

Принято считать, что клетки вторичной ксилемы и вторичной флоэмы должны быть изолированы друг от друга. Роль изолирующего слоя, в данном случае, выполняет камбий, разделяющий ВУПЦ на две системы, осуществляющие ток веществ в противоположных направлениях. Поскольку камбий — «сплошной футляр» — представляет собой единую, функционально однородную ткань, то, следовательно, функция изоляции должна распространяться и на клетки лучевых инициалей. Между тем мы можем привести далеко не единичные примеры зарастания лучевых клеток коры в древесину. В частности, по нашим исследованиям, в составе аномальных вкраплений узорчатой древесины карельской березы живые лучевые паренхимные клетки коры и древесины находятся в непосредственном контакте [1]. Они сохраняют специфическую ультраструктуру, свойственную паренхиме разных тканей — соответственно коры и древесины. Примеры зарастания лучевой ткани коры в древесину свидетельствуют о том, что в отличие от вертикальных элементов лучевые клетки флоэмы и ксилемы могут находиться в непосредственном контакте без изолирующей прослойки, что это одна ткань.

Об относительной автономности формирования лучевых и вертикальных тканей в стеблях древесных растений говорит и тот факт, что весенняя реактивация лучевых и веретенновидных инициалей камбия, например у смородины (рис. 3, в, г), так же, как и последующая дифференциация их горизонтальных и вертикальных производных, протекают одновременно.

В последнее время появляется все больше данных о постоянстве соотношения лучевых и веретенновидных инициалей в зоне камбия. Например, А. К. М. Гуз и М. Юнус [11], изучая структуру камбия у пяти тропических древесных видов *Dalbergia*, пришли к выводу, что развитие лучевых инициалей, их частота, способность образовывать разные единицы лучевых инициалей и соотношение клеток лучей с другими камбиальными производными есть признаки, специфичные для каждого вида. Аналогичные выводы приводятся в работах и других авторов. Лучи, образующие горизонтальную систему паренхимы, составляют основу функционирования вертикальных ведущих элементов проводящей системы. Появление новых лучей продолжает поддерживать определенное соотношение вертикальных и горизонтальных тканей в проводящем цилиндре.

Известен единственный путь возникновения лучевых инициалей — формирование их из веретенновидных инициалей или их сегментов. Согласно имеющимся в литературе сведениям, вторичные лучи первоначально образуются из камбия, расположенного между первичными лучами, и, по мере роста стебля по диаметру, их возникновение продолжает поддерживать более или менее постоянное соотношение вертикальных и горизонтальных тканей в про-

водящем цилиндре. Лучевые инициальные клетки, по данным В. Филиппсона [13], могут образовываться разными путями: отдельная клетка отрезается сбоку или с конца веретеновидной инициальной клетки; начинающая засыхать веретеновидная инициальная клетка может сократиться до одной лучевой инициальной клетки; вся веретеновидная клетка или часть ее может разделиться поперечным делением до образования ряда потенциальных лучевых клеток. Однако суть процесса остается неизменной: лучевые клетки происходят только из веретеновидных — таково общепринятое мнение, никогда и никем не оспариваемое. Вопрос о том, каким же образом поддерживается постоянное соотношение лучей в камбии, что служит сигналом для образования именно из данной веретеновидной клетки лучевой инициали, остается открытым. Существующая теория происхождения лучевых инициалей вследствие ослабления лучевых контактов между веретеновидными инициалами [14] представляется нам недостаточно аргументированной. Между тем механизм этого процесса более убедительно можно объяснить исходя из гипотезы сетчатой архитектуры ВПЦ. В нашем представлении, постоянное число лучевых клеток на единицу поверхности камбиальной ткани поддерживается путем саморегуляции в процессе утолщения стебля и контролируется прикамбиальным слоем флоэмы. В сложном механизме формирования тканей ВПЦ, а также в регуляции соотношения между элементами вертикальной и горизонтальной систем ведущая роль принадлежит тканям коры, прежде всего флоэмной ее части.

Следует подчеркнуть, что высказанные нами мнения по отдельным вопросам архитектуры и формирования тканей ВПЦ древесных растений есть гипотезы, требующие многократных экспериментальных подтверждений. В пользу этих гипотез уже сейчас свидетельствуют результаты наших экспериментов по внутри- и межвидовой трансплантации коры березы. Мы производили перекрестную пересадку тканей на стволах деревьев с узорчатой текстурой древесины и с обычной прямослойной древесиной. В результате на отдельных участках стволов обычной березы развивалась древесина с ярко выраженной узорчатой текстурой. И наоборот, на стволах карельской березы формировались фрагменты прямослойной безузорчатой древесины. Собственно камбий, как показали исследования, в большинстве случаев при пересадке не сохраняется. Восстановление нового камбия осуществляется главным образом за счет клеток коры, о чем свидетельствует доминирующее влияние коры на последующее после приживания формирование древесины. С позиций гипотезы о сетчатой архитектонике ВПЦ весьма логично можно объяснить механизм возникновения некоторых типов аномалий в развитии стеблей древесных

растений, в частности структуру узорчатой древесины карельской березы.

Уместно напомнить, что сетчатая конструкция в строении растений встречается на разных уровнях организации: субклеточном, клеточном, тканевом. В качестве примера приведем клеточную оболочку, конструкцию которой В. Ф. Раздорский удачно сравнил с железобетонной арматурой. Нитчатые молекулы целлюлозы, образующей скелетное вещество высших растений, располагаются параллельно друг другу и группируются в виде трехмерной решетки. Такие кристаллические группировки, составляющие основу микрофибрилл, создают структурный каркас оболочки, а пространство между фибриллами заполняет аморфный матрикс.

Трехмерная сетка ВПЦ, как мы полагаем, представляет собой (в упрощенном виде) вертикальный каркас осевых клеток с равномерно распределенными горизонтальными ячейками. В действительности сетка выглядит, разумеется, значительно сложнее. Все лучи, например, связаны между собой посредством поро-плазмодесменной системы через контактные клетки вертикальной паренхимы. Следует учитывать и систему связей между клетками вертикального комплекса, свидетельствующую об исключительно сложном механизме образования сетчатой архитектоники ВПЦ. Однако в отвлеченном виде пространственная конструкция его в форме трехмерной сетки вырисовывается вполне отчетливо.

Построение системы вторичных проводящих тканей по типу трехмерной сетки, на наш взгляд, в высшей степени целесообразно с позиций строительно-механических принципов. В частности, в древесине сетчатая архитектура тканей водопроводящего и опорно-механического комплексов обеспечивает ее прочность и предохраняет ствол от продольного растрескивания, что в данном случае очень важно, так как преобладающее большинство составных элементов древесины имеет вертикально вытянутую, волокнистую форму. В коре пространственная организация комплекса тканей в виде сетки обеспечивает оптимальное сочетание таких свойств, как прочность и упругость.

Основываясь на результатах собственных наблюдений, мы предполагаем, что организация тканей коры по типу трехмерной сетки не только является высокоцелесообразным конструктивным решением, но и имеет глубокий биологический смысл с точки зрения адаптации растительных организмов к изменяющимся условиям среды. Исследования анатомической структуры коры черемухи в связи с ее сезонным развитием показали, что ячейки сетки коры в летнее время имеют большую ширину, чем в зимнее. Более того, архитектура коры рельефнее выражена на срезах летом, чем зимой. Таким образом, мы предполагаем, что сетка в коре в отличие от древесины может находиться в различном по напря-

женности состояния, обусловленном состоянием слагающих ее тканей.

Характерно, что тенденция к сетчатой структуре выражена также у тканей, расположенных с внешней стороны от ВПЦ. Достаточно вспомнить корку стволов многих древесных растений, растрескивающуюся в виде сетки. Даже у кольцекорových пород, стволы которых, казалось бы, ничем не напоминают сетку, можно найти элементы сетчатой архитектоники в строении наружных слоев коры. У березы, например, сетчатая структура ВПЦ со временем сменяется сеткой иной конструкции: агрегаты каменных клеток расположены по типу сетки в массе однородных паренхимных клеток.

Обобщая вышесказанное, можно сделать следующее заключение. Вторичный проводящий цилиндр древесных растений умеренного климата пространственно организован по типу трехмерной сетки. С переходом тканей от первичного роста к вторичному трехмерная конструкция сетки не исчезает, а лишь видоизменяется. У разных видов древесных растений структурная организация вторичных проводящих тканей имеет свои особенности. Ведущая роль в системе тканей вторичного проводящего комплекса принадлежит, несомненно, тканям коры. Кора оказывает влияние на деятельность камбия и последующее формирование ксилемного комплекса. Вторичная флоэма, функционально наиболее активная часть коры, служит как бы самообновляющейся матрицей при образовании тканей ВПЦ в целом. Лучевые и веретеновидные инициалы камбия, по нашим данным, характеризуются разнокачественностью. Лучевые инициалы по своей ультраструктуре близки к основной паренхиме коры, в то время как веретеновидные инициалы выглядят узкоспециализированными. Поэтому мы допускаем более вероятным возникновение веретеновидных инициалей из лучевых, а не лучевых из веретеновидных, как это принято считать. На основе изучения сходства и различий в пространственной организации тканей коры разных видов древесных и кустарниковых растений, обладающих вторичным ростом, по-видимому, возможно установление определенных типов строения вторичного проводящего цилиндра.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барильская Л. А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы.— Ботан. журн., 1978, т. 63, № 6, с. 805—811.
2. Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы.— Ботан. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1081—1098.
3. Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы.— Ботан. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1233—1254.
4. Ермаков В. И. К вопросу архитектоники вторичного проводящего цилиндра у сосудистых видов древесных растений Севера.— В кн.: Биол. пробл.

Севера. VIII симпоз. Пленар. докл. Ботаника, лесоведение и лесоводство...! (Тез. докл.). Апатиты, 1979, с. 138—139.

5. Ермаков В. И. Адаптивные признаки вторичного проводящего цилиндра древесных растений.— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древесных растений к экстрем. условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 36—39.

6. Езау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Кн. 1. 218 с.

7. Мейер К. И. Морфогения высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1958. 255 с.

8. Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. М.: Сов. наука, 1955. 432 с.

9. Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 1. 488 с.

10. Тимпрязев К. А. Насущные задачи современного естествознания: Публ. речи. М., 1938, т. 5. 508 с.

11. Ghose A. K. M., Yunus M. Cambial structure in *Dalbergia*.— *Phytomorphology*, 1974, 24, 3—4, p. 152—158.

12. Jeffrey E. C. The anatomy of woody plants. Chicago, 1917.

13. Philipson W. R. The vascular cambium. Its development and activity. London: Chapman Hall, 1971. 182 p.

14. Roth I. Structural patterns of tropical barks. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1981. 582 p.

15. Tieghem van P., Douliot A. Sur la polystèlie.— *Ann. Sci. Nat. Bot. Sér.*, 1886, 7, 3, p. 275—322.

16. Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. 2 Aufl., Stuttgart, 1959.

Н. М. Щербаков, М. А. Щербакова

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ЕЛИ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

В комплексе мероприятий по повышению продуктивности лесов ведущее место занимает селекция и генетика древесных пород и организация на этой основе лесного семеноводства. На Европейском Севере наиболее актуальным вопросом является снабжение целлюлозно-бумажной промышленности высококачественным сырьем, в основном балансовой елью. Поэтому директивными органами лесного хозяйства обращается особое внимание науки и практики лесного дела на необходимость разработки и внедрения методов ускоренного выращивания технически спелых еловых древостоев, увеличения их площади в лесном фонде региона.

При решении данной проблемы необходимо учитывать адаптивную способность древесных растений, проявляющуюся в ответной реакции организма на изменение среды. Наши исследования показали, что в южных районах Карелии встречаются древостой с запасом 400—450, в северных — до 300 м³/га при среднем запаса спелых насаждений 132 м³/га в Карельской АССР и 56 м³/га в Мурманской области; в северотаежной подзоне Мурманской

области ближе к границе лесотундры отмечены ельники с запасом 150—180 м³/га. Комплексное изучение таких насаждений позволило установить, что их высокая продуктивность связана не столько с особенностями условий местопрорастания, сколько с генетической структурой популяций. Поэтому при изучении популяции ели на Севере следует уделять особое внимание выявлению закономерностей формирования высокопродуктивных и устойчивых насаждений данного вида.

Ель в Карелии и на Кольском полуострове является одной из основных лесообразующих пород, занимающей значительные площади этого района (табл. 1).

По существующему лесорастительному районированию, вся территория Карельской АССР входит в таежную зону, в которой подзона северной тайги составляет 69% площади, южной — 31. В Мурманской области 21% территории приходится на зону тундры, 25 — лесотундры и 54% — на таежную зону (северотаежная подзона).

В структуре типов леса еловых насаждений этого района абсолютно преобладает зеленомошная группа при значительном участии лесов на избыточно увлажненных почвах (табл. 2).

Ельники не отличаются высокими показателями производительности: в Мурманской области преобладают древо-

Таблица 1

Распределение покрытой лесом площади по преобладающим породам, %

Преобладающие породы	Карельская АССР	Мурманская обл.
Покрытая лесом площадь, тыс. га	8323,0	4693,9
Хвойные:		
сосна	58,9	40,8
ель	27,9	33,0
Итого	86,8	73,8
Лиственные:		
береза	11,5	26,2
осина	1,2	—
ольха	0,5	—
Итого	13,2	26,2

Таблица 2

Распределение покрытой лесом площади еловых насаждений по группам типов леса, %

Группа типов леса	Карельская АССР	Мурманская обл.
Покрытая лесом площадь, тыс. га	2324,3	1550,6
I. Лишайниковая	0,5	5,7
II. Зеленомошная	70,0	85,6
III. Долгомошная	16,8	0,9
IV. Болотно-травяная	4,6	3,3
V. Сфагновая	8,1	4,5

стон V—Va, в Карельской АССР—IV—V классов бонитета. В еловых массивах большая часть площади (в Карельской АССР—59%, в Мурманской обл.—62) пока занята спелыми и перестойными насаждениями, которые с каждым годом значительно сокращаются в результате лесопромышленного освоения.

Нами изучалось формирование структуры популяций ели с точки зрения адаптивной нормы реакции ее на условия внешней среды, биологическая и хозяйственная продуктивность данных популяций при изменении лесорастительных условий в широтном направлении. С этой целью закладывались пробные площади в Карелии и Мурманской области. Круг вопросов, связанный с изучением биологической и хозяйственной продуктивности, чрезвычайно широк, особенно если рассматривать их в географическом плане. Это — определение содержания растительного органического вещества на единицу площади насаждений и распределение его по компонентам фитоценоза, установление фракционного состава фитомассы, связь продуктивности насаждений с генетической структурой популяции, химический состав различных фракций фитомассы и т. д. Исследовались в основном спелые и перестойные насаждения, поскольку они преобладают в лесном фонде района исследований. Работы велись в наиболее распространенном типе леса в разных лесорастительных условиях. Большое варьирование показателей состава и полноты насаждений могло в определенной степени скрыть влияние широтной зональности на их продуктивность. Поэтому в целях большей сопоставимости данных в каждом районе работ для исследований подбирались наиболее высокополнотные насаждения (табл. 3).

Таблица 3

Таксационная характеристика насаждений
ельников черничных (по данным пробных площадей)

Район	Состав древостоя	Класс возраста	Средние		Класс бонитета	Полнота	Запас, м³/га
			диаметр, см	высота, м			
Мурманская обл.	8Е2Б	IX	11,5	9,3	Va	0,73	82
Северная Карелия	8Е2Б	IX	13,7	10,6	Va	0,88	129
Средняя Карелия	8Е2Бед.Ос	IX	15,3	14,5	V	0,82	183
Южная Карелия	8Е1Б1Сед.Ос	IX	19,0	19,9	IV	0,85	278

Популяции ели, как и любого другого вида, характеризуются генетическим разнообразием. Причем чем больше это разнообра-

зне, тем выше вероятность отбора наиболее приспособленных к данным условиям генотипов [4].

Известно, что в границах ареала вид не остается неизменным. Под влиянием природно-климатических условий происходит постепенная трансформация видов, на границах ареала образуются новые подвиды и географические расы. Чтобы выявить закономерности географического размещения видов ели на Севере, следует проследить расселение их в послеледниковый период на территории действия ледника. После таяния льдов последнего оледенения ель занимает освобождающиеся ото льдов площади. Заселение Карелии елью происходило из разных центров: из Скандинавии, Западной Европы и с Урала, причем с северо-востока и из Скандинавии распространялась ель сибирская, а с юго-запада — европейская [6, 13 и др.].

Е. Г. Бобров [2] выделил зону естественной (интрогрессивной) гибридизации этих видов, которая проходит по территории Карелии. Таким образом, ель на северо-западе ее ареала, а также в Карельской АССР и Мурманской области можно рассматривать как ель гибридного происхождения. Гибриды ели в течение тысячелетий занимали все новые экологические ниши. При этом выживали те особи, которые по своей экологии наиболее соответствовали данным условиям, т. е. лучше адаптировались к новым условиям местопроизрастания. Распределение гибридной ели в разных экологических нишах подчиняется определенной закономерности. Гибридные формы по-разному реагируют на условия среды обитания, вследствие чего имеют неодинаковую продуктивность. У гибридов, например, наблюдается повышенная способность к выживанию в экстремальных условиях, т. е. повышенная адаптивная способность ввиду большой гетерогенности. Г. П. Морозов [8] утверждает, что успешному расселению гибридных растений ели в новых условиях не препятствует даже то обстоятельство, что вследствие более частого нарушения мейоза у них наблюдается большой процент неполноценных семян.

Выявляется определенная закономерность формирования отдельных популяций ели в послеледниковый период, а именно, постепенное вытеснение ели сибирской на территории Северо-Запада европейской части СССР елью европейской, точнее, елью гибридного происхождения. В. Н. Сукачев видел причину смены этих двух видов в генетике популяций. Для изучения генетической структуры популяций ели мы на всех пробных площадях Мурманской области, а также северной, средней и южной Карелии в урожайный год провели сбор шишек и установили систематическую единицу, к которой относился собранный материал. Диагностическим признаком, определяющим виды ели и их промежуточные формы (гибриды), является строение шишек и их семенных чешуй. Классификация шишек по форме семенной чешуи уже не раз

давалась в литературе [9, 10, 15]. Поскольку Карелия находится в зоне контакта ареалов ели сибирской и европейской, выявилось существование целой гаммы форм строения семенной чешуи шишки (рис. 1):

Тип 1 — край семенной чешуи гладкий, округлый — типичная ель сибирская;

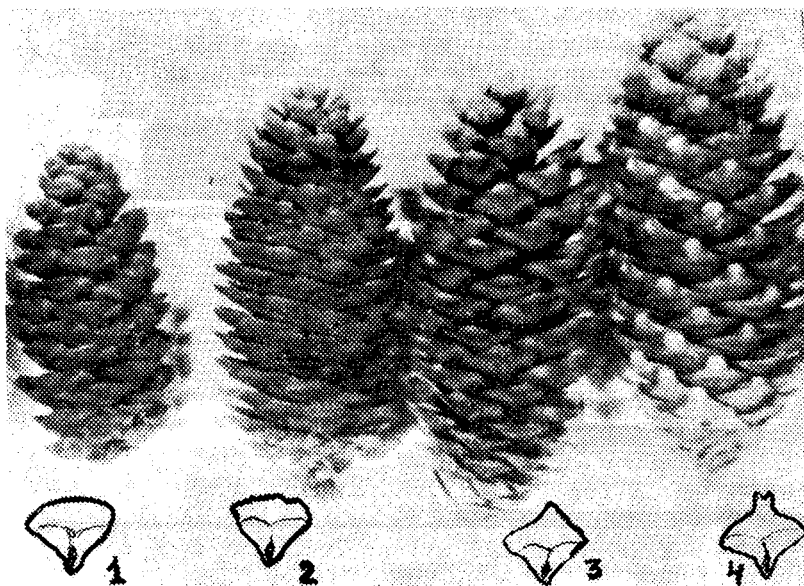


Рис. 1. Формы ели по строению семенной чешуи.

1 — ель сибирская; 2 — гибрид с доминированием признаков сибирской; 3 — гибрид с доминированием признаков европейской; 4 — ель европейская

Таблица 4

Участие различных форм ели (%) в популяциях Мурманской области и Карельской АССР

Происхождение образцов	Формы ели по типам шишек			
	1	2	3	4
Мурманская обл.	56,0	34,0	10,0	0
Северо-восточная Карелия	37,0	30,5	25,5	7,0
Северо-западная Карелия	2,7	22,2	51,7	23,4
Южная Карелия	0	14,3	45,7	40,0

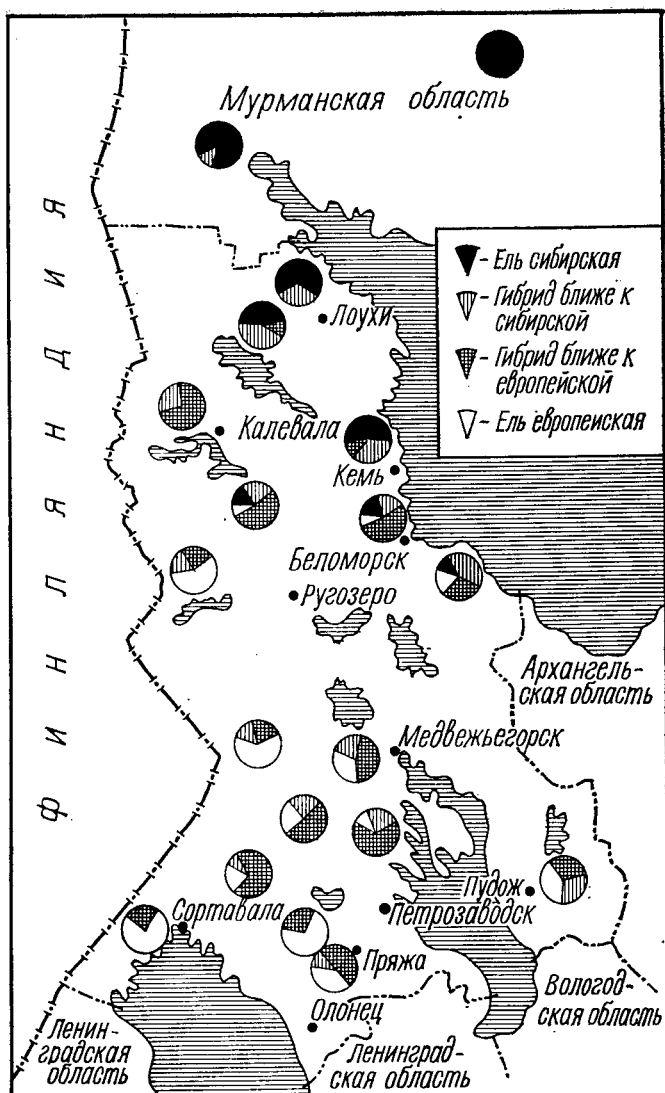


Рис. 2. Распределение форм ели на территории Карельской АССР и Мурманской области

Тип 2 — край чешуи слегка вытянутый, неровный — ель гибридная с доминированием признаков сибирской;

Тип 3 — край чешуи вытянут более сильно, зазубрен — ель гибридная с доминированием признаков европейской;

Фитомасса и ее фракционный состав в географическом варианте ельника черничного

Район	Ед. измер.	Древостой						Всего подросток, покров	Всего фитомассы
		Ствол		Крона		Всего древостоя			
		Древесина	Кора	Итого	с хвоей		Хвоя		
Южная Карелия	ц/га	2059	232	2291	281	87	2572	6,8	2578,8
	%	79,8	9,0	88,8	10,9	3,2	99,7	0,3	100
Северная Карелия	ц/га	1105	146	1251	193	75	1444	169,4	1613,4
	%	68,4	9,1	77,5	12	4,7	89,5	10,5	100
Мурманская обл.	ц/га	347	50	397	190	57	587	66,4	653,4
	%	53,2	7,6	60,8	29,0	8,7	89,8	10,2	100

Тип 4 — край чешуй вытянутый, ромбовидный, зазубрен — типичная ель европейская.

Таким образом, для ели сибирской характерны мелкие шишки с закругленными цельнокрайными семенными чешуями. Всякое удлинение чешуй, их заостренность и зазубренность свидетельствуют о том, что в формировании данного генотипа принимала участие ель европейская.

Данные, приведенные в таблице 4, позволяют проследить четко выраженную закономерность в распределении форм ели. Так, в Мурманской области преобладает ель сибирская и близкая к ней гибридная; ель европейская полностью отсутствует. В Карелии сибирская ель доминирует на северо-востоке республики, вдоль побережья Белого моря. Климатические условия здесь наиболее суровые. В южной части республики, где климатические и почвенные условия лучше, распространены гибриды, близкие к ели европейской, и «чистая» ель европейская, а сибирская отсутствует полностью (рис. 2). Здесь нет популяций ели, представленных каким-либо одним видом: ель генетически неоднородна. Причем различия в генетической структуре данных популяций (тип шишек) сказываются и в их продуктивности (табл. 5).

Фитомасса надземной части насаждений с продвижением на Север планомерно убывает (табл. 5). Ее величина в ельниках Мурманской области в четыре раза ниже, чем в ельниках южной Карелии. Большой интерес представляет изменение структуры фитомассы как проявление адаптивных свойств популяции. С ухудшением лесорастительных условий в насаждениях увеличивается доля массы кроны и хвои при уменьшении доли стволов. Соотношение полноты и сомкнутости у «северных» ельников достигает большей разницы, чем у «южных». Это улучшает световой режим в нижних ярусах растительности, фитомасса которых абсолютно и относительно увеличивается.

Обработка массового материала по соотношению диаметра и массы кроны показала четко выраженную закономерность изменения массы в зависимости от широтной зональности, что также является проявлением адаптивных свойств ели к изменению лесорастительных условий (табл. 6).

Ель чутко реагирует на условия окружающей среды [1, 3, 7, 9, 12, 14, 15]. Результаты исследований в горных областях [16—18] говорят о приуроченности различных форм ели к определенной высоте над уровнем моря. В равнинных условиях этот же процесс наблюдается в широтной зональности. Даже в той небольшой части ареала ели, которую мы исследовали (территория Карелии и Мурманской обл.), отчетливо прослеживается процесс микроэволюции видов ели, который происходит под действием естественного отбора благодаря различной адаптивной способности отдельных форм ели.

Анализ собранного нами материала по более крупным геоботаническим районам (каждый геоботанический район, в свою очередь, представлен несколькими пробными площадями в разных экологических условиях) показал генетическое разнообразие популяции каждого вида (табл. 7). Популяции ели на Крайнем Севере европейской части СССР, которые почти полностью состоят из ели сибирской, представляют собой форпост лесной рас-

Таблица 6

Средние показатели веса кроны дерева
в зависимости от диаметра
(кг сыр. веса)

Диаметр, 1,3 м	Карельская АССР		Мурман- ская обл.
	Южнотаеж- ная подзона	Северотаеж- ная подзона	
8	6	8	9
12	14	18	27
16	33	39	54
20	58	67	81
24	90	99	117
28	126	137	—
32	169	181	—
36	218	—	—

Таблица 7

**Степень участия различных форм ели (%)
в популяциях геоботанических районов**

Геоботанические районы	Формы ели по типам шишек			
	1	2	3	4
I. Предтундровое ред- колесье	99,0	1,0	0	0
II. Северотаежные ель- ники	60,1	25,6	10,8	3,5
III. Среднетаежные ель- ники	1,5	18,3	48,5	31,7

тельности в предтундровом редколесье. Наследственная основа этой ели исторически, благодаря изоляции, формировалась в суровых условиях, поэтому она занимает экологические ниши с холодным климатом. Южнее в более благоприятных климатических и почвенных условиях ель сибирскую постепенно начинает вытеснять ель европейская, развитие которой исторически складывалось в условиях мягкого и достаточно влажного климата. Несомненно, большой интерес для селекции представляют промежуточные формы, являющиеся естественными межвидовыми гибридами, морфология, биология и экология которых обладает повышенной изменчивостью, а значит, и повышенной адаптационной способностью. Изучение закономерностей распространения видов ели и их гибридов представляет не только теоретический, но и практический интерес, поскольку разные виды имеют обычно и разную производительную ценность или требуют при эксплуатации разной системы хозяйственных мероприятий [5]. Чтобы проследить влияние экологических условий на формирование генетической структуры популяций и определить их биологическую продуктивность, нами закладывались пробные площади с учетом особенностей этих условий в пределах одного лесорастительного района. Такие работы были проделаны в южнотаежной подзоне в двух смежных лесхозах. Полученные данные позволили установить, что в экологическом ряду наблюдаются те же тенденции, которые были ранее установлены по характеру изменения биометрических показателей в широтной зональности. С ухудшением условий местопроизрастания в структуре фитомассы четко прослеживается закономерность увеличения доли кроны и коры в древостое и фитомассы нижних ярусов растительности. Это позволяет нам считать, что динамика биометрических показателей, которая была установлена при их анализе в широтной зональности, имеет аналогичную направленность в экологическом ряду (табл. 8).

С изменением экологических условий определенным образом изменяется и генетическая структура ельников, но такой четко выраженной закономерности, как в широтной зональности, не наблюдается (таблица 9).

Продуктивность ельников с ухудшением условий снижается. При этом возрастает доля гибридной ели с признаками сибирской и единично появляется ель сибирская. Здесь как бы накладываются две причины. Во-первых, вообще производительность любого древостоя падает с ухудшением экологических условий. Во-вторых, ель сибирская в любых условиях имеет более низкую производительность, чем ель европейская: она растет медленнее, имеет узкую крону, меньший, чем у европейской, диаметр и высоту ствола и, как следствие, — меньшую фитомассу.

Рассматривая взаимоотношения между растениями ели внутри популяции и между растениями и средой, приходим к выводу, что в благоприятных условиях в результате перекрестного опыления возникают гибридные формы, представляющие собой разные стадии угасания признаков ели сибирской и замены их признаками ели европейской. Причина такой закономерности в том, что

Таблица 8

Структура фитомассы разных типов леса ельников южной Карелии

Тип леса	Ед. измер.	Древостой						Всего подрост, подлесок, покров	Всего ф итомассы
		Ствол			Крона				
		Древесина	Кора	Итого	с хвоей	Хвоя			
Разнотравно-черничный	ц	2004,1	231,6	2235,7	322,5	87,0	2558,2	29,6	2587,8
	%	77,5	8,9	86,4	12,5	3,4	98,9	1,1	100
Чернично-сфагновый	ц	1221	123	1344	261	96	1605	22,8	1627,8
	%	75,0	7,6	82,6	16,0	5,9	98,6	1,4	100
Травяно-сфагновый	ц	208	42	250	71	28	321	31,2	352,2
	%	59,1	11,9	71,0	20,1	8,0	91,1	8,9	100

Распределение различных форм ели в экологическом ряду, %

№ пр. пл.	Тип леса	Формы ели по типам шишек			
		1	2	3	4
3	Ельник разнотравно-черничный	0	11,6	53,8	34,6
7	Е. черничный	0	13,4	34,1	52,5
5	Е. черничный влажный	0	23,5	37,7	38,8
9	Е. чернично-сфагновый	0	25,9	32,4	41,7
11	Е. травяно-сфагновый	1,5	26,2	52,7	19,6

ель европейская является видом филогенетически более молодым и динамичным в отношении формообразования [14]. Ель сибирская тысячелетиями произрастала в суровых условиях на почвах, оттаивающих в летний период на глубину всего лишь 20—50 см, и поэтому, безусловно, имеет свои экологические и биологические особенности, в связи с чем популяции этого вида ели занимают северные широты, образуя худшие типы леса. По распространенности ели сибирской и европейской в определенных условиях можно судить и о конкурентоспособности этих видов, которая изменяется в зависимости от условий среды, от возраста его особей, от того, с какими еще видами они произрастают [11]. В суровых климатических условиях в популяциях ели более конкурентоспособным видом является ель сибирская, тогда как в благоприятных условиях — ель европейская.

Изучение закономерностей формирования популяций ели в разных экологических условиях и их продуктивности помимо теоретического имеет и практическое значение, так как позволяет прогнозировать в них запасы продуктов и сырья, используемых в настоящее время в народном хозяйстве. Кроме того, эти закономерности необходимо учитывать при организации лесного семеноводства на селекционной основе, а также при лесосеменном районировании. Не следует ель сибирскую переносить на запад, а европейскую — на восток, так как продуктивность и устойчивость насаждений при переносе семян в новые физико-географические условия определяются генетической адаптацией к местному климату и соответствием новых условий генетическим и эколого-физиологическим особенностям перемещаемых семян [9].

Таким образом, адаптация ели к разнообразным условиям среды находит отражение в генетических особенностях структуры

ее популяций и ряде биометрических показателей. А современная генетическая структура популяций свидетельствует о характере эволюционных процессов в различных экологических нишах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бакшасева В. И. Изменчивость и формовое разнообразие ели в Карелии: Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1966. 26 с.
2. Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr.— В кн.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1971, т. 7, с. 5—40.
3. Виликайнен М. И. Еловые леса Карело-Финской ССР и характеристика их флористического состава: Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1953. 22 с.
4. Драгавцев В. А. Методы анализа внутривидовой изменчивости в лесных популяциях и методы прогноза эффективности аналитической лесной селекции. М., 1973. 16 с. (ЦНИИЛГиС).
5. Дылис Н. В. О генетико-селекционном и ботанико-географическом значении контакта ареалов лиственниц сибирской и даурской.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 11, с. 3—13.
6. Зворыкин К. В. К истории растительности лесной полосы Кольского полуострова в послеледниковое время.— В кн.: Матер. по палеогеографии/МГУ, геогр. фак. М., 1954, вып. 1, с. 27—44.
7. Милютин Л. И. Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение: Автореф. канд. дис. Красноярск, 1963. 20 с.
8. Морозов Г. П. Роль интрогрессивной гибридизации в адаптации древесных пород.— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древ. растений к экстрем. условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 92—93.
9. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с.
10. Правдин Л. Ф., Коропачинский И. Ю. Изменчивость ели на территории Евразии.— В кн.: Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и ДВ. Новосибирск, 1969, с. 65—73.
11. Работнов Т. А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 293 с.
12. Ронис Э. Я. Формы ели обыкновенной в лесах Латвийской ССР и их лесохозяйственное значение: Автореф. канд. дис. Елгава, 1966. 27 с.
13. Солоневич К. И., Солоневич Н. Г. Геоботанический очерк района между станциями Кивач и Кяппесельга Кир. ж. д. (Карелия).— Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова. 1940. Сер. 3. Геоботаника, вып. 4, с. 395—459.
14. Сукачев В. Н. Лесные породы: Систематика, география и фитоценология их. М.: Нов. деревня, 1928. Ч. 1. Хвойные. Вып. 1. 80 с.
15. Щербакова М. А. Генэкологические особенности ели в северо-западной части ее ареала.— В кн.: Вопр. лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск, 1975, с. 154—177.
16. Prichausser G. Die Fichten— Variationen und Kombinationen des Bayrischen Waldes nach phänotypischen Merkmalen mit Bestimmungsschlüssel.— Forstwiss. Cbl., 1958, Bd. 77, H. 5/6.
17. Rubner K. Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues. 4 Aufl. Radebaul; Berlin: Neumann Verl., 1953.
18. Rubner K. Der Aufbau der Fichtenkrone in den höheren Gebirgen.— Holz — Zbl., 1957, Bd. 83.

ПРИРОДА УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ПРОМЫШЛЕННЫМ ЭКСКАЛАТАМ

Научно-техническая революция в XX в. вызвала количественное и качественное изменение характера воздействия общества на природу. Одним из последствий урбанизации и технического воздействия на природу является загрязнение окружающей среды продуктами производственной и бытовой деятельности человека. В ряде случаев естественные механизмы биосферы не способны обеспечить их нейтрализацию.

Серьезные научные исследования влияния промышленных загрязнителей на растения начаты сравнительно недавно, в 30-х годах нашего столетия [13]. К настоящему времени проведено значительное число исследований, раскрывающих с той или иной полнотой характер поступления, превращения и аккумуляции загрязнителей, функциональные и структурные нарушения, механизм токсического действия различных ингредиентов загрязнения в растениях. Изданы монографические работы, освещающие эту проблему [1, 6, 9, 10, 12, 14, 15, 20]. Однако обнаружить те или иные явления природы — еще не значит понять их. Чтобы достигнуть понимания, указывают К. Свенсон, П. Уэбстер [25], необходимо построить поддающиеся проверке гипотезы и теории, которые свяжут имеющиеся отдельные факты и наблюдения в осмысленное целое.

Природа устойчивости растений к промышленным экскалатам изучена слабо, что существенно сдерживает развитие исследований по целенаправленному воздействию на резистентность биологических объектов к фитотоксическим веществам как органического, так и неорганического происхождения, и по повышению оптимизирующей роли растений в условиях загрязнения. По мнению В. А. Медведева и В. П. Тарабрина [18], основанному на анализе материалов собственных исследований и литературных данных, все без исключения земные организмы обладают, хотя и в разной степени, свойством противостоять чужеродным химическим соединениям. Пытаясь установить первопричину явления в эволюционном плане, авторы указывают, что способность ассимилировать чужеродные молекулы присуща организмам, появившимся в самом начале зарождения жизни на Земле. Уже первые обособленные индивидуальные системы-коацерваты [24] приобретают свойства систем, способных к обмену веществ, для них характерна тенденция к избирательной абсорбции веществ из окружающей среды. Считается, что первые организмы были гетеротрофами, так как они питались готовыми органическими веществами, синтезированными в первобытном океане из неорганических соединений

в процессе химической и биологической эволюции. По мере истощения запасов органических веществ в этой системе выживали организмы, развившие механизм автотрофной ассимиляции, т. е. способные синтезировать органический материал из неорганического. Однако по мере развития автотрофных систем в результате массовой продукции органического вещества автотрофами постепенно снова создаются условия для развития гетеротрофных организмов.

Известно, что гетеротрофы питаются самыми разнообразными химическими соединениями: белками, жирами, углеводами, спиртами, карбоновыми кислотами, углеводородами. По-видимому, на Земле не существует такого органического вещества, которое не могло бы быть использовано какой-либо гетеротрофной бактерией или грибом. Поэтому надо ожидать, что гетеротрофы — наиболее хемотолерантные организмы, особенно к органическим веществам, хотя для их питания обязательны и неорганические компоненты. Причем некоторые бактерии в качестве питательного субстрата могут использовать такие высокотоксичные вещества, как хром, мышьяк и др.

Автотрофные же организмы не способны усваивать органические соединения, и потребность их в энергии покрывается окислением неорганических веществ. Однако и природа неорганических субстратов для них довольно специфична. Поэтому автотрофные организмы значительно уступают по степени хемотолерантности гетеротрофам.

Таким образом, способность поглощать, использовать, а следовательно, и обезвреживать химические соединения — результат филогенного обмена веществ, который, в свою очередь, детерминируется типом питания.

Хлорофиллсодержащие высшие растения относятся к автотрофам. Однако все высшие растения для своего нормального роста и развития требуют наличия в питательной среде кроме минеральных компонентов и определенных органических веществ. Поглощение и использование высшими растениями органических веществ есть не что иное, как склонность к гетеротрофизму, что и определяет, по нашему мнению, особенность хемотолерантности высших растений. Если чистые автотрофы крайне чувствительны к чужеродным органическим веществам, а гетеротрофы очень устойчивы к ним, то высшие растения в силу двойственного характера трофизма должны занимать промежуточное положение в этом ряду и проявлять умеренную устойчивость как к органическим, так и к неорганическим соединениям. При этом более устойчивыми среди высших растений будут те, которые наиболее надежно укрыли свой автотрофный аппарат (хлоропласты).

Хемотолерантность высших растений сформировалась и поддерживается не только в результате способности поглощать и ме-

таболизировать специфические вещества как питательные субстраты. В процессе эволюции по мере формирования естественных биоценозов постепенно включался и другой не менее важный фактор — биохимические взаимовлияния организмов [5]. Исключительная роль экзацметаболитов в формировании устойчивости растений к воздействию чужеродных химических соединений обусловлена, во-первых, тем, что этот фактор — постоянно действующий. Во-вторых, концентрация экзацметаболитов растительных сообществ достаточно высокая — поддерживается на уровне 15—20 мг/м³. Такая концентрация существенно влияет на жизнедеятельность растений [11]. В-третьих, качественный состав экзацметаболитов чрезвычайно разнообразен и, в известной мере, аналогичен техногенным выбросам. Интересно отметить в связи с этим, что некоторые растения сами способны синтезировать такие ароматические углеводороды, как бензол и толуол [29].

Считается, что в ходе химической и биологической эволюции около 99% всех когда-либо существовавших видов вымерли, а оставшиеся живые организмы произошли от одной клетки или от одной популяции близкородственных клеток, так как в настоящее время все живые формы содержат только L-аминокислоты [16]. В результате обмена веществ, длящегося 3—4 млрд. лет, последовательно возникали все новые и новые пути использования химической и физической среды [31], позволившие живому организму сформировать такие механизмы адаптации, благодаря которым он удерживается в определенных эволюционных рамках, обеспечивая тем самым возможность дальнейшего прогресса. Есть предположения, что именно первые растения протерозойской и палеозойской эры очистили атмосферу от токсических газов, и, вероятно, в тот период у них выработались специфические механизмы устойчивости к вредным газам [20].

Анализируя многочисленные экспериментальные данные, Г. В. Удовенко [30] пришел к выводу, что в реакции растений на различные типы стрессовых воздействий (засуха, засоление, повышенная радиация и т. д.) выявляется значительная качественная аналогия, свидетельствующая об общих принципах адаптации растений к стрессам. Неспецифическое действие происходит и в результате биохимических взаимовлияний организмов. А. М. Гродзинский [4], говоря о неспецифическом влиянии активных аллелопатических веществ, указывает на то, что эффект воздействия в зависимости от дозы и времени бывает различной силы — либо положительный, либо отрицательный, в ряде случаев он может быть замаскированным или совсем отсутствовать. Кроме того, неспецифичность действия колинов проявляется также в том, что они влияют на любые проявления жизнедеятельности растений. В качестве еще одного примера, но уже из области загрязнения природной среды, можно привести такой факт: коли-

чество различных химических соединений во внешней среде достигло в настоящее время 4—5 млн. наименований, в то же время катастрофической гибели растений от такого качественного роста загрязнителей (здесь не имеется в виду уровень загрязнения) не наблюдается. Вполне понятно, что диапазон и характер адаптивных реакций неодинаков для разных видов растений и фитотоксикантов. Или другой пример: один из наиболее распространенных и токсичных ингредиентов загрязнения — сернистый газ, по данным В. С. Николаевского [20], не является специфическим ингибитором, так как его действие сходно с действием других экстремальных факторов. Если бы на влияние каждого фактора растение отвечало специфической адаптацией, то, как справедливо указывает К. М. Завадский [8], это привело бы живую систему к такой избыточности и перегрузке различными морфофизиологическими структурами, которые были бы несовместимы с жизнью.

Рассматривая метаболизм растений как высокоинтегрированный и целенаправленный процесс, обеспечивающий обмен веществом и энергией между клеткой и средой, А. Ленинджер [16] отмечает, что у всех живых форм последовательности метаболических реакций, особенно в части, составляющей так называемые центральные метаболические пути, удивительно сходны.

В связи с тем что загрязнение окружающей среды стало представлять реальную угрозу лишь во второй половине нашего столетия, а защитно-приспособительные возможности растений не могут адекватно возникать с такой же быстротой, устойчивость растений в условиях индустриальной среды будет определяться их способностью использовать, в первую очередь, уже действующие многообразные и сложные механизмы адаптаций к экстремальным факторам среды. Значительная роль, по-видимому, принадлежит и постадаптациям, т. е. возможности организмов вновь использовать бывшие адаптивными признаки, составляющие резерв приспособляемости к изменениям среды [28]. Подтверждением ведущей роли адаптаций и постадаптаций к экстремальному действию экологических факторов являются данные Ю. Е. Новицкой [21] о том, что у древесных растений в неблагоприятных условиях подавляются, в первую очередь, процессы и функции филогенетически более молодые. Причем нередко способность клетки и организма противостоять деструктивному воздействию экстремальных факторов среды достигается за счет сохранения наиболее древних функций и процессов поддержания эластичности физико-химических свойств протоплазмы и ее ультраструктурной организации на определенном уровне. Несколько меньшую роль, по нашему мнению, играют преадаптации, если рассматривать в их основе первоначально нейтральные или слабовредные, или еще не функционирующие признаки [3]. Как видим, повышение относительной приспособленности организма может достигаться качественно разными

ми путями. Известно, что эволюция не может под действием отбора идти по пути снижения приспособленности и организм никогда точно не повторяет прежнее состояние, однако отдельные признаки, как указывает А. С. Северцов [26], могут возвращаться к состоянию, свойственному предкам.

Ю. З. Кулагин [15], предполагая, что промышленные газобразные токсиканты — совершенно новый экологический фактор, который поэтому не мог участвовать в филогенетическом становлении соответствующей адаптации, считает, что в рамках адапциогенеза в условиях индустриальной среды ведущая роль принадлежит преадаптациям. В то же время, анализируя разнообразные признаки, характеризующие феномен преадаптивности, который складывается из преадаптаций и продолжающегося функционирования специализированных адаптаций, он приходит к заключению о несводимости феномена преадаптивности лишь только к преадаптациям, а также о неправомерности противопоставления техногенных факторов природным условиям.

Таким образом, исходя из эколого-эволюционной оценки промышленных эксгалатов, надо полагать, что растения в условиях индустриальной среды, по-видимому, страдают не столько от нового для них качественного состава химических агентов, сколько от их количества. Результаты многочисленных исследований показывают, что по отношению к промышленным загрязнителям нет и не может быть абсолютно устойчивых и неустойчивых растений, как нет и абсолютно жаро-, засухо-, соле-, холодо- и морозоустойчивых видов [6, 10, 12, 15, 20].

Признание общего принципа адаптации растений к стрессам позволяет рассматривать пути повышения устойчивости растений к фитотоксикантам согласно общей теории устойчивости. По данным Г. М. Илькуна [10], основные признаки, по которым следует вести отбор газоустойчивых растений, следующие: отношение каждого из них к засолению почвы хлоридно-сульфатными солями и величина емкости катионного и анионного обмена. Виды, филогенетическая приспособленность которых связана с кислыми и влажными почвами, — наименее газоустойчивые и, наоборот, выросшие на почвах, засоленных хлоридно-сульфатными солями, — наиболее газоустойчивые [10].

Эти факты указывают на наличие в ряде случаев сопряженной устойчивости [2] растений к газам и другим экстремальным факторам среды и на их эволюционную связь. Признаки, эволюционно не связанные, как правило, не проявляют сопряженной изменчивости [7]. Степень сопряженности адаптивных реакций следует учитывать как при прогнозе газоустойчивости, так и при разработке путей повышения их резистентности. Действительно, экспериментальные данные по повышению газоустойчивости растений путем оптимизации жизненно необходимых условий: выра-

щивания на богатых почвах, предпосевной закалки семян, применения минеральных удобрений и подкормок, физиологически активных соединений, ингибиторов или активаторов отдельных реакций или циклов и др. [10, 15, 19, 20, 22, 23, 27] — в большинстве случаев свидетельствуют о меньшей повреждаемости растений в условиях загрязнения. Подчеркивая интегральное проявление адаптивных реакций, следует учитывать и дискретность, т. е. известную самостоятельность отдельных адаптивных реакций, а также их разное положение в иерархии систем, участвующих в формировании адаптивного потенциала [7].

Подводя итоги, можно сказать, что в современных условиях растения приспосабливаются к промышленным эксгалатам, в первую очередь, за счет многообразных адаптационных механизмов, сформировавшихся в процессе филогенетического развития в зависимости от экологической среды обитания. Причем чем большее число механизмов адаптации используется растением одновременно на самых разных уровнях, тем более устойчив организм к действию отдельных ингредиентов загрязнения и их комплексов.

В связи с тем что повышенное содержание различных промышленных эксгалатов в окружающей среде сохранится, по-видимому, продолжительное время, Ю. З. Кулагин [15] считает назревшей постановку вопроса о теории экологического прогнозирования. В качестве первых шагов на этом пути он предлагает три метода — использование экологических аналогий, экстраполяцию ретроспективных обобщений на основе цикличности и расчеты соответствия адаптивных возможностей растений предстоящим техногенным воздействиям.

Эволюция индивидуальных адаптаций в условиях продолжающегося влияния фитотоксических веществ, как нам представляется, должна быть направлена на обеспечение гомеостаза при различных качественных и количественных уровнях загрязнения среды. В связи с ограничением возможностей гомеостаза мультифункциональностью исполнительных структур или процессов [17], увеличение уровня гомеостаза осуществляется лишь при формировании в процессе эволюции достаточно эффективных путей и механизмов, повышающих эту морфологическую или кинетическую мультифункциональность. Одним из таких путей филогенетической перестройки органов, замедляющих процесс снижения мультифункциональности, по мнению С. П. Маслова [17], является принцип множественного обеспечения биологически важных функций.

Следовательно, в эволюционном плане увеличение степени мультифункциональности и множественного обеспечения биологически важных функций в процессе адаптиогенеза на всех уровнях организации — от субклеточного до биосферного — может

рассматриваться как резерв эволюции, который будет способствовать повышению устойчивости растений к фитотоксикантам самой разной природы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антипов В. Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам. Минск: Наука и техника, 1979. 216 с.
2. Генкель П. А. Адаптация растений к экстремальным условиям окружающей среды.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 5, с. 889—902.
3. Георгиевский А. Б., Петленко В. П., Сахно А. В., Царегородцев Г. И. Философские проблемы теории адаптации. М.: Мысль, 1975. 277 с.
4. Гродзинский А. М. О новой концепции аллелопатии.— В кн.: Химическое взаимодействие растений. Киев: Наук. думка, 1981, с. 3—18.
5. Гродзинский А. М. Основи хімічної взаємодії рослин. Київ: Наук. думка, 1973. 206 с.
6. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. М.: Мир, 1979. 200 с.
7. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980. 587 с.
8. Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
9. Илькун Г. М. Газоустойчивость растений. Киев: Наук. думка, 1971. 146 с.
10. Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наук. думка, 1978. 247 с.
11. Колесниченко М. В. Биохимические взаимодействия древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 184 с.
12. Кондратюк Е. Н., Тарабрин В. П., Бурда Р. И., Бакланов В. И., Хархота А. И. Промышленная ботаника. Киев: Наук. думка, 1980. 257 с.
13. Красинский Н. П. Теоретические основы построения ассортиментов газоустойчивых растений.— В кн.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые сорта. Горький, 1950, с. 9—109.
14. Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 124 с.
15. Кулагин Ю. З. Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование. М.: Наука, 1980. 115 с.
16. Ленинджер А. Биохимия. М.: Мир, 1974. 957 с.
17. Маслов С. П. Ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода.— В кн.: Уровни организации биол. систем. М.: Наука, 1980, с. 8—19.
18. Медведев В. А., Тарабрин В. П. Хемотолерантность высших растений и пути ее эволюции.— В кн.: Антропотолерантность биоценозов и прикладная экология: Тез. докл. Прибалт. конф. Таллин, 1977, с. 143—146.
19. Негруцкий С. Ф., Попов В. А., Синельщикова З. И. О возможности использования облучения семян импульсным концентрированным солнечным светом для повышения газоустойчивости растений.— В кн.: Растения и промышленная среда. Киев: Наук. думка, 1976, с. 108—110.
20. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 278 с.
21. Новицкая Ю. Е. Физиолого-биохимические механизмы адаптации организмов в филогенетическом аспекте.— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древесных растений к экстрем. условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 97—98.
22. Образцова В. И., Козюкина Ж. Т. О повышении газоустойчивости древесно-кустарниковых растений.— Физиология растений, 1972, т. 19, № 1, с. 202—204.

23. Обыденный П. Т. Сравнительное влияние некоторых элементов питания на состояние растений в условиях загрязненного воздуха.— Уч. зап./ Перм. ун-т, 1971, вып. 16, с. 177—188.
24. Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 458 с.
25. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М.: Мир, 1980. 303 с.
26. Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981. 318 с.
27. Тарабрин В. П., Тетенева Т. Р. Предпосевная обработка семян и ее влияние на устойчивость к засухе сеянцев древесных растений.— Экология, 1979, № 3, с. 39—46.
28. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.
29. Угрехелидзе Д. Ш. Метаболизм экзогенных алканов и ароматических углеводов в растениях. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 223 с.
30. Удовенко Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам.— Физиология и биохимия культурных растений, 1979, т. 11, № 2, с. 99—107.
31. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.

В. И. Некрасов

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСНОВЫ АДАПТИВНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Начальный этап интродукции растений заключается в испытании на устойчивость особей определенного вида за пределами его естественного ареала, т. е. при искусственной географической изоляции. Изоляция даже без смены географических условий оказывает большое влияние на развитие природных популяций. Ч. Дарвином [2] приведено множество примеров эволюционных преобразований изолированных на островах групп организмов. Существуют мнения, что географическая изоляция является единственным эффективным фактором видообразования [8]. Географическая изоляция обуславливает появление адаптационных сдвигов, связанных со сменой всего комплекса природных условий (климатических, почвенных, ценологических), а также направление и интенсивность естественного отбора. Она способствует внутривидовой дифференцировке, определяемой гетерогенностью популяций. М. Е. Лобашов [4] считал, что сама изоляция является причиной дифференциации популяций.

Н. Н. Воронцов ([1], с. 202) отмечает, что «географическая изоляция способствует накоплению новых мутаций в обособившихся популяциях, изменению нормы реакции». С каждой новой генерацией генетические различия между представителями исходной популяции и изолированной группы становятся более заметными. В изолированной от основного ареала группе интродуцентов

наряду с увеличением численности в каждом новом поколении в результате рекомбинации генов происходит изменение признаков и появляются особи, лучше отвечающие новым условиям существования, так как действие естественного отбора направлено на сохранение более приспособленных к этим условиям растений. Вообще роль естественного отбора в развитии адаптационных изменений в изолированных группах растений исключительно велика. В течение 10—20 лет выращивания древесных растений в несвойственных им климатических условиях элиминируются все генотипы, не способные перенести периоды, когда экстремальные факторы новой среды достигают критических значений. В известной степени действие естественного отбора приводит к обеднению и без того значительно уменьшенного генофонда, однако остающиеся, способные к размножению особи представляют большую адаптивную ценность в новой среде обитания. Главное, чтобы была обеспечена смена поколений. В литературе и практической деятельности каждого интродуктора можно найти примеры повышения стойкости интродуцентов при смене поколений. Правда, таких примеров с древесными растениями не очень много, но все они достаточно убедительны. Деревья третьего поколения *Juglans sicbolodii* значительно меньше пострадали от суровых морозов зимы 1953/54 г. по сравнению с материнскими особями [5].

Большую морозостойкость, по сравнению с растениями первичной интродукции, показали растения третьего поколения *Cudonia oblouga* в условиях ботанического сада АН ЛатвССР [7].

В условиях лесостепи европейской части СССР значительно повысили устойчивость к низким зимним температурам при семенной репродукции *Cotinus coggygia*, *Juglans nigra*, *Cladrastis lutea* [3]. В наших опытах растения второго поколения *Cornus mas*, *Maackia amurensis* также показали большую устойчивость к низким температурам по сравнению с материнскими особями. К сожалению, данные по древесным растениям получены не далее, как для второго — третьего поколения, поэтому судить о роли числа семян поколений в процессе закрепления адаптивных свойств и признаков весьма затруднительно. Приведенные примеры свидетельствуют о том, что этот процесс протекает весьма интенсивно, но недооценивается в интродукционной работе. По нашему мнению, пополнение экспериментальных данных по сравнительному анализу устойчивости растений-интродуцентов разных поколений повысит значение селекции в интродукционной работе. Ведь наряду с естественным отбором происходит отбор искусственный: при выращивании из семян растений нового поколения интродукторы отбирают для посадки на постоянное место по признакам устойчивости и продуктивности более перспективные особи. Искусственный отбор действует в одном направлении с ес-

тественным. И хотя при искусственном отборе сохраняются в основном особи, больше отвечающие хозяйственным требованиям, тем не менее в элиминации малоустойчивых особей усиливается действие естественного отбора, так как между устойчивостью растений и хозяйственными качествами, как правило, существует прямая связь. Безусловно, при искусственном отборе может произойти потеря ряда аллелей, ответственных за устойчивость к неблагоприятным условиям среды, что приведет к обеднению генофонда и ослаблению растений нового поколения.

При интродукции родоначальниками будущих поколений становятся, таким образом, особи, проявившие в новых условиях устойчивость и другие положительные качества и продуцирующие жизнеспособные семена. Продолжительность закрепления адаптаций в новых условиях во многом зависит от видовой принадлежности растений, от численности интродуцированных особей и их происхождения, от характера различий в климатических условиях старого и нового мест обитания и от интенсивности и направленности естественного и искусственного отборов.

Генетический материал отселектированных природой и человеком особей составляет основу для формирования в условиях интродукции новой популяции. Их свободное скрещивание поддерживает даже в условиях изоляции гетерогенность, а рекомбинации генов наряду с мутационными изменениями определяют генофонд популяции интродуцента. Состав и строение формирующихся при интродукции популяций [6] могут претерпевать значительные изменения с каждым новым поколением и при появлении новых мутаций, и при включении в посадки растений-интродуцентов иного происхождения. Действию селективных факторов подвержены все поколения интродуцентов, поэтому структура формирующихся интродукционных популяций зависит во многом от генотипов участвующих в их образовании особей, степени изменчивости генотипов в каждой генерации и возможного их включения в процесс переопыления особей с другим генотипом, что при интродукции случается весьма часто.

При малом численном составе посадок интродуцентов может происходить накопление гомозигот, что снижает адаптивные качества растений. Поэтому одна из серьезных проблем в интродукции — поиск путей обогащения генофонда интродуцентов с целью повышения устойчивости растений и популяций.

Одним из доступных способов обогащения генофонда является объединение на семенной плантации представителей разных интродукционных популяций, прошедших интродукционное испытание и, следовательно, действие естественного и искусственного отборов в том же географическом районе. Такая концентрация лучших по устойчивости и хозяйственным признакам генотипов разных популяций на семенной плантации позволит получать

семена для выращивания более устойчивого потомства в данном географическом районе. Забота о сохранении высокопродуктивных особей в популяциях интродуцентов при искусственном отборе и размножении их на семенной плантации будет способствовать не только обогащению генетического фонда вновь формируемых интродукционных популяций и повышению устойчивости растений, но и закреплению адаптивных признаков и свойств в новых условиях выращивания интродуцентов.

В настоящее время еще не накоплено и не обобщено достаточного количества экспериментальных данных, чтобы дать полное теоретическое объяснение «механизму» адаптации интродуцентов.

Перспективным направлением в познании адаптаций древесных растений к новым природно-географическим условиям при интродукции их за пределы ареала может быть сравнительное изучение изменчивости интродуцированных растений в ряде семенных поколений и анализ структуры формирующихся интродукционных популяций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968, т. 1, с. 202—207.
2. Дарвин Ч. Происхождение видов. М., 1907, т. 1, с. 55—430.
3. Кузьмин М. К. Деревья и кустарники Лесостепной опытно-селекционной станции. Воронеж: Центр.-Чернозем. кн. изд-во, 1969. 115 с.
4. Лобашов М. Е. Генетика. 2-е изд. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 751 с.
5. Мауринь А. М. Семеношение древесных экзотов в Латвийской ССР. Рига: Звайгзне, 1967. 208 с.
6. Некрасов Н. И. Некоторые теоретические вопросы формирования интродукционных популяций лесных древесных пород.— Лесоведение, 1971, № 5, с. 26—31.
7. Klavina Z., Zvirgds A. Cidonijņ pirmas un tresas paēndzes sejeņņ augsanās un saleietības atskiribas.— Tansaimniciba derigie augi, Riga, 1968, t. 4.
8. Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge Belknap Press; Harvard Univ. Press, 1965.

В. Т. Ярмишко, В. А. Демьянов

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В ГОРАХ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

О корневых системах древесных пород имеется достаточно большое количество сведений, однако в большинстве своем они относятся к средним широтам европейской части СССР и Сибири. О росте и эколого-морфологических особенностях корней деревьев в своеобразных условиях Крайнего Севера данных значительно

меньше [1—3, 5, 6, 8, 17—19, 21]. Между тем изучение строения и структуры корневых систем древесных пород, особенно пород-эдификаторов на северном и верхнем пределах распространения лесов, приобретает все большее значение в связи с тем, что лесотундра и прилегающие к ней области Субарктики становятся объектами всевозрастающего хозяйственного освоения.

Целью наших исследований было выяснение особенностей строения и структуры корневых систем древесных пород (лиственницы Гмелина и березы извилистой) в растительных сообществах на каменистых почвах в условиях повсеместного распространения вечной мерзлоты; определение площадей питания древесных пород во всех высотных поясах растительности на северо-западе плато Путорана; определение запаса корней древесных пород и соотношения его с общей загрузенностью почвы корнями всех растений, а также установление изменения соотношения фитомассы корневых систем древесных пород с общей их фитомассой по мере продвижения к верхней границе леса.

Материал собран в растительных сообществах горных поясов в районе оз. Капчук (северо-запад плато Путорана) на стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Горы Путорана представляют собой многослойное базальтовое плато со средней высотой 900—1200 м н. у. м. Каждый базальтовый пласт имеет неодинаковую плотность верхней и нижней части, что обуславливает различную их устойчивость к выветриванию и ступенчатость склонов (высота уступов 10—60 м), а также, в связи с современным поднятием плато, наличие больших крупноглыбистых осыпей на склонах и россыпей (развалов) на горизонтальной поверхности поднятия [14, 15].

Район исследований лежит в области распространения сплошной мерзлоты с температурой грунта -5°C на глубине 10—15 м. Мощность деятельного слоя почвы составляет от 0,3 до 3,9 м [13]. В связи с тем что ближайшая к району исследований метеостанция расположена на равнине в окрестностях г. Норильска, приведем некоторые данные, полученные на этой станции, и расчетные величины для горных условий в месте размещения наших пробных площадей. Среднегодовая температура воздуха в г. Норильске колеблется от $-13,1^{\circ}\text{C}$ до $-6,6^{\circ}\text{C}$; максимальная температура $-32,8^{\circ}\text{C}$, минимальная $-55,8^{\circ}\text{C}$. Жидкие осадки в горных районах по расчетам составляют 550—710, твердые — 280—300 мм. На открытых пространствах плато снежный покров из-за сильных ветров почти отсутствует, мощность его здесь не превышает 10—20 см, но на защищенных от ветра склонах в местах «забоев» и за каменистыми уступами доходит до 10—15 м, снег часто не сходит в течение всего лета, образуя снежники-перелетки. Плато освобождается от снега в первой декаде июля, а в конце августа — начале сентября снова появляется снежный покров.

Большой перепад высот в Путоране обуславливает наличие трех хорошо выраженных поясов растительности: лесного (северотаежного), подгольцового (горно-лесотундрового) и гольцового (горно-тундрового). Лесной пояс в районе оз. Капчук составлен в основном северотаежными формациями *Larix gmelinii* (а также *L. sibirica* и *L. x czekanowskii*), *Betula tortuosa* и *Picea obovata*. Верхняя граница его проходит на высоте 250—550 м н.у.м. В подгольцовом поясе этого района господствуют кустарниковые заросли *Duschekia fruticosa* и *Betula nana*; в нижней части пояса распространены кривоствольные березняки из *Betula tortuosa*; некоторую роль в покрове подгольцового пояса играет также *Larix gmelinii*. Выше 400—700 м н.у.м. располагается горно-тундровый пояс, в котором на мелкоземисто-щебнистых грунтах доминируют кустарничковые (из *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona*) тундры с разной степенью сомкнутости растительного покрова, нередко с большим участием *Novosieversia glacialis*. В нижней части пояса до высоты 680—700 м н.у.м. встречаются одиночные лиственницы. Деревья здесь располагаются на значительном расстоянии (50 м и более) друг от друга. Во всех этих поясах были заложены пробные площади.

Пробная площадь 1 — лиственничник ольховый голубично-брусничный зеленомошный — располагается в поясе северотаежных елово-лиственничных лесов на приозерной террасе оз. Капчук, имеющей уклон 2—3° на юго-запад. Высота участка над уровнем моря 70—75 м (10—15 м над уровнем оз. Капчук). Нанорельеф беспорядочно-крупнобугорковатый. Древесный ярус представлен главным образом лиственницей Гмелина (состав 10Лц + Е), средняя высота которой достигает 15,6 м, средний диаметр — 19,6 см, средний возраст — 150—160 лет. Сомкнутость яруса 0,3—0,4. На 1 га насчитывается 480—490 стволов деревьев. Под пологом древесного яруса хорошо развит подлесок из кустарной ольхи (*Duschekia fruticosa*), местами образующей заросли шатрообразной формы высотой 2—2,5 м.

Кустарниковый ярус размещен по площади описываемого участка более или менее равномерно и представлен *Rosa acicularis* и *Ribes triste*. Сомкнутость его 0,2—0,3, высота 0,2—0,3 м.

Травяно-кустарничковый ярус слагают в основном четыре вида: *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*. Сомкнутость яруса 0,4—0,5, высота — 10—15 см.

Лишайниково-моховой ярус (мощность 5—10 см, покрытие 90%) состоит из мхов *Pleurozium schreberi* и *Ptilidium ciliare* с незначительной примесью *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, а также лишайников *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. furcata*, *C. elongata* и др.

Почва участка горно-мерзлотно-таежная поверхностно-глеевая. Для нее характерно наличие нескольких погребенных гумусовых горизонтов. В рассматриваемых условиях нами проводились наблюдения за ходом оттаивания многолетней мерзлоты в летнее время 1980 г. под различными элементами нанорельефа и под кронами деревьев (табл. 1). Исследования показали, что период интенсивного оттаивания мерзлоты приходится на июль и обычно совпадает с наиболее высокими температурами приземного слоя воздуха. Скорость оттаивания верхних горизонтов почвы в этот период достигает 2—3, а в некоторых случаях и 5 см в сутки. Различия в глубине оттаивания по элементам нанорельефа (дно впадин, вершины бугорков) достигают 4—7 см (табл. 1).

Пробная площадь 2 — лиственничное бруснично-голубичное лишайниковое редкорежье — заложена также в лесном поясе на высоте 110—115 м н.у.м. Склон 1—2°, северной экспозиции. Нанорельеф беспорядочно-крупнобугорковый а тый. Древесный ярус (сомкнутость 0,2—0,3) слагают лиственница Гмелина и береза извилистая (состав 7ЛцЗБ). Средняя высота деревьев достигает 7 м, средний диаметр — 8 см, средний возраст — 150—160 лет. На 1 га насчитывается 270—280 стволов древесных пород.

Кустарниковый ярус (сомкнутость 0,2—0,3, высота 0,5—0,6 м) размещен по площади характеризующего участка неравномерно, куртинами и представлен *Betula* папа.

Травяно-кустарниковый ярус (сомкнутость 0,4—0,5, высота 15—20 см) слагают *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Carex vaginata*, *Festuca altaica* и другие виды.

Таблица 1

Глубина залегания мерзлоты в лиственничнике ольховом голубично-брусничном зеленомошном (пр. пл. 1) в 1980 г., см

Дата наблюдения	Под кронами деревьев	В межкромовых пространствах	
		на повышениях нанорельефа	в понижениях
15/VI	0	8	0
18/VI	5	9	4
21/VI	6	11	5
24/VI	7	12	6
27/VI	9	13	8
30/VI	10	15	9
3/VII	12	17	10
6/VII	18	18	16
9/VII	19	23	17
12/VII	25	26	22
15/VII	30 *	36	29

* Вследствие большого количества крупных и мелких камней в почве, наблюдения за ходом оттаивания мерзлоты с глубины 30—35 см не представляются возможными.

Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 60—70%, мощность 3—5 см) сформирован почти целиком лишайниками, среди которых преобладают *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*, а также мох *Ptilidium ciliare*.

Почва горно-тундровая перегнойно-гумусовая супесчаная. Следует отметить то, что на этом участке имеется большое нагромождение крупных и мелких камней даже в верхних (5—15 см) горизонтах почвы.

Пробная площадь 5 — березовое багульниково-шикшево-бруснично-голубичное лишайниковое редколесье — расположена в лесном поясе на 1-й нагорной террасе на высоте 95—100 м н.у.м. на склоне юго-западной экспозиции крутизной 3—5°. Нанорельеф крупнобугорковатый. Древесный ярус (сомкнутость 0,2—0,3) представлен преимущественно березой извилистой (состав 10Б + Лц + Е). Высота деревьев 3—7 м, диаметр стволов 2—5 см, средний возраст — 70—80 лет. Деревья размещены по площади участка более или менее равномерно куртинами по 2(3) — 10 и более стволиков.

Кустарниковый ярус отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус (сомкнутость 0,4—0,5, высота 7—25 см) слагают *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* и *Festuca altaica*.

Мохово-лишайниковый покров (покрытие 60%, мощность 2—3 см) слагают лишайники *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria delisei*, а также (преимущественно под кронами деревьев) мхи *Ptilidium ciliare*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *Dicranum undulatum* и некоторые другие виды.

Почва маломощная (10—13 см) горно-тундровая иллювиально-гумусовая оподзоленная на перемытых паводковыми водами продуктах выветривания обломочного базальта.

Пробная площадь 3 — лиственничная осоково-голубичная лишайниковая с подлеском из *Duschekia fruticosa* редина — расположена в нижней части подгольцового пояса на каменистом уступе нагорной террасы (высота 290—300 м н.у.м.), склон северной экспозиции крутизной 1—2°. Нанорельеф крупнобугорковатый. Пятна голого грунта занимают 30—35% площади участка.

Древесный ярус (сомкнутость менее 0,1, высота 2—5 м, диаметр стволов 3—6 см) представлен лиственницей Гмелина, располагающейся небольшими группами-куртинами на расстоянии 10—15 м друг от друга. Возраст деревьев — 140—160 лет, численность не превышает 100—120 (150) шт. на 1 га. Встречается подрост лиственницы (30—50 шт./га), средняя высота 0,3 м, возраст — 40—45 лет. Между куртинами лиственниц располагается кустарная ольха (200—300 кустов на 1 га).

Кустарниковый ярус (сомкнутость менее 0,1, высота 15—20 см) размещен по площади участка неравномерно, представлен *Betula nana*, *Salix glauca* и *Juniperus sibirica*.

Травяно-кустарниковый ярус (сомкнутость 0,5—0,6, высота 5—10 см) слагают *Carex melanocarpa*, *Vaccinium uliginosum*, *Kobresia myosuroides*, *Polygonum bistorta*, *Andromeda polifolia*, *Calamagrostis langsдорffii*, *Dryas octopetala* и другие виды.

Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 80%, мощность 4—7 см) слагают лишайники *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*, а также мхи *Ptilidium ciliare* и *Racomitrium lanuginosum*.

Почвы редин маломощные (10—15 см), преобладают горно-тундровые глеевые, перегнойно-гумусовые, торфяно-супесчаные или легкосуглинистые.

Пробная площадь 4 — дриадово-кассиноповая щебнистая лишайниковая тундра — заложена в нижней части гольцового пояса на склоне северной экспозиции крутизной 25—30° на высоте 570—580 м н. у. м.

В этих условиях древесные растения представлены одиночными лиственницами Гмелина преимущественно древовидной формы роста. Высота деревьев в этих условиях не превышает 2,5—3,0 м, диаметр стволов — 3—4 см, возраст — 80—100 лет.

Кустарниковый ярус отсутствует. Травяно-кустарниковый ярус (сомкнутость 0,7, высота 8—10 см) сформирован *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala* и *Vaccinium uliginosum*.

Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 80%, мощность 3—5 см) представлен лишайниками *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, *C. islandica*, *Alectoris ochroleuca*, среди которых встречаются редкие пятна печеночных мхов *Ptilidium ciliare*, *Tetralophozia setiformis*, а также *Racomitrium lanuginosum*.

Почва горно-тундровая (мощность 3—5 см) представляет собой одернованный торфяно-песчаный гумусированный мелкозем.

Подробное описание растительного покрова и изучение корневых систем древесных растений проводилось на площадках размером 10×10 м, расположенных в пределах описанных пробных площадей. На этих же площадках были сделаны зарисовки структур всех ярусов с нанесением на план проекций крон и положения стволов отдельных деревьев и растений кустарникового яруса, а также микрогруппировок травяно-кустарникового и мохово-лишайникового ярусов. На пробных площадях закладывались микропрофили протяженностью 10 м с таким расчетом, чтобы захватить все элементы мозаичности (микрокомплексности) растительного покрова. По микропрофилям производились промеры нанорельефа и отмечался по ярусам синузальный состав (подробнее о методике см. [11]). Для удобства описания и карти-

рования древесного, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов эти площадки были разделены с помощью шпагата на более мелкие (1×1 м) квадраты.

Изучение корневой системы деревьев начинали с поверхностной раскопки, обнажая в первую очередь корни около стволов. Корневую систему вскрывали на глубину 10—20 см (глубина проникновения основной массы корней) (рис. 1). Корни диаметром более 3 мм зарисовывали на миллиметровой бумаге в определен-



Рис. 1. Лиственничник ольховый голубично-брусничный зеленомошный (пр. пл. 1). Корневая система лиственницы Гмелина

ном масштабе. Поверхностная раскопка корневой системы позволяет установить радиус распространения корней в горизонтальной плоскости, особенности их ветвления и сбега, площадь питания одного дерева и характер использования площади древостоем в целом.

Вертикальную раскопку корней производили до глубины проникновения их в почво-грунт. Распределение в почве корней древесных пород и растений других ярусов, а также их запас определяли методом монолитов в модификации А. Я. Орлова [12] с некоторыми дополнениями применительно к объектам исследо-

вания. На каждой площадке было заложено 12—15 монолитов размером 15×15 см на глубину проникновения корней. После тщательной выборки и осторожной отмывки на почвенных ситах корни каждой древесной породы сортировали по диаметру на три фракции: корни диаметром менее 1 мм, 1—3 мм и более 3 мм.

Определение массы надземной части растений производили по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова [10]. Абсолютно-сухой вес образцов получали путем высушивания их при температуре 105° С до постоянного веса.

В лиственничнике ольховом голубично-брусничном зеленомошном (пр. пл. 1) особенности горизонтального и вертикального строения корневых систем изучены у 10 лиственниц в возрасте

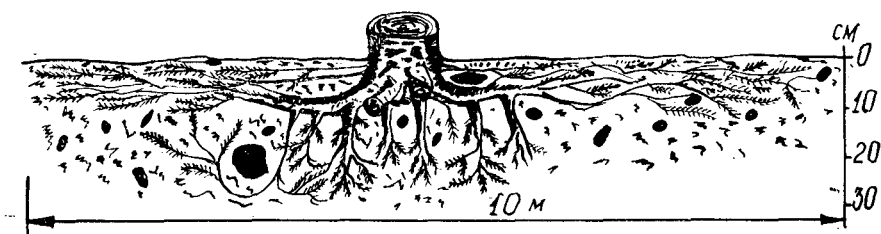


Рис. 2. Вертикальная проекция корневой системы лиственницы Гмелина на пр. пл. 1

150—160 лет. В исследуемых условиях корни лиственницы Гмелина представляют собой систему пяти—шести, а иногда восьми—десяти и более хорошо развитых горизонтальных корней первого порядка, образующих в верхних горизонтах почвы густую сеть скелетных, проводящих и всасывающих корней. Корни горизонтальной ориентации вблизи ствола располагаются на глубине 30—35 (40) см, гранича непосредственно с холодным экраном многолетней мерзлоты, а затем на расстоянии 1—1,5 м от ствола поднимаются ближе к поверхности почвы. Горизонтальные корни более высоких порядков и расположенные на них всасывающие корни густо пронизывают самые верхние слои почвы (см. рис. 1) и лесной подстилки (0—10 см). У 150—160-летних лиственниц в рассматриваемых условиях длина горизонтальных корней первого порядка достигает 6—7 м, а иногда 10 м и более. Основная же масса корней лиственниц размещается в почве на глубине 0—15 см и в радиусе не более 3,5—4,0 м от ствола (рис. 2). Площадь, занимаемая корневой системой одного дерева лиственницы Гмелина, в лиственничнике зеленомошном (пр. пл. 1) составляет в среднем 20 м², что в 2,5—3 раза превышает площадь проекции кроны.

Наблюдения за ходом роста корней лиственницы Гмелина на пр. пл. 1 показали, что среднесуточный линейный прирост основных ростовых корней составляет 2,2—3 мм, а в период интенсивного роста у отдельных особей — 7—8 мм. Первыми в рост трогаются корни, расположенные в верхних (0—5 см) горизонтах почвы на микроповышениях, где наблюдается наиболее интенсивное оттаивание (см. табл. 1) и прогревание почвы в начале вегетационного периода. По мере оттаивания и прогревания более глубоких горизонтов почвы трогаются в рост находящиеся там корни. Нами были изучены также структурные особенности корней последующих порядков ветвления, наиболее активных в физиологическом отношении. Удалось установить, что на ростовых корнях лиственницы Гмелина в среднем через 3—5 мм располагаются корни предпоследнего порядка ветвления, средняя длина которых достигает 11—12 мм, средний диаметр 0,4—0,45 мм. На этих корнях через 2,5—3,0 мм формируются сосущие корешки (средний диаметр 0,25—0,30 мм, средняя длина 2,1—2,2 мм).

Анализ вертикального строения корневых систем лиственницы Гмелина на пр. пл. 1 показывает, что стержневой корень в большинстве случаев не выражен (см. рис. 2). От основных горизонтальных корней отходит вертикально вниз целый ряд хорошо развитых якорных корней. Они формируются на расстоянии до 1,5 м от ствола и далее встречаются редко. Якорные корни имеют довольно большой сбеж, в нижней своей части распадаются на несколько коротких хорошо разветвленных корней и проникают на глубину 35—40 см, нередко уходя в мерзлые горизонты почвы.

Иногда от скелетных горизонтальных корней отходят вертикально вниз на глубину 25—30 см более тонкие корни, достигая мерзлоты и даже уходя в нее. Часто такие корни на глубине ветвятся на два—три корня меньшего диаметра, которые распространяются в горизонтальном направлении и затем постепенно поднимаются к поверхности почвы.

Важная биологическая особенность лиственницы Гмелина в рассматриваемых условиях — способность образовывать придаточные корни. Так, у обследованных особей лиственницы было обнаружено большое число придаточных корней, отходящих от стволов в горизонтальном направлении и располагающихся над основными скелетными корнями в самых верхних горизонтах почвы на глубине 1—5 см. Диаметр этих корней в большинстве случаев не превышает 1—1,5 см, длина 2,5—3,0 м, хотя нередко корни могут распространяться на 5 м и более. Придаточные корни имеют небольшой сбеж (0,05—0,1 мм на 1 м длины корня); на расстоянии 1—1,5 м от ствола они ветвятся на два—три корня несколько меньшего диаметра. Отличительной чертой корней в рассматриваемых условиях является то, что они распростра-

ются почти параллельно поверхности мохового покрова, повторяя все неровности нанорельефа.

В лиственничном лишайниковом редколесье лесного пояса (пр. пл. 2) горизонтальное и вертикальное строение корневых систем исследовано у двух древесных пород — лиственницы Гмелина и березы извилистой. Корневые системы деревьев здесь, как и на предыдущей пробной площади, хорошо развиты, имеют весьма разветвленный характер. Глубина залегания корней (особенно вблизи стволов) не превышает 30—35 см. Основная концентрация корней наблюдается в почве не глубже 15 см. Анализ горизонтального строения корневых систем лиственницы показывает, что зона максимального скопления физиологически активных корней ограничивается радиусом 5—6 м, хотя отдельные корни распространяются на более значительные расстояния (6—8 м), достигая в некоторых случаях 10—12 м. Причем корни, распространяющиеся на относительно большие расстояния от ствола («поисковые корни»), на всем своем протяжении практически не ветвятся, имеют небольшой сбег и лишь в самом конце делятся на два—три меньших по диаметру корня. Для лиственницы в рассматриваемых условиях характерно наличие значительного числа (15—20 шт. на одну особь) придаточных корней, длина которых (по радиусу от ствола) достигает 4—5 (7) м. Последние располагаются более или менее равномерно по всем направлениям вокруг деревьев и идут параллельно основным скелетным корням, но на меньшей глубине. Следует отметить, что размеры фитогенных полей деревьев соответствуют протяженности (по радиусу) придаточных корней.

Так же, как и в лиственничнике зеленомошном, здесь для корневых систем деревьев характерно наличие якорных корней, которые располагаются преимущественно в зоне, ограниченной радиусом 1—1,5 м. Средняя площадь питания у лиственницы Гмелина на пр. пл. 2 значительно возрастает по сравнению с предыдущим участком (пр. пл. 1), достигая 50 м².

В лиственничной осоково-голубичной лишайниковой редине (пр. пл. 3) наблюдается сплошное нагромождение крупных и мелких камней. Уже на глубине 8—10 см находится плотный горизонт, образованный скальной породой. Архитектоника этого горизонта характеризуется отсутствием монолитности, что проявляется в наличии трещин, щелей, ходов старых сгнивших корней древесных растений. Такие условия оказывают существенное влияние на формирование корней вертикальной ориентации. Корни лиственницы Гмелина, доходя до скальной породы, меняют направление своего роста с вертикального на горизонтальное, распространяясь часто на значительные расстояния (12—15 м от ствола), в связи с чем корневая система одного дерева в этих условиях занимает часто огромную площадь — 70—75 м² [21]. Однако основная масса корней сосредоточена на небольшом (до

3 м) удалении от дерева, что обуславливает и гораздо меньшую (2—3 м), чем в редколесьях, протяженность по радиусу фитогенных полей лиственницы [3].

Вертикальные ответвления от горизонтальных корней (якорные корни) иногда проникают на глубину до 45 см, используя трещины и щели в скальной породе и образуя в них густую сеть разветвлений, а в ходах старых сгнивших корней — жгуты плотно прижатых друг к другу, иногда переплетенных между собой корней. Стержневой корень у обследованных лиственниц не выражен.

Нами была произведена раскопка корневых систем лиственниц, произрастающих выше границы леса (на высоте 570—580 м н. у. м.) среди участков кассиоповой и дриадово-кассиоповой щебнистой тундры на северных склонах крутизной 25—30° (пр. пл. 4). Лиственницы здесь расположены на расстоянии 50 м и более друг от друга и приурочены главным образом к ложбинам временных водотоков, где накапливается небольшой (мощность 3—5 см) слой мелкозема и тем самым создаются относительно благоприятные условия для роста корней. В этих условиях у лиственницы Гмелина формируется, в большинстве случаев, два крупных скелетных корня, простирающихся в противоположных направлениях (рис. 3). Они располагаются на глубине 3—6 (10) см и распространяются на расстояние до 5 м. Лишь редкие корни диаметром 0,5—1,0 см ориентированы поперек склона и отходят от ствола на расстояние 1,5—2,0 м. Площадь питания одной особи лиственницы не превышает 10—12 м² [21]. Размеры фитогенных полей лиственницы в этих условиях ограничиваются малым подкроновым пространством (если форма роста ее — стланник или полустланник) или даже узкой полосой вокруг стволов (если форма роста — искривленное дерево) [3].

Объем почвенного пространства, благоприятного для жизнедеятельности корней древесных растений, на пр. пл. 4 ограничен. Лиственница реагирует на это увеличением числа физиологически активных корневых окончаний. Так, например, нами было установлено, что на ростовых корнях в среднем через 1,2—1,3 мм (в два—три раза гуще, чем в лиственничнике зеленомошном) формируются корни предпоследнего порядка ветвления (средняя длина — 12—13 мм, средний диаметр — 0,5—0,6 мм). На этих корнях размещаются через 1,2—1,5 мм (в 2—2,5 раза чаще, чем на пр. пл. 1) сосущие корешки (средний диаметр 0,3—0,5 мм, средняя длина 2,8—3,0 мм).

Исследования вертикального строения корневой системы лиственницы в данных условиях показали, что у деревьев формируется мощный стержневой корень, уходящий на глубину 45—50 см. Любопытно, что наряду с хорошо развитым стержневым корнем у лиственницы есть якорные корни, расположенные вблизи от ствола и имеющие короткие боковые ответвления,

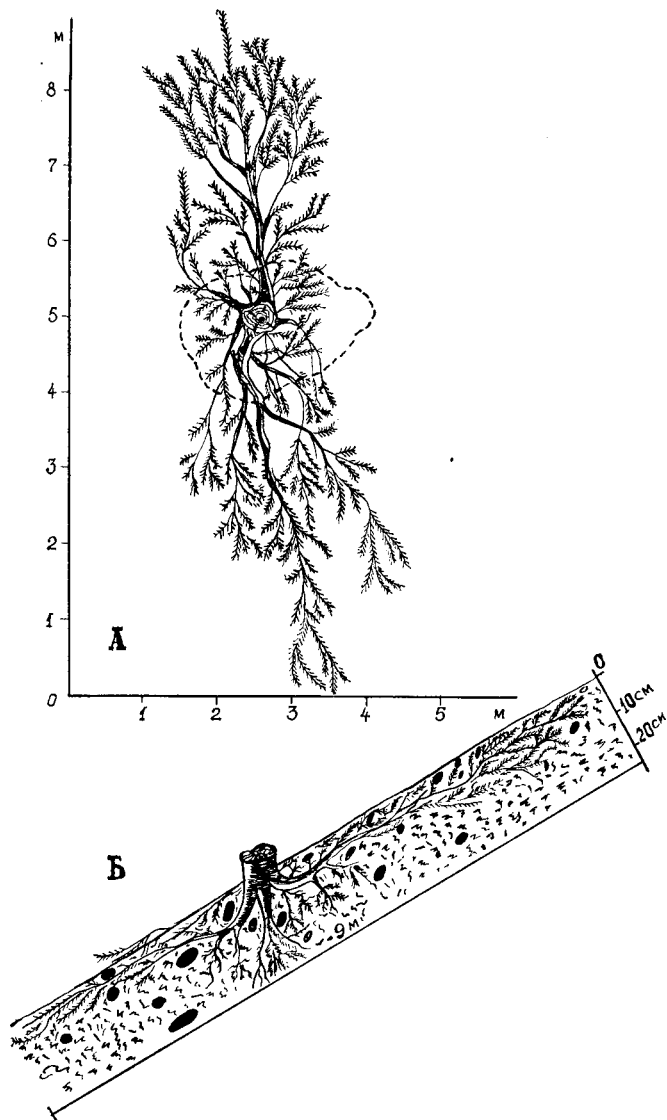


Рис. 3. Горизонтальная (А) и вертикальная (Б) проекции корневой системы лишайницы Гмелина в дриадово-кассиоповой щебнистой лишайниковой тундре (пр. пл. 4)

которые размещаются большей частью на глубине 10—20 см и оканчиваются пучками сосущих корешков (см. рис. 3).

Наряду с лиственницей Гмелина одним из ведущих компонентов лесных экологических систем в Пutorане является береза извилистая (*Betula tortuosa*). Леса и редколесья, сформированные этой древесной породой, занимают значительные площади на западе и северо-западе плато. Обычно полоса березовых редколесий



Рис. 4. Березовое багульниково-шикшево-бруснично-голубичное лишайниковое редколесье (пр. пл. 5). Общий вид корневых систем

располагается на высоте от 340—360 до 400—440 м н.у.м. Ширина ее значительно колеблется в зависимости от экспозиции склонов. Березовые редколесья занимают большие площади и в виде отдельных фрагментов в интервале высот от 80—90 до 130—160 м н.у.м. Следует отметить, что в качестве содоминанта береза извилистая участвует в формировании древесного яруса практически на всем протяжении лесного пояса до самой верхней его границы. В связи с этим интересно было выяснить строение ее корневой системы. Исследование корневых систем березы извилистой мы проводили на двух пробных площадях — в лиственничном бруснично-голубичном лишайниковом редколесье (пр. пл. 2), где эта

древесная порода принимает значительное участие в сложении древесного яруса, и в березовом багульниково-бруснично-голубичном лишайниковом редколесье лесного пояса (пр. пл. 5). Наши исследования показали, что береза извилистая так же, как и лиственница Гмелина, формирует ярко выраженную поверхностную корневую систему. Поверхностные горизонтальные корни этой древесной породы образуют густую переплетенную сеть (рис. 4).

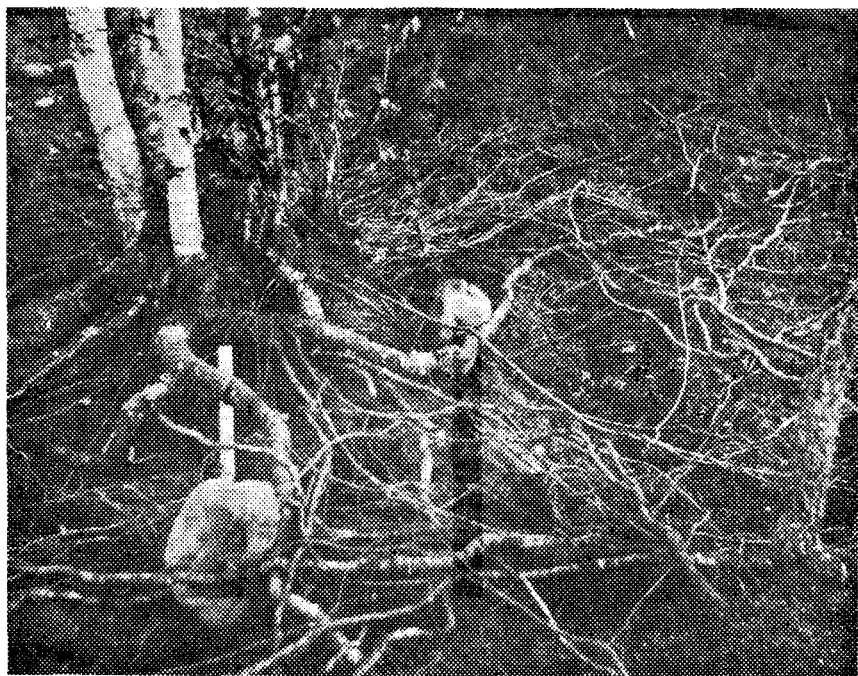


Рис. 5. Особенности строения скелетной части корневой системы березы извилистой (пр. пл. 2)

Вблизи ствола они располагаются у поверхности почвы (рис. 5), а с удалением от него некоторые толстые горизонтальные корни погружаются на глубину 25—30 см, а затем снова поднимаются к поверхности почвы в гумусовый горизонт, где ветвятся на большое количество тонких (0,5—1,0 мм) корней. Корни березы, как правило, размещены выше корней лиственницы.

Береза извилистая на обоих обследованных нами участках формирует массу относительно мелких (диаметр 0,5—1,5 см) придаточных корней (40—50 шт.), размещающихся в верхней части гумусового горизонта почвы. Длина этих корней 2—2,5 м. В результате постоянного процесса обновления корней березы в верх-

нем слое почвы образуется густой войлок из корней, препятствующий нормальному росту и развитию растений нижних ярусов.

Основные скелетные корни березы извилистой распространяются на расстояние 6—7 м (нередко 8—10 м) от ствола. Стержневые корни у обследованных берез развиты слабо или вовсе отсутствуют. От наиболее толстых горизонтальных корней отходит вертикально вниз целый ряд хорошо развитых якорных корней, которые и обеспечивают устойчивость дереву. Якорные корни располагаются обычно вблизи ствола и редко встречаются дальше одного метра от него.

Сравнивая структурные особенности и размещение в почве корней лиственницы Гмелина и березы извилистой, произрастающих совместно, нетрудно заметить, что корневая система березы более мобильна, занимает больший объем в поверхностной части почвенного профиля и тем самым резко сокращает возможность развития корней лиственницы, а также растений других ярусов.

Количественный учет корней во всех исследованных нами поясах растительности показал, что наиболее насыщенными корнями древесных и травянистых растений (90—95%) являются верхние горизонты почвы (10—15 см). Глубокое проникновение корней затруднено наличием в нижних горизонтах почвы мерзлоты, а также большого количества мелких и крупных камней.

При исследовании лесных фитоценозов большой интерес представляют также данные о запасах корней растений в продуктивных горизонтах почвы. По мере продвижения к верхней границе леса (с ухудшением почвенно-экологических условий) наблюдается уменьшение фитомассы корней как древесных растений, так и растений травяно-кустарничкового яруса (табл. 2). Интересным, на наш взгляд, кажется и соотношение запаса корней разных видов растений. Так, например, в лиственничнике (пр. пл. 1) корни лиственницы Гмелина и ольхи составляют 85,7%, а корни травянистых растений лишь 14,3%. Хорошо развитая корневая система древесных пород, приуроченность ее к верхним горизонтам почвы и относительно высокая сомкнутость древесно-кустарничкового яруса на пр. пл. 1 в значительной мере препятствуют нормальному росту и развитию подроста лиственницы и травянистых растений. По мере продвижения к верхней границе леса соотношение массы корней древесных и травянистых растений существенно изменяется (табл. 2) в пользу корней растений нижних ярусов. Это свидетельствует о том, что эдификаторная роль древесных пород, в частности лиственницы Гмелина, с ухудшением почвенно-экологических условий ослабевает.

Определение фитомассы некоторых модельных деревьев позволило установить, что с ухудшением почвенно-экологических условий (по мере продвижения к верхней границе леса) возрастает доля корневых систем древесных растений. Так, корни лиственни-

Соотношение массы корней растений в разных высотных поясах
на северо-западе плато Путорана, $\frac{\text{т/га абс.-сух. вещ.}}{\%}$

Видовая принадлежность корней	Северотаежный лиственный	Лиственный редколесье лесного пояса	Березовое редколесье лесного пояса	Лиственная редина подгольцового пояса
<i>Larix gmelinii</i>	$\frac{11,56}{58,2}$	$\frac{1,06}{27,3}$	$\frac{3,14}{46,8}$	$\frac{0,47}{21,0}$
<i>Betula tortuosa</i>	—	$\frac{0,68}{17,5}$	$\frac{3,55}{52,9}$	—
<i>Duschekia fruticosa</i>	$\frac{5,45}{27,5}$	—	—	$\frac{0,32}{14,3}$
Растения травяно-кустарничкового яруса	$\frac{2,84}{14,3}$	$\frac{2,14}{55,2}$	$\frac{0,019}{0,30}$	$\frac{1,45}{64,7}$
Итого	$\frac{19,85}{100,0}$	$\frac{3,88}{100,0}$	$\frac{6,71}{100,0}$	$\frac{2,24}{100,0}$

цы в нижней части лесного пояса составляют 23,7%, в редколесье — 25,1%, а в редины подгольцового пояса и в тундре (выше границы леса), где еще встречаются одиночные деревья, — 32,2% от общей их фитомассы. Это свидетельствует о том, что растения в поисках пищевых ресурсов, а также доступных экологических ниш почвы вынуждены формировать довольно мощную корневую систему и что ценотическое воздействие растений древесного яруса на растения нижних ярусов осуществляется в лесах через надземную и подземную сферы, а в редколесьях, особенно в рединах, — главным образом через корневые системы. Несмотря на это, однако, абсолютное уменьшение подземной части древесного яруса в редколесьях и редины приводит к ослаблению его ценотического влияния на другие ярусы в растительных группировках подгольцового и гольцового поясов растительности.

Полученные данные по изучению особенностей строения корневых систем древесных пород в горных условиях Крайнего Севера позволяют сделать некоторые предварительные выводы:

1. В почвенных горизонтах небольшой мощности, подстилаемых вечной мерзлотой или корнениепроницаемыми породами, корневая система у древесных растений принимает вполне определенно выраженный поверхностный характер.

2. Одним из важных адаптационных признаков у древесных пород в экстремальных условиях окружающей среды на северном пределе распространения лесов является способность их образо-

вызвать придаточные корни. Очевидно, что растения, обладающие хорошо развитой сетью придаточных корней, являются более устойчивыми к неблагоприятным факторам почвенной среды и более конкурентоспособными по отношению к тем особям или видам, у которых таких корней нет или они слабо развиты.

3. С ухудшением почвенно-экологических условий (по мере продвижения к верхней границе леса) у древесных растений, в частности у лиственницы Гмелина, возрастает доля корневых систем в общей фитомассе, увеличивается площадь питания деревьев.

4. Удивительная пластичность корневых систем, способность их адаптироваться к комплексу неблагоприятных условий является характерной особенностью исследованных нами древесных пород.

В заключение необходимо отметить, что исследования корневых систем растений в условиях вечной мерзлоты должны проводиться с учетом всех главнейших и подчиненных экологических факторов. Без этого невозможно представить подлинную картину распределения корневых систем растений и тем самым приблизиться к раскрытию существа физиологических процессов, протекающих в растениях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аболин Р. И. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Виллюйской равнины. Л., 1929. 372 с. (Тр. комис. по изучению ЯАССР; Вып. 10).
2. Воробьева Т. И. Некоторые данные по формированию корневой системы березы пушистой, березы бородавчатой, березы извилистой и березы карликовой в процессе индивидуального развития.—Бюл. МОИП. Отд. биол., 1959, т. 64, вып. 3, с. 63—73.
3. Демьянов В. А. Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр).—Ботан. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 926—938.
4. Демьянов В. А. Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина в растительных сообществах горных поясов на северо-западе плато Путорана.—В кн.: VIII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий»: Тез. докл. II. Растительность высокогорий (закономерности распределения, классификация, структура, продуктивность). Свердловск: Наука, 1982.
5. Дохунаев В. Н. Об эколого-морфологических особенностях корневых систем некоторых растений центральной Якутии.—Учен. зап./Якут. гос. ун-т. Сер. биол. и хим. наук, 1962, вып. 12, с. 5—35.
6. Игнатьенко И. В., Кнорре А. В., Ловелиус Н. В., Норин Б. Н. Запасы фитомассы в типичных растительных сообществах лесного массива «Ары-Мас».—Экология, 1973, № 3, с. 36—44.
7. Канделаки А. А. Формирование древесины лиственницы на Таймыре.—Лесоведение, 1979, № 6, с. 64—69.
8. Канделаки А. А., Демьянов В. А. Динамика формирования годичных колец у древесных растений в горах Путорана.—Лесоведение, 1982, № 5, с. 46—49.

9. Коровин А. И., Дохунаев В. Н. Некоторые данные о проникновении в почву корневых систем дикой и культурной растительности в районе г. Якутска.— Учен. зап./Якут. пед. и учит. ин-т., 1954, вып. 3, с. 93—111.
10. Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. Л.: Наука, 1967. 95 с.
11. Норин Б. Н. О синузальном сложении растительного покрова лесотундры.— Ботан. журн., 1965, т. 50, № 6, с. 745—764.
12. Орлов А. Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы.— Лесоведение, 1967, № 1, с. 64—70.
13. Павлов Б. С. Геокриологические особенности Норильского района.— В кн.: VII Междувед. совещ. по мерзлотоведению. Материалы по общ. мерзлотоведению. М.: Геолиздат, 1959, с. 103—110.
14. Пармузин Ю. П. Средняя Сибирь: Очерк природы. М.: Мысль, 1964. 310 с.
15. Пармузин Ю. П. Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин.— В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975, с. 64—97. (Тр./Лимнол. ин-т СО АН СССР; Т. 20).
16. Попов Е. А., Пармузин Ю. П. Водный режим рек и озер Норильского района.— В кн.: Путоранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975, с. 32—56. (Тр./Лимнол. ин-т СО АН СССР; Т. 20).
17. Сукачев В. Н. Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского нац. округа Якутской области (фитосоциол. очерк).— Тр./Амурск. эксп., 1912, вып. 16. Ботан. исслед., 1910 г., т. I, с. 1—286.
18. Тыртыков А. П. Рост корней деревьев в длину на северном пределе лесов.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1954, т. 59, вып. 1, с. 71—82.
19. Уткин А. И. Некоторые особенности распространения корневых систем древесных пород в холодных почвах.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1958, вып. 9, с. 64—71.
20. Ярмишко В. Т. Структура и запасы корневых систем в лесных фитоценозах горных поясов плато Путорана.— В кн.: VIII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий»: Тез. докл. II. Растительность высокогорий (закономерности распределения, классификация, структура, продуктивность). Свердловск: Наука, 1982.
21. Ярмишко В. Т., Демьянов В. А. Особенности строения корневых систем лиственницы на северо-западе гор Путорана (Средняя Сибирь).— В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древесных растений к экстрем. условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 154—155.

Г. И. Гирс, В. Г. Суховолькис

АДАПТАЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОСЛЕ ТЕПЛООВОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

В жизни лесных биогеоценозов существенное значение имеет пирологический фактор, отрицательно влияющий на продуктивность и устойчивость насаждений. Повреждение древостоев и послепожарный отпад деревьев обусловлены, с одной стороны, интенсивностью горения, а с другой — степенью выносливости деревьев. При этом возможность репарации теплового повреждения, полученного деревом при пожаре, зависит от глубины и об-

ратимости нарушения физиологических функций в живых тканях ствола и кроны. С этих позиций, при изучении тепловых повреждений кроны в первую очередь необходимо знать уровень термостойчивости основной функции листьев — фотосинтеза. Изучение изменений фотосинтетической активности листьев под влиянием тепловых воздействий представляет как теоретический интерес — получение информации о реакции биологической системы в ответ на стрессовое воздействие, так и практический — определение степени ослабления дерева во время пожара и в процессе репарации повреждений.

Степень повреждения физиологических функций растения зависит от интенсивности и длительности воздействия, т. е. от дозы воздействия. Известно, что при интенсивном воздействии любого повреждающего агента, препятствующего развитию адаптивных реакций, между дозой и повреждающим эффектом имеет место простое соотношение: увеличение дозы в определенное число раз адекватно усиливает повреждение клеток и их функций [1].

Поскольку фотосинтез относится к термолабильным процессам, подавляемым при относительно невысоких температурах, ему свойственна высокая способность к репарации в определенных температурных пределах [2]. Большое значение при этом имеет длительность нагрева, так как увеличение времени действия снижает температурный порог необратимого повреждения функции [2, 6]. Поэтому при изучении реакции фотосинтетического аппарата на тепловое воздействие важно установить дозу повреждения, зная время и температуру прогрева. Ясно, что доза повреждения будет некоторой функцией от температуры и времени прогрева, однако конкретный вид этой функции неизвестен, что не позволяет определять по известным параметрам температуры и времени прогрева ответную реакцию фотосинтетического аппарата. Знание же этой зависимости даст возможность прогнозировать степень изменения нормального хода физиологических процессов в кроне деревьев по исходным параметрам горения.

Целью настоящей работы явилось изучение реакции фотосинтетического аппарата хвои сосны обыкновенной на действие высоких температур, выяснение зависимости степени теплового повреждения от времени и температуры прогрева и поиск функции, характеризующей дозу повреждения через величины температуры и времени прогрева хвои.

Методика

Поскольку предварительными опытами было установлено, что фотосинтез хвои на срезанных ветках падает в течение первых же 3—4 ч. [3], наблюдения за тепловыми повреждениями фотосинте-

за и его репарацией проводились на однолетней хвое 6—8-летнего подростка сосны обыкновенной, растущего в естественных условиях. Надземная часть дерева, упакованная в полиэтиленовый пакет, прогревалась в горячей воде (методика изложена ранее [3]).

Фотосинтез определялся на инфракрасном газоанализаторе ОА-5501 при оптимальном для хвои сосны сочетании температуры и освещенности — 22°С и 40 тыс. лк [4] — и рассчитывался в мг СО₂/г сырого веса хвои в час. Степень подавления фотосинтеза определялась относительно исходной активности ассимиляции, замеренной до прогрева. Все измеренные величины — видимый фотосинтез без учета светового и темнового дыхания.

Результаты и обсуждение

Динамика фотосинтетической активности хвои (Φ_t) после прогрева независимо от исходной интенсивности фотосинтеза (Φ_0), замеренной непосредственно перед прогревом, времени (τ) и температуры (Т) прогрева имеет сходный характер (табл. 1).

Таблица 1

Динамика фотосинтетической активности хвои после прогрева
(мг СО₂/г сырого веса хвои в час)

№ дерева	Т°С	τ мин.	t				Φ_0
			τ	2 ч.	3 ч.	24 ч.	
2	42	10	0,60	0,54	—	0,54	0,66
7	44	15	0,21	0,24	—	0,48	0,96
9	46,5	5	0,30	0,75	1,05	1,35	1,80
12	42	30	—0,24	0,36	—	0,60	0,54
17	48	5	1,65	0,45	0,45	1,50	3,15
18	48	10	—0,45	—0,30	—	—0,12	1,98
19	50	15	—0,48	—0,12	—	—0,36	0,96
23	50,5	5	—0,15	—0,15	—0,15	0,30	2,25

Примечание. Знак «—» означает выделение СО₂; t — интервал времени, через который делаются замеры.

Сразу же после теплового повреждения наблюдается уменьшение фотосинтетической активности вплоть до полного ее подавления (см. табл. 1). В течение 24 ч. у ряда деревьев, относительно слабо поврежденных, наблюдается восстановление интенсивности фотосинтеза до величин, близких к исходным.

У деревьев, подвергшихся значительному прогреву в течение длительного времени, процесс восстановления идет медленнее или вовсе не происходит.

Введем количественные характеристики, отражающие реакцию фотосинтетического аппарата дерева на прогревание.

Будем понимать под эффектом воздействия величину E .

$$E = \frac{1}{t_0} \int_0^{t_0} |\Phi(t) - \Phi_0| dt, \quad (1)$$

где $[0, t_0]$ — время наблюдения за активностью фотосинтеза начиная с момента начала прогрева, принимаемого за начало отсчета;

$\Phi(t)$ — интенсивность фотосинтеза в момент времени t ($0 \leq t \leq t_0$); $\Phi_0 = \Phi(t=0)$ — исходное значение интенсивности фотосинтеза, замеренное непосредственно перед началом прогрева.

Графически интеграл в выражении (1) представляет собой площадь фигуры, ограниченной прямыми $t=0$, $t=t_0$, $\Phi=\Phi_0$ и кривой $\Phi=\Phi(t)$. Величина E является средним значением абсолютной величины разности между начальной интенсивностью фотосинтеза и его интенсивностью после прогревания.

Так как аналитический вид функции $\Phi(t)$ неизвестен, значения интеграла (1) определялись графически по экспериментальным кривым изменения интенсивности фотосинтеза после прогрева.

В табл. 2 приведены значения эффекта воздействия (E) для ряда исследованных деревьев. Время наблюдения во всех случаях составляло 24 ч., т. е. изучалась ранняя реакция ассимиляционного аппарата на тепловое воздействие. Величины эффекта воздействия (E) для деревьев с близкими значениями температуры и времени прогрева могут значительно различаться в зависимости от начальной интенсивности фотосинтеза (Φ_0). Однако в целом величина эффекта воздействия (E) увеличивается при возрастании температуры и времени воздействия.

Рассмотрим величину $D = \frac{E}{\Phi_0}$, представляющую собой отношение эффекта воздействия к исходной интенсивности фотосинтеза. Величина D может рассматриваться как нормированный показатель ответной реакции фотосинтетического аппарата дерева на прогревание. Будем называть величину D нормированным эффектом воздействия.

Представляет интерес изучение связи величины нормированного эффекта воздействия (D) с температурой (T) и временем прогрева (τ).

Для фиксированной температуры прогрева (T_0) зависимость между D и $\lg \tau$ хорошо описывается линейным уравнением (коэф-

Эффект теплового воздействия
на фотосинтетическую активность хвои сосны

№ дерева	T°C	τ мин.	Φ_0	E	$D = \frac{E}{\Phi_0}$
2	42	10	0,66	0,12	0,18
4	42	20	2,40	2,20	0,92
7	44	15	0,96	0,61	0,64
9	46,5	5	1,80	0,67	0,37
10	46	10	2,25	0,64	0,28
12	42	30	0,54	0,12	0,22
14	46	15	3,12	3,09	0,99
15	46	20	1,50	2,16	1,44
17	48	5	3,15	2,19	0,70
18	48	10	1,98	2,20	1,11
19	48	15	0,96	1,20	1,25
20	48,5	5	3,45	3,47	1,01
22	50	10	1,32	1,44	1,09
23	50,5	5	2,25	2,30	1,02
25	50	15	0,96	1,28	1,33
26	52	5	1,80	2,35	1,31

коэффициенты корреляции не ниже 0,97). Точно так же линейное уравнение хорошо описывает связь между величинами D и $\lg T$ (коэффициенты корреляции не ниже 0,96) при фиксированных значениях времени прогрева τ_0 .

Можно записать следующие регрессионные уравнения:

$$D(\tau_0) = A(\tau_0) + B(\tau_0) \lg T, \quad (2)$$

$$D(T_0) = K(T_0) + P(T_0) \lg \tau, \quad (3)$$

где параметры A и B в (2) зависят от времени прогрева, а параметры K и P в (3) — от температуры прогрева (T_0).

Таким образом, если рассматривать функцию $D(\lg T, \lg \tau)$, определенную в трехмерном пространстве $\{D, \lg T, \lg \tau\}$, то уравнения (2) и (3) характеризуют вид функции $D(\lg T, \lg \tau)$ в плоскостях $\{D, \lg T\}$ и $\{D, \lg \tau\}$.

Параметры A, B, K, P могут быть вычислены по данным, представленным в табл. 2, с использованием стандартных методов

нахождения коэффициентов линейных регрессионных уравнений [5].

В табл. 3 приведены значения параметров уравнений (2) и (3) для ряда величин T_0 и τ_0 .

Таблица 3

Связь нормированного эффекта воздействия
с температурой и временем прогрева

$T_0, ^\circ\text{C}$	K	P	τ_K мин.	τ_0 мин.	A	B	$^\circ\text{C}$
42	-2,31	2,52	8,2	5	-22,33	13,69	42,6
46	-0,81	1,64	3,1	10	-22,84	14,08	41,8
48	-0,10	1,16	1,2	15	-13,57	8,77	35,1

Из уравнений (2) и (3) следует, что величины $\frac{A}{B}$ и $\frac{K}{P}$ дают значения соответственно $\lg T$ и $\lg \tau$, при которых $D=0$. Тогда величины критической температуры $T_K=10^{A/B}$ и критического времени прогрева $\tau_K=10^{-K/P}$ дадут значения температуры и времени прогрева, при которых нормированный эффект (D) равен нулю при фиксированных значениях T_0 и τ_0 . Это означает, что воздействие в течение τ_0 минут при температурах прогрева, меньших либо равных T_K , и воздействие при температуре прогрева T_0 в течение времени, меньшего либо равного τ_K , не оказывают влияния на работу фотосинтетического аппарата дерева.

Для каждого уровня температуры прогрева T_0 существует свое значение критического времени прогрева T_0 , и для каждого значения времени прогрева существует свое значение критической температуры τ_K (см. табл. 3). С увеличением T_0 величина τ_K уменьшается, т. е. при большей температуре прогрева требуется меньше времени для того, чтобы эта температура подавляла фотосинтез хвои дерева. Напротив, с увеличением времени прогрева τ_0 для проявления отрицательного влияния температуры на фотосинтез требуется меньшая температура прогрева.

Набор величин $\tau_K(T_0)$ и $T_K(\tau_0)$ дает возможность охарактеризовать граничные значения температуры и времени прогрева, при которых отрицательная реакция фотосинтетического аппарата еще не проявляется. При значениях температуры и времени прогрева выше критических расчет реакции ассимиляционного аппарата на дозированное тепловое воздействие можно вести по уравнениям (2) и (3).

Из определения D вытекает, что

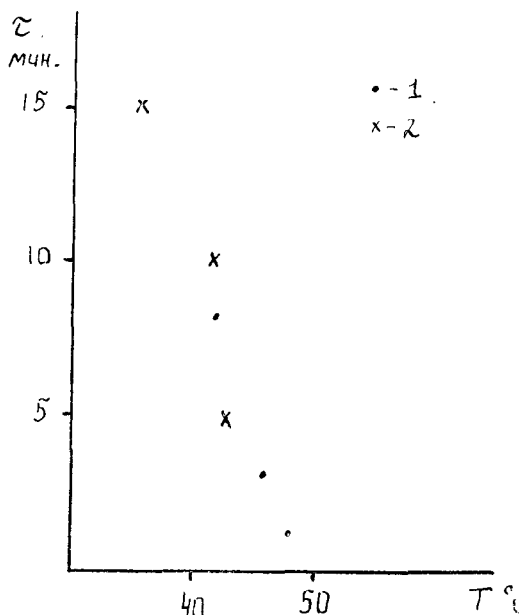
$$E = D\Phi_0. \quad (4)$$

Из уравнения (4) следует, что, определив по параметрам теплового воздействия на дерево T и τ величину D с помощью уравнения (2) и (3), можно, зная исходную интенсивность фотосинтеза Φ_0 , оценить степень воздействия прогрева на фотосинтез. При одних и тех же значениях T и τ (и, следовательно, при одном значении D) величина эффекта воздействия E будет тем больше, чем выше уровень начальной интенсивности фотосинтеза. Таким образом, реакция ассимиляционного аппарата дерева на тепловое воздействие прямо пропорциональна начальной интенсивности фотосинтеза.

На рисунке отражены зависимости критического времени τ_k от уровня температуры прогрева T_0 и критической температуры T_k от времени прогрева τ_0 . Следует ожидать, что должна существовать область температур ΔT , при которой любое повышение времени прогрева не оказывает воздействия на интенсивность фотосинтеза,

т. е. если T_1 — верхняя граница области ΔT , то при $T_0 > T_1$ и $T_0 \rightarrow T_1$ $\tau_k \rightarrow \infty$. Область температур ΔT будет областью температурного оптимума фотосинтеза. На рисунке верхняя граница T_1 оптимума меньше 35°C , что подтверждается прямыми измерениями интенсивности фотосинтеза при различных температурах и освещенности [4].

Аналогично связи между τ_k и T_0 должна существовать такая критическая температура $T_{\min}$, при которой любое увеличение времени прогрева не вызовет появления отрицательной реакции фотосинтетического аппарата, т. е. при $T_k > T_{\min}$ и $T_k \rightarrow T_{\min}$ $\tau_0 \rightarrow \infty$. Из рисунка видно, что $T_{\min} \leq 35^\circ \text{C}$. Очевидно, что $T_{\min}$ дает гра-



Критические параметры теплового воздействия

1 — изменение критического времени прогрева (τ_k) в зависимости от температуры прогрева (T_0); 2 — изменение критической температуры прогрева (T_k) в зависимости от времени прогрева (τ_0)

ничное значение области температурного оптимума фотосинтеза и $T_{\min}=T_0$.

С другой стороны, при увеличении T_0 $\tau_k \rightarrow 0$, а при уменьшении τ_0 T_k будет возрастать и в пределе при $\tau_0=0$ $T_k \rightarrow \infty$. Дальнейшие исследования могут дать более детальную информацию о виде функций $\tau_k=f(T_0)$ и $T_k=F(\tau_0)$.

Представляется, что использование предлагаемых в настоящей работе методов позволит получить сведения как о влиянии температуры и времени прогрева на работу фотосинтетического аппарата дерева, так и о температурных интервалах, характерных для нормального функционирования фотосинтетического аппарата, и о связи параметров, определяющих границы нормального функционирования фотосинтетического аппарата, с экологическими условиями существования деревьев.

Выводы

1. Получены уравнения и введены параметры, описывающие изменение активности фотосинтеза после теплового воздействия различной длительности и интенсивности.

2. Использование полученных уравнений даст возможность охарактеризовать степень повреждения фотосинтетического аппарата по исходным параметрам теплового воздействия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Я. Репарационная способность клеток: Адаптивные изменения устойчивости клеток.— В кн.: Рук-во по цитологии. М.; Л., 1966, т. 2, с. 608—620.

2. Александров В. Я. Проблема авторегуляции в цитологии. II. Репараторная способность клеток.— Цитология, 1964, т. 6, № 2, с. 133—151.

3. Гирс Г. И., Зубарева О. Н. Нарушение фотосинтеза сосны обыкновенной при действии высоких температур.— В кн.: Пробл. лесн. биогеоценологии. Новосибирск, 1980, с. 171—182.

4. Голомазова Г. М. Оптимальные условия фотосинтеза сосны обыкновенной.— В кн.: Физиол.-биохим. механизмы роста хвойных. Новосибирск, 1978, с. 5—12.

5. Кендалл М., Стюарт А. Статистические выводы и связи. М., 1973. 900 с.

6. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. N. Y.; London: Acad. press, 1972. 697 p.

УДК 581.522.4:575.16+630* 18

Адаптации по защите онтогенеза древесных растений. Кулагин Ю. З.

В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 4—20, лит.— 8 назв.

Обсуждаются особенности биоморфы древесных растений, периодизация их онтогенеза и основные способы защиты его слабых фаз, связанных со структурными новообразованиями, а именно, повышение уровня резистентности, усиление защитных покровов, выбор оптимальных сроков для ускоренного органогенеза, уменьшение размеров, многократное дублирование, метамерная изменчивость, усиление регенераций повреждаемых органов, их укрытие в снегу или почве.

УДК 581.522.4 : 630*18

Об иерархии адаптационных процессов в живой природе. Волков А. Д.

В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 20—25, ил.— 1, лит.— 6 назв.

Рассматривается единая классификация адаптационных процессов, в основу которой положен тип организации живых систем, их иерархический уровень, уровень протекающих в живой системе адаптационных процессов, степень их обратимости и характер инициирующих адаптацию факторов. Данная классификация может быть детализирована применительно к любому конкретному исследованию в области адаптации живых систем.

УДК 582.475.16

Микроэволюционные процессы в популяциях сосны обыкновенной. Правдин Л. Ф., Духарев В. А.

В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 26—42, ил.— 4, лит.— 18 назв.

Изучали микроэволюционный процесс в двух популяциях сосны обыкновенной, произрастающей в соседствующих, но резко отличных экологических условиях: сосняке, пушицево-сфагновом и сосняке бруснично-черничном. Установлено, что, несмотря на значительную миграцию генетического материала (семена, пыльца), структура этих популяций существенно отличается по уровню полиморфизма, гетерозиготности и т. д. Экспериментально показано, что отбор является основным микроэволюционным фактором, который формирует генетическую структуру популяции.

УДК 581.522.4 : 582.47

Физиолого-биохимические механизмы адаптации хвойных растений к экстремальным факторам среды. Новичкая Ю. Е.

В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 42—52, ил.— 2, лит.— 23 назв.

Проведенные физиологические, биохимические и электронно-микроскопические исследования позволили установить, что адаптация хвойных растений к осенне-зимнему периоду года определяется подавлением механизмов автотрофности и аэробноза, повышением активности механизмов гетеротрофности и анаэробноза. Изменения в обмене веществ и энергии сопровождаются глубокой перестройкой ультраструктурной организации клеток мезофилла хвои. Они приобретают черты, характерные для животной клетки.

Ритмологические и параметрические аспекты адаптации растений к конкретным условиям среды. Кайбиянен Л. К. В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 53—65, ил.— 5, лит.— 35 назв.

На основе информации, полученной автоматическими методами регистрации физиологических процессов (CO_2 -газообмена, водного обмена, роста) и факторов внешней среды, исследованы временной и параметрический аспекты адаптации сосны *Pinus silvestris* к условиям северной тайги. Оценка зоны «плавления» акрофаз ритмов, автокорреляционный и Фурье анализы полученных временных рядов выявили достаточно высокую стабильность фазовой архитектуры циркадной системы растения.

Установлены пределы значений факторов внешней среды, при которых происходит оптимальная реализация физиологических процессов. CO_2 -газообмен достигает максимума при освещенности (I) 250—450 Вт/м² (40% от максимальной дневной) и температурах воздуха (t) — 13—16°С. Процессы водного обмена оптимальны при I=500—600 Вт/м², t=16—20°С и влажности воздуха 40—60%. Температура среды недостаточна для максимально возможного прироста. Нижние температурные границы воздуха, при которых процессы начинаются, составляют для фотосинтеза от —5° до —6°С, для водного обмена —3°С, для роста +2, +3°С.

Сдвиги приведенных величин в область низких значений можно считать адаптивными в общей стратегии приспособления сосны к условиям Севера.

Полученные характеристики представляют интерес как критерии, позволяющие количественно оценить уровень приспособления растений при их произрастании в разных географических зонах и сравнить приспособительные возможности у разных видов к условиям определенного региона.

УДК 581.522.4 : 581.4

Адаптивные черты вторичного проводящего цилиндра древесных растений. Ермаков В. И., Барильская Л. А., Ветчинникова Л. В. В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 66—78, ил.— 3, лит.— 16 назв.

Приведены результаты исследований пространственной структуры тканей коры липы, черемухи, осины и смородины. Обосновывается гипотеза о сетчатой архитектонике вторичного проводящего цилиндра. Высказано предположение об относительной автономности лучевых инициалей в системе камбия.

УДК 581.522.4 : 582.475.2

Эколого-генетические адаптации ели в условиях Севера. Щербаков Н. М., Щербакова М. А. В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 78—89, ил.— 2, лит.— 18 назв.

Комплексное изучение ельников Карелии и Мурманской области позволило выявить закономерности формирования высокопродуктивных популяций данного вида. Установлено, что продуктивность таких насаждений связана не столько с особенностями условий местопроизрастания, сколько с их генетической структурой. Показано формирование структуры популяций ели, ее биометрическая и хозяйственная продуктивность с точки зрения адаптивной нормы реакции различных форм ели на условия внешней среды.

Природа устойчивости растений к промышленным эксгалатам. Тара-
брин В. П. В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям
среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 90—97, лит.—
31 назв.

Исходя из эколого-эволюционной оценки влияния промышленных эксгалатов, предполагается, что устойчивость растений в условиях индустриальной среды определяется, в первую очередь, их способностью использовать уже действующие многообразные и сложные механизмы адаптации к экстремальным факторам среды. Значительная роль отводится постадаптациям и несколько меньшая — преадаптациям.

На основе общего принципа адаптации растений к стрессам рассматриваются пути повышения устойчивости и приспособления растений к промышленным эксгалатам.

УДК 581.522.4 : 630*181.28

Популяционные основы адаптивной изменчивости древесных растений при интродукции. Некрасов В. И. В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 97—100, лит.— 8 назв.

На основе экспериментальных данных по испытанию нескольких поколений интродуцированных древесных видов сделана попытка объяснить «механизмы» адаптации интродуцентов к новым условиям при географической изоляции. Определена роль естественного и искусственного отборов в процессе формирования интродукционной популяции. Даны примеры повышения стойкости некоторых интродуцентов при смене поколений.

УДК 630*164.3

Особенности строения корневых систем древесных пород в горах Крайнего Севера. Ярмишко В. Т., Демьянов В. А. В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 100—117, ил.— 5, лит.— 21 назв.

В условиях вечной мерзлоты на каменистых почвах изучены особенности строения и структуры корневых систем древесных пород (лиственницы Гмелина и березы извилистой). Определены площади питания древесных пород в высотных поясах растительности, установлены изменения соотношения фитомассы корневых систем древесных пород с общей их фитомассой по мере продвижения к верхней границе леса.

УДК 581.522.4+630*161.32 : 582.475.036

Адаптационные изменения фотосинтеза сосны обыкновенной после теплового воздействия. Гирс Г. И., Суховольский В. Г. В сб.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1984, с. 117—124, ил.— 1, лит.— 6 назв.

На основе экспериментального материала о подавлении и реактивации фотосинтеза хвои сосны обыкновенной после действия повышенных температур получены уравнения, описывающие изменение интенсивности фотосинтеза с учетом дозы воздействия. Уравнения позволяют охарактеризовать степень повреждения фотосинтеза по исходным параметрам теплового воздействия.

АДАПТАЦИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

*Утверждено к печати Ученым Советом Института леса
Карельского филиала АН СССР*

Редактор *Л. М. Хейсканен*

Технический редактор *Г. В. Козлова*

Корректоры *Т. З. Кайдалова, И. В. Ремшу*

Сдано в набор 16.03.84. Подписано в печать 10.08.84. Е-01814. Формат бум. 60×84¹/₁₆. Типографская № 1. Литературная гарнитура. Высокая печать. Усл. печ. л. 7,4. Уч-изд. л. 8,5. Заказ 1067. Тираж 600 экз.

Изд. № 9. Цена 1 р. 30 к.

Карельский филиал АН СССР. 185610. г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11.

Республиканская ордена «Знак Почета» типография им. П. Ф. Анохина
Государственного комитета Карельской АССР
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
185630. Петрозаводск, ул. «Правды», 4.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Ю. З. Кулагин. Адаптации по защите онтогенеза древесных растений	4
А. Д. Волков. Об иерархии адаптационных процессов в живой природе	20
Л. Ф. Правдин, В. А. Духарев. Микроэволюционные процессы в популяциях сосны обыкновенной	26
Ю. Е. Новицкая. Физиолого-биохимические механизмы адаптации хвойных растений к экстремальным факторам среды	42
Л. К. Кайбияйнен. Ритмологические и параметрические аспекты адаптации растений к конкретным условиям среды	53
В. И. Ермаков, Л. А. Барильская, Л. В. Ветчинникова. Адаптивные черты вторичного проводящего цилиндра древесных растений	66
Н. М. Щербаков, М. А. Щербакова. Эколого-генетические адаптации ели в условиях Севера	78
В. П. Тарабрин. Природа устойчивости растений к промышленным эксгалатам	90
В. И. Некрасов. Популяционные основы адаптивной изменчивости древесных растений при интродукции	97
В. Т. Ярмишко, В. А. Демьянов. Особенности строения корневых систем древесных пород в горах Крайнего Севера	100
Г. И. Гирс, В. Г. Суховольский. Адаптационные изменения фотосинтеза сосны обыкновенной после теплового воздействия	117