



ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ

П.Е. БУЛАХ

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины
Украина, 01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1

Рассмотрены физиолого-биохимические и генетические методы оценки интродукционной способности растений. Обращено внимание на значение комплексных работ ботаников-интродукторов, биохимиков, физиологов и генетиков в области интродукционного прогноза.

В настоящее время многие теоретические и методические вопросы интродукционного прогнозирования находятся на стадии становления, поэтому основными задачами данного этапа развития интродукции растений как науки являются критический анализ, обобщение и развитие отдельных теоретических и методических положений интродукционного прогноза [8, 9, 12].

Интродукция растений в методологическом аспекте — синтетическая наука. Она ассимилировала принципы и методы, свойственные другим наукам, и подчинила их своим целям. Анализ способов прогнозирования показывает, что в среде ботаников-интродукторов многие специфические методы, заимствованные из смежных наук, не получили широкого распространения и остаются нетрадиционными. Это в первую очередь — физиолого-биохимические и генетические методы оценки интродукционной способности растений. Их можно отнести к категории методов экстраполяции, включающей в себя большую и разнообразную группу приемов исследования, с помощью которых возможно осуществление прогноза результатов интродукции для районов, находящихся за пределами естественных местообитаний растений [8].

© П.Е. БУЛАХ, 2000

Физиолого-биохимические предпосылки интродукции растений. Химические признаки отдельных таксонов используются не только в ботаническом ресурсоведении, хемотаксономии, но и в практике интродукционных исследований. Особое внимание обращается обычно на вещества вторичного обмена, в меньшей степени изучены соединения белковой природы. Изучению белкового комплекса семян в связи с интродукционной способностью растений посвящены работы школы А.В. Благовещенского [3—5]. Исследования убедительно показали, что в белковом комплексе эволюционно молодых растений преобладают альбумины и низкомолекулярные белки-глобулины; эволюционно старые организмы характеризуются значительным накоплением высокомолекулярных белков-глютелинов и почти полным отсутствием альбуминов. Таким образом, установлена важная закономерность — эволюция цветковых растений находится в тесной связи с эволюцией белков. Наличие альбуминов, как правило, способствует успешной адаптации растений к новым условиям. Приводятся многочисленные примеры успешной интродукции растений с высоким содержанием альбуминов, а отрицательные результаты объясняются их отсутствием. Хорошо известны факты более ус-



пешной интродукции филогенетически молодых (альбуминсодержащих) растений.

Таким образом, предварительное определение соотношения групп белков в семенах дает возможность без длительных испытаний с достаточной большой вероятностью делать вывод об интродукционной способности организмов.

В последнее время это направление исследований получило новое развитие, связанное с изучением проламинов — специализированных белков семян злаков. Установлено, что их накопление в семенах можно рассматривать как один из механизмов, существенно расширяющих адаптивные возможности растений [20]. Существует мнение, что именно физиолого-биохимические свойства определяют широкое распространение злаков по земному шару [24]. Весьма вероятно, что накопление в белковом комплексе семян проламинов и способствует продвижению злаков из тропического центра их происхождения далеко на север (в арктической флористической области злаки по количеству видов выходят на первое место).

Существует принципиальная возможность переноса структурных генов проламинов от одного вида растений к другому. Понятно, что задача перенесения генов от выбранных нами видов-доноров к растениям-реципиентам достаточно сложна. Необходимо правильно подобрать доноров и реципиентов на основе учета аминокислотного состава проламинов (существует их “северный” и “южный” тип). Получение трансгенных растений, более приспособленных к неблагоприятным (или новым) условиям следует рассматривать как важное направление в интродукции растений [20].

В контексте рассматриваемой проблемы важно знать о преимуществах трансгенных растений и о принципиальной возможности уже на сегодняшний день получать таковые. Для этого в ботанических садах необходимо иметь биохимические лаборатории, где “по заказу” методами генной инженерии можно повышать адаптационные возможности интродуцируемых растений.

Как отмечалось, значительно больше исследований посвящено веществам вторичного обмена. Они отличаются высокой изменчивостью и часто рассматриваются как экологические маркеры растения. По данным М. Лукнера

[14], эти вещества служат резервуаром химического потенциала, который может быть использован в ходе дальнейшей эволюции организма. Нами отмечена большая изменчивость содержания фенольных веществ в среднеазиатских видах рода *Allium* L., в зависимости от условий выращивания [7]. Необычайная лабильность этих веществ, по всей вероятности, свидетельствует об их приспособительной функции [15]. Таким образом, вещества фенольной природы, содержание которых постоянно меняется от внешних условий, позволяют растению максимально приспособиться к среде обитания как в пределах ареала, так и за его пределами. Это обстоятельство дает возможность считать перспективными для интродукции виды с высоким содержанием фенольных веществ. Вероятно, такой методический подход применим на уровне родовых комплексов. Если в пределах рода выделяются виды с большим содержанием фенольных соединений, то на них следует обратить особое внимание. Из изученных нами видов это относится к *Allium ramosum* L., *A. christophii* Trautv., *A. caeruleum* Pall. Они отличаются высокой степенью натурализации и на ботанико-географическом участке “Средняя Азия” образуют интродукционные популяции.

В экспедиционных условиях при выборе объектов интродукции возрастает значение экспресс-методов определения фенольных веществ. Исследования необходимо проводить на популяционном уровне с целью отбора лучшей по этому критерию популяции. Актуальным является изучение изменчивости всей сложной и многогранной группы фенольных соединений (антоцианы, флаванолы, флавоны, флаваноны, флавонолы, катехины, лейкоантоцианы, халконы, ауроны и др.). В связи с этим возрастает значение комплексных работ ботаников-интродукторов и биохимиков растений. Разумеется, биохимический прогноз целесообразно использовать совместно с другими методами прогнозирования успешности интродукции.

При планировании интродукционного процесса и оценке возможных его последствий полезно иметь и сведения об аллелопатической активности кандидатов в интродуценты. Для этого можно воспользоваться литературными данными, а при их отсутствии — эксп-



ресс-методами ее определения в природных местообитаниях растений или некоторыми косвенными данными, известными физиологам растений. Значение аллелопатического фактора в интродукции растений и последствий химического взаимодействия растений в планируемых культурфитоценозах подчеркивали А.М. Гродзинский [10, 11] и П.А. Мороз [16]. Растительные выделения, вливаясь в общий круговорот веществ в биосфере, налагают свой отпечаток на состав почв, грунтовых вод и воздуха. Интродукция новых растений со специфическим набором физиологически активных выделений может внести изменения в этот круговорот и сказаться на жизнедеятельности биоценоза. Чтобы эти изменения носили положительный характер в комплексе мероприятий по прогнозированию последствий интродукции, необходимо использование и аллелопатических методов изучения растений.

Перспективным для оценки интродукционной способности растений может быть физиологический подход, который базируется на известной взаимосвязи особенностей фотосинтетического механизма растений и их экологических свойств. При изучении экологических особенностей растений с различным типом фотосинтеза обычно оперируют понятиями C_3 -растения или C_4 -растения. Они отличаются друг от друга по своей реакции на основные экологические факторы (прежде всего на свет и температуру). У C_3 -растений максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается при умеренных освещенности и температуре. C_4 -растения адаптированы к яркому свету и высокой температуре и в таких условиях значительно превосходят по продуктивности C_3 -растения. Кроме того, они эффективнее используют воду [17].

В более конкретной форме различия по температурному фактору и водному режиму между этими группами растений можно выразить следующим образом. Растения с C_3 -циклом имеют широкий диапазон температурного оптимума — от 10 °С у альпийских гидрофитов до 35 °С у вечнозеленых деревьев в полупустынной зоны. Температурный оптимум растений с C_4 -циклом находится в диапазоне от 30 до 45 °С. У C_3 -растений для создания 1 г сухого вещества требуется 380—900 г воды, а у C_4 -растений — только 250—350 г [23].

Таким образом, разная экологическая приуроченность этих растений определяет и их географическое распространение. C_4 -виды преобладают среди растительности пустынь и степей в теплом и тропическом климате и редко встречаются в лесах и на туманном севере, где освещенность и температура низкие. C_3 -растения конкурентоспособнее в смешанных сообществах, где растения затеняют друг друга и освещенность, температура и другие факторы ближе к средним значениям, чем к предельным (C_3 -растения превосходят C_4 -растения при слабой освещенности и низкой температуре). По мнению Ю. Одума [17], это хороший пример того, что выращивание растений в оптимальных условиях в монокультуре не всегда себя оправдывает. Чаще выживают виды, преуспевающие в смешанной культуре в изменчивых и не всегда оптимальных условиях (то, что эффективно в изоляции, не всегда эффективно в сообществе).

К C_3 -видам относятся многие растения, играющие важную роль в питании человека, — пшеница, рис, картофель, большинство овощей. Культуры тропического происхождения (кукуруза, сорго, просо, сахарный тростник, амарант) относятся к C_4 -растениям. Для ботаника-интродуктора важно знать, к какому типу фотосинтеза принадлежат объекты его исследования. Это необходимо для определения соответствия природы растения и предполагаемого места его интродукции. Как показано выше, C_3 - и C_4 -виды имеют разную приспособительную стратегию. Преимущества тех и других проявляются в определенных условиях. Поэтому весь перечень растений — кандидатов в интродуценты полезно предварительно оценить специалисту в области фотосинтеза. Существуют также многочисленные литературные сводки по принадлежности определенных видов к C_3 - или C_4 -типу. Методическая помощь физиологов растений в данном случае важна еще и потому, что существует много тонкостей не только в оценке приспособительных особенностей C_3 - и C_4 -растений, но и в пределах какой-то одной группы. Например, хорошо известны различия в стратегии адаптации C_4 -злаков и C_4 -двудольных. В последнее время появляются работы, где пересматриваются пределы распространения C_4 -видов, вносятся определенные



коррективы в установившиеся границы ареалов C_3 - и C_4 -видов [18]. Без специалистов в области физиологии растений в этом разобраться достаточно сложно. Только комплексный подход позволит избежать ошибок и повысить результативность интродукционного районирования многих полезных растений.

Генетические предпосылки интродукции растений. Одним из критериев отбора интродукционного материала является привлечение полиплоидных растений. Именно им следует отдавать предпочтение при мобилизации исходного материала. По этому поводу Н.А. Базилевская [1, с. 82] пишет: "Полиплоидные формы, если они имеются среди намеченных для акклиматизации видов, всегда будут лучше себя чувствовать в новых условиях, чем диплоиды". Подтверждением этому служат многочисленные работы отечественных и зарубежных генетиков, среди которых выделяются труды Г.А. Левитского [13]. На перспективы использования полиплоидии в интродукции древесных растений указывает Н.А. Бородина [6]. По ее данным, полиплоидия — это один из механизмов адаптации растений к условиям новых экологических ниш, а условия культивирования — это одна из таких ниш, где полиплоидное состояние для большинства видов благоприятно.

В настоящее время существует ряд методов получения полиплоидов экспериментальным путем. Имеется возможность выбора наиболее подходящих из них для того или иного вида. Большая работа в этом направлении проведена в Главном ботаническом саду РАН (Москва). Там были получены тетраплоиды и анеуплоиды *Caragana arborescens* Lam. и *Hippophaë rhamnoides* L., которые отличаются большей индивидуальной изменчивостью, чем контрольные растения. Еще большая изменчивость обнаружена среди семенного потомства экспериментальных растений. Таким образом, удалось повысить гетерогенность интродукционных популяций этих видов.

Еще одним свидетельством в пользу полиплоидных видов могут быть опыты по изучению зимостойкости интродуцированных форзиций в Москве. По этому показателю диплоидный сорт явно уступал тетраплоидному сорту того же вида [6]. Следовательно, привлечение как природных, так и экспериментальных полиплоидов в интродукционную практику весьма перспективно

и значительно повышает вероятность положительного результата по формированию устойчивой интродукционной популяции.

Развивая эти представления, Н.Д. Тарасенко [22] с позиций современной генетики утверждает, что популяции, в которых наблюдается наибольшее разнообразие кариотипов за счет наличия полиплоидных рядов, представляют самую высокую степень приспособленности и устойчивости к условиям среды. Аналогичной позиции придерживаются Н.А. Базилевская и А.М. Мауринь [2]. Они отмечают, что полиплоидия — довольно надежный критерий отбора материала, и полиплоидные формы почти всегда будут перспективнее в новых условиях, чем диплоидные. Подчеркивается, что, если среди видов, которые предполагается интродуцировать, полиплоидов нет, следует выяснить, имеются ли они вообще у видов данного рода в других условиях. Иначе говоря, способен ли вообще этот род производить полиплоиды. Если да, то ему следует отдать предпочтение. Обращается внимание и на возможность искусственного удвоения числа хромосом.

Описанные факты противоречат мнению А.К. Скворцова [21]. Он отмечает, что у растений, обладающих высокой плоидностью, не обнаружено какого-либо принципиального эволюционного продвижения по сравнению с родственными им растениями низкой плоидности. Так, по эволюционной приспособленности и жизнеспособности диплоидная береза не уступает гексаплоидной, а обычная диплоидная козья ива — гексаплоидной иве чернеющей. Напротив, самые высокоплоидные формы свойственны не самым молодым прогрессивным (и, следовательно, представляющим для интродуктора наибольший интерес), а архаичным группам.

Объяснить эти два противоположных взгляда, оценить их с позиций интродуктора растений и показать перспективу использования полиплоидии в целях интродукционного прогнозирования возможно только с привлечением генетиков. Эти специалисты успешно работают в ботанических садах, но недостаточно активны при выяснении предпосылок интродукции. Интересы генетиков связаны обычно с изучением последующих этапов интродукционного процесса. Из немногочисленных исследований в области прогноза можно выде-



лить работу В.И. Семенова [19], где обращается внимание на важность изучения структуры хромосом. Высказано предположение, что характер внутривидовой топографии и полиморфизм гетерохроматина в соответствующих зонах хромосом могут оказаться полезными в качестве критериев отбора интродуцентов либо для заключения о принципиальной возможности интродукции растений.

Таким образом, рассмотренные методы прогнозирования и комплексный подход к изучению предпосылок переселения растений следует шире использовать в практической деятельности. Расширение методической базы интродукции растений отразится в повышении эффективности работы, снижении количества неудачных экспериментов по выращиванию полезных растений в новых условиях.

1. *Базилевская Н.А.* Теории и методы интродукции растений. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. — 131 с.
2. *Базилевская Н.А., Мауринь А.М.* Интродукция растений. Теории и практические приемы. — Рига: Изд-во Латв. ун-та, 1984. — 91 с.
3. *Благовещенский А.В.* Биохимическая эволюция цветковых растений. — М.: Наука, 1966. — 327 с.
4. *Благовещенский А.В., Александрова Е.Г.* Биохимические закономерности эволюции и филогении некоторых семейств двудольных растений // Биохимические аспекты филогении высших растений. — М.: Наука, 1981. — С. 3—12.
5. *Благовещенский А.В., Александрова Е.Г.* Проблемы интродукции и биохимическая филогения // Успехи интродукции растений. — М.: Наука, 1973. — С. 232—242.
6. *Бородина Н.А.* Перспективы использования полиплоидии в интродукции древесных растений // Интродукция древесных растений. — М.: Наука, 1980. — С. 15—35.
7. *Булах П.Е.* Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине. — Киев: Наук. думка, 1994. — 124 с.
8. *Булах П.Е.* Методологические аспекты интродукционного прогноза // Интродукция растений. — 1999. — № 1. — С. 30—35.
9. *Булах П.Е.* Прогнозирование как обобщающий этап интродукционной работы // Вісн. Київ. ун-ту ім. Тараса Шевченка. — 1999. — Вип. 1. — С. 34—35.
10. *Гродзинский А.М.* Аллелопатия и интродукция растений // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. — 1971. — Вып. 81. — С. 45—50.
11. *Гродзинский А.М.* Вопросы аллелопатии при интродукции растений // Успехи интродукции растений. — М.: Наука, 1973. — С. 267—279.
12. *Коровин С.Е., Демидов А.С.* Интродукционный прогноз и его методические аспекты // Журн. общ. биологии — 1981. — 42, № 5. — С. 673—679.
13. *Левитский Г.А.* Цитогенетика растений: Избр. труды. — М.: Наука, 1978. — 351 с.
14. *Лукнер М.* Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. — М.: Мир, 1979. — 548 с.
15. *Минаева В.Г.* Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. — Новосибирск: Наука, 1978. — 255 с.
16. *Мороз П.А.* Аллелопатия в плодовых садах. — Киев: Наук. думка, 1990. — 208 с.
17. *Одум Ю.* Экология: В 2 т. — М.: Мир, 1986. — Т. I. — 328 с.
18. *Пьянков В.И.* C_4 -виды высокогорных пустынь Восточного Памира // Экология. — 1993. — № 3. — С. 16—22.
19. *Семенов В.И.* Внутривидовая топография гетерохроматина у злаковых // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. — 1986. — Вып. 140. — С. 68—73.
20. *Семихов В.Ф.* Новый подход к повышению адаптивных возможностей интродуцируемых растений // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. — 1990. — Вып. 157. — С. 57—60.
21. *Скворцов А.К.* Избыточность генетической информации и эволюционный процесс // Природа. — 1974. — № 8. — С. 26—29.
22. *Тарасенко Н.Д.* Генетические аспекты охраны генофонда и интродукции и акклиматизации растений. — Новосибирск: Визави, 1995. — 20 с.
23. *Тооминг Х.* Математическое моделирование структуры продукционного процесса фитоценоза // Журн. общ. биологии. — 1974. — 35, № 2. — С. 181—195.
24. *Clyton W.D.* Chorology of the genera of Gramineae // Kew Bull. — 1975. — 30, N 1. — P. 111—132.

Поступила 11.09.2000

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ І ГЕНЕТИЧНІ ПЕРЕДУМОВИ ІНТРОДУКЦІЇ РОСЛИН

П.Е. Булах

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України, Україна, Київ

Розглянуто фізіолого-біохімічні і генетичні методи оцінки інтродукційної здатності рослин. Звернено увагу на значення комплексних робіт ботаніків-інтродукторів, біохіміків, фізіологів і генетиків у галузі інтродукційного прогнозу.

PHYSIOLOGICAL-AND-BIOCHEMICAL AND GENETIC PRECONDITIONS OF PLANTS INTRODUCTION

P.E. Bulakh

M.M. Grishko National Botanical Gardens, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

Physiological-and-biochemical and genetic methods of estimation of plant ability in introduction are considered. The attention is directed to the importance of combined work of botanists, biochemists, physiologists and breeders in the field of prognosis of introduction effectiveness.