

## Возрастные аспекты адаптаций растений в экстремальных условиях

О.Б. Гонтарь<sup>1</sup>, В.К. Жиров<sup>1</sup>, А.Х. Хаитбаев<sup>2</sup>, А.Ф. Говорова<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН

<sup>2</sup> Комитет по сельскому хозяйству и продовольствию правительства Мурманской области

<sup>3</sup> Географический факультет Московского государственного университета

**Аннотация.** В статье рассматриваются возможности развития классической теории циклического старения и омоложения растений Н.П. Кренке на основе современных представлений о фундаментальном биологическом значении процессов свободнорадикального окисления и структурной иерархии ассимилирующего аппарата. Сформулирована гипотеза о ведущей роли вариаций уровня целостности фотосинтезирующих структур одного уровня организации и характера взаимодействия структур различной иерархии в формировании адаптивных реакций растения, направленных на предотвращение преждевременного старения в экстремальных условиях.

**Abstract.** Further development of the theory of plant cyclic senescence and juvenilization created by a Russian botanist N.P. Krenke has been discussed on the basis of modern ideas of oxidative stress, and photosynthetic structures' hierarchy. The authors have proposed that specificity of interrelations between modifications of structures differentiated by their level of organization plays a key role in delay of senescence stipulated by harsh environmental conditions.

### 1. Введение

Изучение адаптаций растений в экстремальных условиях является одним из наиболее интересных и важных направлений в современной физиологии. Начиная с 70-х гг., в развитии этого направления наметились выраженные тенденции к созданию общей теории адаптивных перестроек растительного организма на различных уровнях его структурной организации. Однако до сих пор общая теория адаптаций растительных организмов не создана, а существующие концепции о модификациях структур различной иерархии практически не связаны друг с другом.

Определенные перспективы в этой связи имеет классическая и к настоящему времени практически (и незаслуженно) забытая теория Н.П. Кренке (1940) о циклическом старении и омоложении растений, связывающая их морфологическое разнообразие с возрастной изменчивостью. По взглядам Н.П. Кренке, последняя представляет собой универсальный тип структурно-функциональной вариабельности живых систем, играющей роль главного посредника между изменениями параметров их внешней и внутренней сред. Теория циклического старения и омоложения не была закончена вследствие ранней смерти ее автора, однако дополнения (там же) и более поздние комментарии к ней (Чернов, 1963) свидетельствуют о том, что проблема, затронутая Н.П. Кренке, может относиться не только к структурам органного и организменного, но и других иерархических уровней, и применяться к живым организмам нерастительного происхождения, т.е. иметь общебиологическое значение.

### 2. Перспективы дальнейшего развития теории Н.П. Кренке

В существующем многообразии современных концепций, связанных с проблемами стресса и адаптаций растений, особого внимания заслуживают представления о свободнорадикальном окислении (СРО) мембранных липидов, как универсального механизма стрессовых состояний и старения, а также структурной иерархии ассимилирующего аппарата.

#### СРО мембранных липидов

До начала 80-х гг. прошлого века в литературе по физиолого-биохимическим аспектам стресса и адаптаций растений существовали непосредственно не связанные между собой представления о неспецифической устойчивости растений (Петровская-Баранова, 1983), универсальном физиологическом значении процессов СРО как биохимического механизма стресса (Журавлев, 1982), а

также об адаптивных функциях ненасыщенных липидов в низкотемпературных условиях (Lyons, 1972; 1973). В целом для этого периода было характерно заметное возрастание интереса к биохимическим аспектам проблемы старения (Канунго, 1982), благодаря чему она приблизилась к проблеме биологической роли СРО. В то же время в отечественной литературе обозначилась тенденция к системному пониманию функций роста, покоя и старения растений, выразившаяся в представлениях о полифункциональной роли различных гормональных систем (Полевой, 1982) и бинарной классификации адаптивных механизмов (Зауралов, 1981). По своей логике эти представления имели определенное сходство со взглядами Н.П. Кренке (1940), согласно которым классификационной основой существующего многообразия реакций растительного организма является бинарная оппозиция "омоложение-старение", или шкала физиологического возраста (Чернов, 1963). Их дальнейшее развитие на современной теоретической основе предполагало изучение реакций, составляющих биохимическую основу процессов старения, с одной стороны, и неспецифически отражающих уровень стресса растительного организма, или его неспецифическую устойчивость к действию неблагоприятных факторов – с другой.

По распространенным представлениям, к реакциям этого рода относится перекисное окисление липидов (ПОЛ), представляющее один из типов СРО биологических молекул и использующее в качестве основных субстратов полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) (Владимиров, Арчаков, 1972). Еще более 20 лет назад в литературе был широко представлен фактический материал, подтверждающий идею об универсальном характере ПОЛ как молекулярной основы стресса (Halliwell, 1974; 1979) и старения (Harman, 1956; Gordon, 1974) биологических систем.

#### Структурная иерархия фотосинтезирующего аппарата

Интерес к фотосинтетическому аппарату при изучении неспецифических механизмов стресса и адаптаций растений оправдывается уникальной ролью фотосинтеза в жизни растительного организма. Поскольку наличие именно этой функции определяет принадлежность конкретной биологической системы к растительному миру, можно привести два соображения в пользу того, что системные механизмы адаптаций растений к неблагоприятным факторам среды связаны, в первую очередь, с модификациями фотосинтезирующих структур.

Во-первых, поскольку трансформация солнечной энергии и ее запасаение является основной функциональной особенностью растений, жизнедеятельность любого растительного организма определяется взаимодействием двух противоположных тенденций – (1) ориентированной на увеличение интенсивности поглощаемого светового потока, т.е. возрастание продуктивности фотосинтеза, и (2) – на ее уменьшение и снижение продуктивности в целях предотвращения фотоиндуцированных повреждений ассимилирующих структур. Положение устойчивого равновесия, определяющего большую или меньшую фотосинтетическую продуктивность, зависит от индивидуальных особенностей конкретного организма, его экологической принадлежности, а также возрастного статуса.

Во-вторых, ведущее положение ассимилирующих структур в формировании адаптивного ответа растений обуславливается тем, что, согласно распространенной точке зрения, эволюционно эти структуры являются первичными по отношению к другим – опорным, проводящим и запасающим структурам (Тахтаджян, 1961). Клетки и ткани стеблей, подземных органов, цветков и плодов можно рассматривать как продукты модификаций фотосинтезирующих клеток и тканей, причем возможно, что процессы старения играли в этих модификациях определяющую роль (Жиров, 1991).

С позиций этих представлений основным принципом организации ассимилирующего аппарата по "горизонтали" является повторяемость единообразных элементарных единиц – тилакоидов стромы и гран хлоропластов, самих хлоропластов, ассимилирующих клеток (прежде всего, палисадной паренхимы листа), участков листовой пластинки, окруженных простейшими элементами ее сосудисто-проводящей системы, листьев и растений в целом различных жизненных форм – одноствольных деревьев, многоствольных деревьев, прямостоячих и простратных кустарников.

### **3. Возрастные изменения фотосинтезирующих структур различных уровней организации**

Имеющиеся данные позволяют оценивать возраст-зависимые перестройки ассимилирующего аппарата на органоидном (ультраструктура хлоропластов), тканевом (особенности развития ассимилирующих и проводящих тканей), органном (размеры и форма листьев, как основных фотосинтезирующих органов) и организменном (жизненная форма) уровнях структурной иерархии.

#### Ультраструктура хлоропластов

Как известно, важной особенностью строения хлоропластов является наличие двух типов тилакоидов, которые, в зависимости от плотности их взаиморасположения и размеров, разделяются на тилакоиды стромы и гран (Каплан, Арнтцен, 1987). Биохимические различия между гранами и

ламеллами стромы в основном связаны с большим содержанием белков и меньшим – ацилсодержащих липидов, а также более высокой концентрацией хлорофилла  $\bar{b}$  и меньшей – каротинов в первом случае. При этом практически все ксантофиллы содержатся в гранах (Каплан, Арнтцен, 1987). Физиологические различия между гранами и ламеллами стромы подробно изучались Х. Лихтенталлером с сотрудниками в связи с реакциями хлоропластов на действие света различной интенсивности (Grumbach, Lichtenthaler, 1982; Lichtenthaler, 1979; 1981). Было показано, что интенсивное освещение приводит к формированию хлоропластов с преобладанием ламелл стромы, а теневые условия – гран. В целом ламеллы стромы обладают большей эффективностью светоусвоения и лучше защищены от повреждений, чем граны.

Поскольку фотоповреждения представляют универсальный тип повреждений хлоропластов и опосредуют действие других неблагоприятных факторов (Мерзляк, Погосян, 1986; 1988), фотозащитные перестройки ультраструктуры пластид также могут рассматриваться в качестве универсальных на органоидном уровне. В этом смысле формирование хлоропластов "светового" типа с преобладанием ламелл стромы имеет более глубокое значение, чем просто адаптация к интенсивному свету.

По результатам ряда исследований (Shaw, Manocha, 1965; Butler, 1967; Butler, Simon, 1971; Huber, Newman, 1976; Hudak, 1981; Жиров, 1991; Жиров и др., 2001), возрастные модификации ультраструктуры пластид (увеличение количества гран и последующее его уменьшение на глубоких стадиях старения) соответствуют типичной параболической форме возрастных изменений по Кренке.

#### Анатомические особенности листьев

Одной из наиболее подробных работ по возрастной изменчивости анатомии листовой пластинки остается классическая монография В.Р. Заленского (1904). По его данным, с увеличением яркости в пределах побега ширина и средний диаметр клеток верхнего и нижнего эпидермиса листа уменьшается. Аналогичные данные были получены этим автором при изучении метамерной изменчивости размеров клеток палисадной и губчатой паренхимы. Кроме того, В.Р. Заленским было показано, что листья более высоких ярусов отличаются более густой сетью сосудисто-проводящей системы.

В соответствии со сформулированными выше предположениями о характере взаимоотношений между размерами и числом энергопреобразующих фотосинтезирующих единиц различной структурной иерархии, данные Заленского свидетельствуют о том, что эти взаимоотношения подвержены возрастной изменчивости как на уровне клеток, так и тканей.

#### Морфологические особенности листьев

Изучение метамерной изменчивости формы листьев послужило основой создания теории циклического старения и омоложения растений Н.П. Кренке. Главным результатом его изучения морфологических особенностей разноярусных листьев является отчетливое усложнение их формы вплоть до формирования сложных листовых пластинок в средних ярусах и упрощение – в нижних и верхних (Чернов, 1963). Ранее аналогичные эффекты были отмечены М. Шлейденом (Schleiden, 1851), А. Брауном (Braun, 1851), А.Н. Бекетовым (1858), Дж. Кашманом и Дж. Шеллом (Ashby, 1948). Однако никто из них не обратил внимания на явно выраженную связь между высотой яруса и морфологическими характеристиками листовой пластинки. В заключение следует упомянуть уже цитировавшуюся работу В.Р. Заленского (1904), также обнаружившего возрастную цикличность на примере длины и ширины разноярусных листьев ежи сборной.

#### Жизненная форма растений

Определению понятия "жизненная форма растений", классификации жизненных форм и изучению их в отношении эволюции, акклиматизации и устойчивости при интродукции посвящено значительное число отечественных и зарубежных работ. Термин "жизненная форма" (от греческого *bios* – жизнь, *morphe* – форма) обозначает общий облик растения, обусловленный своеобразием его надземных и подземных органов, формирующихся в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды (Warming, 1884). О наличии связи вариаций жизненных форм с возрастной изменчивостью у растений можно догадываться, опираясь на распространенные представления об их эволюции у растений. Обычно последняя рассматривается в рамках концепций филэмбриогенеза или гетерохронии (Северцов, 1945; Тахтаджян, 1950; 1954; Хохряков, 1975; 1981; Недолужко, 1997; Li, Johnston, 2000). Несмотря на существенное различие между этими концепциями (в первой главную роль играет стадия морфогенеза, на которой возникают изменения органов, во второй – изменение скорости онтогенетического развития потомка по отношению к предку) (Жмылев, 2004), обязательным компонентом обеих является возраст растительного организма. Оценивая известные жизненные формы растений с позиций упоминавшихся вариаций дискретности – континуальности фотосинтезирующего аппарата, можно отметить, что для данного (организменного) уровня структурной иерархии применима та же логика, что и нижележащих – тканевого, клеточного и субклеточных.

#### **4. "Горизонтальные" и "вертикальные" взаимодействия в экстремальных условиях**

В настоящем разделе представлены обобщения, сделанные по результатам оригинальных исследований взаимодействия фотосинтезирующих структур различных уровней организации при повреждении и адаптациях в экстремальных условиях (Жиров и др., 2001). В качестве базовой модели неблагоприятного воздействия использовался градиент техногенного загрязнения выбросами ОАО "Североникель" (г. Мончегорск, Мурманская область), действие которого достаточно подробно изучалось с позиций представлений о возрастной изменчивости.

Структуры одного уровня организации могут быть в большей или меньшей степени дифференцированы и, соответственно, функционально специализированы. В зависимости от этого интенсивность их "горизонтальных" взаимодействий в процессе трансформации энергии и веществ может быть более или менее высокая, равно как и степень интегрированности или целостности объединяющей их структуры. Более высокая степень функциональной специализации предполагает и более высокую степень целостности в "горизонтальном" направлении.

Пассивная стратегия адаптаций связана с понижением, а активная – с повышением уровня интегрированности. Процесс трансформации энергии, в частности, при фотосинтезе, связан с опасностью повреждения преобразующих ее систем в условиях ее избытка. В основе повреждений клетки экстремальными факторами среды лежит нарушение баланса между величиной энергетического потока и "пропускной способностью" преобразующей системы. Результатом таких нарушений является активация свободнорадикальных процессов, а в конечном счете – старения, либо процессов быстрой деградации. С этой точки зрения, пассивный путь адаптации строится на уменьшении энергетической нагрузки путем ее перераспределения на большее количество подсистем. Увеличение числа энергопреобразующих единиц связано с падением уровня интегрированности объединяющей их системы и снижением физиологического возраста.

При оценке изменчивости структур различных иерархий в градиенте техногенного воздействия в аспекте вариаций уровня их интегрированности можно выделить три типа реакций.

1) Активизация процессов энергообмена при снижении целостности на всех уровнях, начиная с суборганонидного (ультраструктура пластид) и выше по органнй уровень (листья) включительно: уменьшение размеров подсистем при увеличении их числа.

2) Снижение уровня энергообмена при возрастании целостности структур всех уровней, за исключением организменного, и падении (судя по активации ПОЛ) их устойчивости. Реакция организменного уровня в этом случае (уменьшение размеров при увеличении числа подсистем, т.е. снижение целостности) сходна с поведением структур нижележащих уровней в предыдущем случае.

3) Дальнейшее падение уровня энергообмена при снижении целостности структур всех иерархий.

Первые две (особенно первая) реакции имеют адаптивный характер, третья – явно повреждающий, поскольку снижение целостности в этом случае имеет характер распада структур всех уровней организации.

#### **5. Заключение**

Суммируя сказанное, можно предположить, что адаптивные перестройки на различных уровнях структурной иерархии представляют собой равнодействующую процессов, направленных на повышение уровня энергообмена (1) и предотвращающих преждевременное старение и быстрые повреждения фотосинтезирующего аппарата путем перераспределения нагрузки на большее число субъединиц (2).

Доминанта первых связана с повышением уровня интегрированности или целостности соответствующих структур, связанным с опасностью развития процессов старения, вторых – с его снижением и общим падением физиологического возраста. Вследствие этого умножение структур в "горизонтальном" направлении обуславливает снижение целостности данного организационного уровня, если при этом они не дифференцируются. Дифференциация "горизонтально" развивающихся структур приводит к появлению новых уровней структурной иерархии.

Можно думать, что поддержание целостности биологической системы вообще и особенно в экстремальных условиях представляет собой результат сложного взаимодействия систем менее высоких уровней организации, или взаимодействия по "вертикали".

Выяснение этих возможностей связано с изучением роли межуровневых взаимодействий в адаптивных модификациях фитогенных систем и послужит дальнейшему развитию идей Н.П. Кренке на современной методологической основе.

## Литература

- Ashby E.** Studies in the morphogenesis of leaves. 1. An assay on leaf shape. *The New Phytol.*, v.47, N 2, p.154-162, 1948.
- Braun A.** Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. *Leipzig*, 122 S., 1851.
- Butler R.D.** The fine structure of senescing cotyledons of cucumber. *J.Ex.Bot.*, v.18, N 5, p.535-543, 1967.
- Butler R.D., Simon E.D.** Ultrastructural aspects of senescence in plants. *Adv.Geront.Res.*, v.3, N 1, p.173-129, 1971.
- Gordon O.P.** Free radicals and aging process. Theoretical aspects of aging. Eds. Rockstein M., Sussman M.D., Chesky J. N.Y., *San Fr., London, Acad. Press*, p.61-81, 1974.
- Grumbach K.H., Lichtenthaler H.K.** Chloroplast pigments and their biosynthesis in relations to light intensity. *Photochem. Photobiol.*, v.35, N 2, p.209-212, 1982.
- Halliwell B.** Oxygen-free-radicals in living systems: Dangerous but useful. In: Strategies of microbial life in extreme environments. *Life Sciences Research Report 13, Berlin, Verlag Chemie*, p.195-221, 1979.
- Halliwell B.** Superoxide dismutase, catalase and glutathion peroxidase: Solutions to the problems of living with oxygen. *New Phytol.*, v.73(6), p.1075-1086, 1974.
- Harman D.** Ageing: A theory based on free radicals and radiation chemistry. *J. Gerontol.*, v.1, N 1, p.298-312, 1956.
- Huber D.J., Newman D.W.** Relationships between lipid changes and plastide ultrastructural changes in senescing and regreening soybean cotyledons. *J.Ex.Bot.*, v.27, N 4, p.490-511, 1976.
- Hudak J.** Plastide senescence. 1. Changes of chloroplast structure during natural senescence in cotyledons of *Sinapis alba* L. *Photosynthetica*, v.15, N 2, p.174-178, 1981.
- Li P., Johnston M.O.** Heterochrony in plant evolutionary studies through the twentieth century. *Bot. Rev.*, v.66, N 1, p.58-88, 2000.
- Lichtenthaler H.K.** Adaptations of leaves and chloroplasts to high quanta fluence rates. Photosynthesis VII. Photosynthesis and Productivity, Photosynthesis and Environment. Ed. Acouyoglou G. *Balaban Int., Sci. Services, Philadelphia, Pa*, p.273-287, 1981.
- Lichtenthaler H.K.** Effects of biocides on the development of the photosynthetic apparatus of radish seedlings grown under strong and weak light conditions. *Z. Naturforsch.*, v.34c, N 9, p.936-940, 1979.
- Lyons J.M.** Chilling injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, v.24, p.445-466, 1973.
- Lyons J.M.** Phase transition and control of cellular metabolism at low temperatures. *Cryobiology*, v.9(3), p.341-356, 1972.
- Schleiden M.** Grundzuge der wissenschaftlichen Botanik. *Leipzig*, bd. II, 187 S., 1851.
- Shaw M., Manocha M.S.** Fine structure in detached senescing wheat leaves. *Can.J.Bot.*, v.43, N 7, p.747-755, 1965.
- Warming E.** Über perenne Gevachse. *Bot. Centralblatt.*, v.18, N 19, S.15-47, 1984.
- Бекетов А.Н.** О морфологических отношениях листовых частей между собою и со стеблем. *СПб.*, 1858.
- Владимиров Ю.А., Арчаков А.И.** Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. *М., Наука*, 273 с., 1972.
- Жиров В.К.** Возрастные модификации растений в связи с адаптациями и стрессом. *Апатиты, Изд-во КНЦ РАН*, 106 с., 1991.
- Жиров В.К., Кузьмин А.В., Руденко С.М., Жибоедов П.М., Костюк В.И., Кашулин П.А., Рапотина И.В., Литвинова С.В.** Адаптации и возрастная изменчивость растений на Севере (в 2 частях). *Апатиты, Изд-во КНЦ РАН*, 355 с., 2001.
- Жмылев П.Ю.** Эволюция жизненных форм растений: суждения и предположения. *Журнал общей биологии*, т.65, № 3, с.232-249, 2004.
- Журавлев А.И.** Развитие идей Б.Н. Тарусова о роли цепных процессов в биологии. Биоантиокислители в регуляции метаболизма в норме и патологии. Под ред. А.И. Журавлева. *М., Наука*, с.3-36, 1982.
- Заленский В.Р.** Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. *Киев*, 208 с., 1904.
- Зауралов О.А.** Два типа устойчивости растений. Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. *Л., Изд. ВИП*, ч.1, с.9-11, 1981.
- Канунго М.** Биохимия старения. *М., Мир*, 294 с., 1982.
- Каплан С., Артцен Ч.Дж.** Структура и функция фотосинтетических мембран. Фотосинтез. Под ред. М. Говинджи. *М., Мир*, с.162-265, 1987.
- Кренке Н.П.** Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. *М., Сельхозгиз*, 136 с., 1940.

- Мерзляк М.Н., Погосян С.И.** Деструкция пигментов и липидов в изолированных хлоропластах под воздействием светового излучения. Молекулярные механизмы биологического действия оптического излучения. *М., Наука*, с.55-70, 1988.
- Мерзляк М.Н., Погосян С.И.** Фотодеструкция пигментов и липидов в изолированных хлоропластах. *Биол. Науки*, № 3, с.8-20, 1986.
- Недолужко В.А.** Древесные растения: Проблема эволюции жизненных форм. *Владивосток, Изд-во ДВО РАН*, 120 с., 1997.
- Петровская-Баранова Т.П.** Физиология адаптации и интродукции растений. *М., Наука*, 151 с., 1983.
- Полевой В.В.** Фитогормоны. *Л., Изд-во ЛГУ*, 250 с., 1982.
- Северцов А.Н.** Собрание сочинений. Общие вопросы эволюции. В 3 т. *М.-Л., АН СССР*, т.3, 528 с., 1945.
- Тахтаджян А.Л.** Вопросы эволюционной морфологии растений. *Л., Изд-во ЛГУ*, 213 с., 1954.
- Тахтаджян А.Л.** Происхождение покрытосеменных растений. *М., Наука*, 253 с., 1961.
- Тахтаджян А.Л.** Теория филэмбриогенеза А.Н. Северцова и эволюционная морфология растений. Проблемы ботаники. *М.-Л., АН СССР*, с.222-231, 1950.
- Хохряков А.П.** Закономерности эволюции растений. *Новосибирск, Наука, Сибирское отделение*, 202 с., 1975.
- Хохряков А.П.** Эволюция биоморф растений. *М., Наука*, 168 с., 1981.
- Чернов Г.Н.** Кренке и его теория старения и омоложения. *М., Изд-во АН СССР*, 117 с., 1963.