

УДК 581.5

ОСОБЕННОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ: СООТНОШЕНИЕ ЭВРИ-, ПОСТ- И ПРЕАДАПТАЦИЙ

©2013 А.Ю. Кулагин

Институт биологии Уфимского научного центра РАН, г. Уфа

Поступила 13.06.2013

В статье рассматриваются экологические аспекты адаптации древесных растений к экстремальным лесорастительным условиям. Успешность произрастания связывается с изменением соотношения эври-, пост- и преадаптаций в онтогенезе.

Ключевые слова: *древесные растения, экстремальные экологические условия, техногенез, онтогенез, адаптации.*

Ключевая роль в сохранении экологического равновесия в условиях антропогенного пресса принадлежит лесным экосистемам. Изучение эколого-биологических особенностей видов древесных растений, характеристика феноменов устойчивости к экстремальным факторам и установление причинно-следственных связей различных уровней организации живых систем неизбежно приводит к обсуждению проблемы адаптации, проблемы эволюции [8, 22, 4, 25, 30, 27]. Одним из ключевых звеньев в обеспечении адаптации к экстремальным факторам является полиморфизм [2, 12, 16, 10].

Приспособление растений к различным условиям произрастания происходит за счет пластичности в росте и развитии [14, 6, 3], основанной на генетическом, экологическом и физиологическом потенциале [20, 13, 11, 26]. Важную роль в процессе приспособления играют особенности структуры и функционирования листьев растений [31].

Древесные растения являются неотъемлемым компонентом природно-ландшафтных комплексов. Доля лесопокрытой площади в пределах Предуралья, Южного Урала и Зауралья в целом составляет более 30%. Данный регион характеризуется контрастными лесорастительными условиями. Следует отметить, что к разнообразным природным условиям добавляется антропогенное воздействие, которое выражается в нарушении экосистем при разработке месторождений и переработке полезных ископаемых, строительстве и эксплуатации транспортных магистралей, строительстве и эксплуатации предприятий энергетики, нефтяной, химической, металлургической, деревообрабатывающей, пищевой и других отраслей промышленности. Не последнее место по вкладу в изменения в состоянии окружающей среды занимают предприятия агропромышленного комплекса.

Следует отметить, что древесные растения успешно произрастают, а во многих случаях формируют насаждения, в экстремальных лесорастительных условиях. Успешность роста и развития

древесных растений под негативным воздействием природных и техногенных факторов основана на устойчивости к действию как отдельных факторов, так и всего комплекса факторов окружающей среды. В основе успешного роста и развития лежит способность к формированию и реализации работы адаптивного комплекса.

Особое место в проблеме адаптации растений занимают вопросы устойчивости растений к техногенным факторам. При этом очевидно, что на первых этапах ведущая роль принадлежит преадаптациям и постадаптациям [12, 19]. Однако впоследствии, при длительном воздействии промышленных загрязнителей, у растений формируется система специализированных приспособлений на физиолого-биохимическом уровне [15], и приспособления эти находятся в неразрывной связи как между собой, так и с пост- и преадаптациями.

Очевидно, что реализация отдельных адаптаций происходит на уровне отдельного организма. Применительно к древесным растениям, представляет интерес онтогенетический аспект работы адаптивного комплекса, который направлен на успешный рост и развитие в условиях динамично изменяющихся условиях окружающей среды (сезонные природно-климатические изменения, многолетние климатические изменения, антропогенные воздействия - постоянные, эпизодические, катастрофически и пр.). Древесные растения, произрастающие на одном месте в течение десятков и сотен лет, на различных этапах онтогенеза неизбежно оказываются под воздействием негативных экстремальных природных (засуха, арктические зимы и т.д.) и техногенных (промышленные выбросы загрязнителей, техногенные аварии, строительство водохранилищ и т.д.) факторов.

Многokrатно подчеркивается неразрывность структурно-функциональной адаптации растений к экстремальным природным и техногенным факторам, подчеркивается необходимость учета видовых особенностей растений [15, 1, 7, 5, 9, 29, 28].

Применительно к древесным растениям целесообразно оценивать не столько отдельных адаптаций, объединенных в эври- пост- и преадаптации, сколько работу адаптивного комплекса. Работа

Кулагин Алексей Юрьевич, д.б.н., проф., зав. лабораторией, e-mail: coolagin@list.ru

адаптивного комплекса у древесных растений осуществляется в течение всего онтогенеза, на отдельных этапах онтогенеза, в течение вегетационного периода, в суточной динамике. Следует отметить, что действие экстремального фактора (или нескольких факторов) может произойти (а зачастую нередко происходит) в любой момент (природный катаклизм, техногенная катастрофа).

Рассматривая эколого-биологические особенности отдельных видов ив, необходимо учитывать, что в целом эволюция онтогенеза растений шла по пути эфемеризации, автономизации и интенсификации [17, 24, 21, 23]. Виды рода *Salix* L. как филогенетическая группа древесных растений сформировались в динамичных лесорастительных условиях речных пойм [18]. При прорастании в речной пойме в течение онтогенеза древесные испытывают влияние факторов внешней среды прямо противоположного характера: от затопления при произрастании в низкой пойме, до летней засухи в высокой пойме. Успешный рост в таких условиях связан с работой адаптивного комплекса. У отдельных видов ив наблюдается смещение сроков цветения и плодоношения. Для видов пойменной экологии это связано с необходимостью согласованности сроков диссеминации и сроков отхода паводковых вод и обнажения свежих аллювиальных наносов. Отсутствие конкуренции древесной и травянистой растительности – основное условие для успешного поселения ив. Для ив характерно совмещение повышенного влаголюбия и минимальной теневыносливости в фазе проростков и семян и мезофитности и появлением некоторой теневыносливости во взрослом состоянии, формирование листьев с одновременным проявлением признаков ксероморфности и гигроморфизма, резкое варьирование в устойчивости к различным по физико-химическим характеристикам загрязнителям.

Это подтверждается успешным поселением ив как на свежем аллювии в условиях поймы, так и на промышленных отвалах, на свежесыпанных дамбах, в придорожных выемках. При этом растения успешно преодолевают критические периоды и осуществляют полноценный онтогенез без коренных морфо-функциональных перестроек. Причиной подобного явления выступает многогранность экобиоморфы ив [9].

В течение онтогенеза у древесных растений наиболее уязвимое состояние приходится период перехода из одного онтогенетического состояния в другое. Такие периоды, как прорастание семян, формирование проростков, переход из ювенильного в генеративное состояние сопряжены для древесных растений с массовой гибелью. Именно в этих случаях отмечается феномен реализации преадаптаций и постадаптаций, как эффективного способа преодоления критического периода в индивидуальном развитии растения.

На предгенеративном этапе онтогенеза у древесных растений наблюдается проявление широко-

го спектра адаптивных реакций, несущих признаки эври-, пост- и преадаптаций. Характеризуя особенности произрастания древесных растений на промышленных отвалах, в условиях постоянного загрязнения окружающей среды близ промышленных центров, следует отметить, что успешный рост и развитие обеспечивает комплекс эвр-, пост- и преадаптаций. При этом на различных уровнях структурно-функциональной организации древесного растения как отдельного организма эвриадаптации реализуются в ключе «фактор-эффект». В то же время постадаптации нередко выступают ключевым звеном, дающим возможность успешно выдержать техногенный пресс (например высокий уровень загрязнения окружающей среды углеводородами). Преадаптации обеспечивают устойчивость растения как системы в экстремальных случаях, когда отдельные структуры и функциональные системы выполняют неспецифические функции по обеспечению устойчивости организма.

Факты успешного произрастания ряда видов древесных растений в экстремальных лесорастительных условиях связаны с успешной реализацией адаптивного комплекса, сложенного из эври-, пост- и преадаптаций. На отдельных этапах онтогенеза и в переходные периоды меняется соотношение эвриадаптаций, постадаптаций и преадаптаций, что, в конечном счете, обеспечивает успешное поселение, рост и развитие древесных растений техногенных ландшафтах, приводит к формированию достаточно устойчивых и продуктивных лесных насаждений.

Исследования выполнены при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», подпрограмма – Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение (2009-2013 гг.), гранта РФФИ № 11-04-97025, гранта Академии наук Республики Башкортостан № 40/30-П (2011-2013 гг.), гранта МОН РФ № 01201276782 (2012-2013 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.А. Особенности описания древостоев в условиях их атмосферного загрязнения // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. Таллин: АН ЭССР, 1982. С. 97-115.
2. Антипов Н.И. О возникновении и развитии экологических групп растений в процессе эволюции // Проблемы эволюционной физиологии растений: Мат. симп. Л.: Наука, 1974. С. 119-122.
3. Давыдычев А.Н., Кулагин А.Ю. Характеристика предгенеративного периода онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Уфимского плато // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 2010. Т. 115. Вып. 2. С. 59-66.
4. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 4. С. 450-461.
5. Ильминских Н.Г. Понятие "активность видов" и его место среди методов изучения растительного покрова // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1988. С. 25-36.
6. Истомина И.И., Богомолов Н.Н., Шаширина М.А. Мор-

- фологическая пластичность и ценогическая роль некоторых лесных кустарников // Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 116-119.
7. *Кайрюкитис Л.А., Скуодене Л.П.* Изучение стрессовых и адаптивных реакций, возникающих у древесных под влиянием их взаимодействия и воздействием промышленных эмиссий // Влияние промышленных загрязнений на лесные экосистемы и мероприятий по повышению их устойчивости: Тез. докл. Всесоюз. научно-практ. совещ. Каунас, 1984. С. 44-46.
 8. *Кириченко Е.Б.* Физико-химические факторы экорезистентности в онто- и филогенезе. Препринт. Пущино, 1984. 13 с.
 9. *Кулагин А.Ю.* Ивы: техногенез и проблемы оптимизации нарушенных ландшафтов. Уфа: Гилем, 1998. 193 с.
 10. *Кулагин А.Ю., Гиниятуллин Р.Х., Уразильдин Р.В.* Средостабилизирующая роль лесных насаждений в условиях Стерлитамакского промышленного центра. Уфа: Гилем, 2010. 108 с.
 11. *Кулагин А.Ю., Мокин А.А.* Влияние стресса на морфологическую интеграцию в развитии признаков *Salix alba* L. // Изв. Саратовск. ун-та. Серия Химия. Биология. Экология. 2012. Т. 12. Вып. 2. С. 86-91.
 12. *Кулагин Ю.З.* Индустриальная дендроэкология и прогнозирование. М.: Наука, 1985. 118 с.
 13. *Куликов Г.В.* Значение конституционных преадаптаций при интродукции древесных растений // Бюлл. НБС. 1987. № 62. С. 28-32.
 14. *Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* Биоморфологическая эволюция в экстремальных условиях как активный процесс // VII делегат. съезд ВБО: Тез. докл. Л.: Наука, 1983. С. 4-5.
 15. *Николаевский В.С.* Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 280 с.
 16. *Новоженков Ю.И.* Полиморфизм и микроэволюция // Онтогенез, эволюция, биосфера. М., 1989. С. 144-156.
 17. *Сабинин Д.А.* Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.
 18. *Скворцов А.К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
 19. *Тарабрин В.П., Кондратьев Е.Н., Баикатов В.Г., Игнатенко А.А., Коршиков И.И., Чернышова Л.В., Шацкая Р.М.* Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей. Киев: Наукова думка, 1986. 216 с.
 20. *Тихомиров Б.А.* Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973. С. 288.
 21. *Хохряков А.П.* Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 167 с.
 22. *Шилов И.А.* Биологические проблемы гомеостаза биосферы // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49. № 2. С. 166-173.
 23. *Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.
 24. *Юсуфов А.Г.* Эволюция онтогенеза и индивидуальности у растений // Проблемы эволюционной физиологии растений: Мат. симп. Л.: Наука, 1974. С. 96-98.
 25. *Augros R., Stanciu G.* Systematic differentiation. A new evolutionary synthesis // Biol. Forum. 1987. V. 80. N 4. P. 531-556.
 26. *Beurton P.J.* How is a species kept together? // Biol. and Phil. 1995. V. 10. N 2. P. 181-196.
 27. *Katschnelinboigen A.* Change and evolution // Syst. Res. 1991. V. 8. N 4. P. 77-93.
 28. *Kulagin A.Yu.* Salicaceae: Ecological specificity, Sex dimorphism and Pollutant tolerance // XXIII Int. Hortic. Congr. Firenze (Italy). August 27-September 1, 1990. TEC-NOPRINT, Bologna, Italy. 1990. P. 4311.
 29. *Mazer S.* Material investment and malereproductive success in angiosperms: parent-offspring conflict or sexual selection? // Biol. J. Linn. Soc. 1987. V. 30. N 2. P. 115-133.
 30. *Shuys R.* On adaptation, the assessment of adaptations, and the value of adaptive arguments in phylogenetic reconstruction // Zool. Syst. and Evolutionsforsch. 1988. V. 26. N 1. P. 12-26.
 31. *Smith W.H.* Air Pollutions and Forests. Inveration between Air Contaminants and Forest Ecosystems. New York et al.: Springer, 1981. 381 p.

PECULIARITIES OF GROWING WOODY PLANTS IN THE EXTREME FOREST CONDITIONS: THE RATIO OF EVRY-, POST - AND PREADAPTATION

©2013 A.Yu. Kulagin

Institute of Biology, Ufa Sci. Centre of RAS, Ufa

The paper considers the ecological aspects of adaptation of woody plants to extreme forest vegetation conditions. The success of the growth is associated with a change in the ratio of evry-, post- and preadaptations in ontogenesis.

Key words: woody plants, extreme environmental conditions, technogenesis, ontogenesis, adaptation.