

І.П. РИХЛІВСЬКИЙ

Подільський державний аграрно-технічний університет
Україна, 32300 м. Кам'янець-Подільський, вул. Т. Шевченка, 13

ГЕНЕЗИС ПОГЛЯДІВ НА МЕХАНІЗМ АКЛІМАТИЗАЦІЇ РОСЛИН*

Розглянуто механізм акліматизації рослин з точки зору сучасних досягнень молекулярної генетики. Генетичною основою натуралізації є історично сформована норма реакції, в межах якої формуються адаптаційні ознаки і властивості. При акліматизації зміни адаптаційних ознак і властивостей пов'язані зі зміною норм реакцій організмів під впливом навколишнього середовища, тобто акліматизація — це своєрідний вид селекції: створення з не пристосованих до даних кліматичних умов рослин, пристосованих настільки, що вони стають невід'ємною складовою місцевої флори.

Інтродукція (від лат. *introductio* — введення) як науковий термін застосовується у біології після опублікування праці А. Декандоля "Раціональна ботанічна географія" (1858) [3]. Під цим терміном розумілося перенесення рослини з однієї місцевості в іншу, де раніше вона не була відома. Подібне трактування не змогло ввібрати в себе всі можливі ситуації, а тому сприяло виникненню багатьох суперечностей навколо складності приживання рослин у різних кліматичних умовах. Наприклад, рослина з пункту "А" може гарно прижитися в пункті "Б" і погано — в пункті "В", а в пункті "С" зовсім не прижитися. Вирішення подібних суперечностей відбулося за рахунок введення понять "натуралізація" та "акліматизація". Під натуралізацією розуміли інтродукцію рослин у країни, де природні і кліматичні умови були близькими або навіть тотожними до умов району їх походження [8]. Отже, натуралізація розглядалася як механічне перенесення рослин у нове для них місцезростання без істотних змін

умов існування, а тому не потребувала жодних біологічних пристосувань до умов нового місцезростання.

Термін "акліматизація" походить від латинського "ad" — до (для) і грецького "klima" — клімат і означає пристосування організмів до нових кліматичних, ґрунтових, агротехнічних умов і біоценозів. На потенційні можливості пристосувальних змін рослинних і тваринних організмів на шляху їх еволюційного удосконалення першим звернув увагу Ж.Б. Ламарк. У праці "Філософія зоології" (1809) положення про тренування і нетренування органів та успадкування набутих ознак він представляв як універсальний закон еволюції. На його думку, постійно функціонуючі органи посилюються і розвиваються, а нефункціонуючі, навпаки, послаблюються і з часом зникають. Функціонально-морфологічні зміни, які виникають за життя особини, передаються з покоління в покоління, тобто успадковуються [6].

У другій половині XIX ст. вчення Ж.Б. Ламарка, яке ввійшло в історію науки як ламаркізм, трансформувалося в три самостійні напрями: ектогенез, автогенез і неовіталізм.

Ектогенезисти (Г. Спенсер, Т. Еймер, А. Жіар, Г. Бонье) в еволюційному процесі надавали перевагу зовнішнім умовам. Організм виступав пасивним матеріалом, а

* Відбираючи матеріали для публікацій, редакція журналу прагне надати читачам можливість ознайомитися з різними поглядами на нагальні наукові проблеми, обговорити полемічні питання, адже науковий журнал — це передусім дискусійна трибуна. Тому редакція журналу ухвалила надрукувати статтю І.П. Рихлівського, запрошуючи читачів до дискусії.

всі характерні для нього зміни були наслідком впливу умов середовища.

Автогенезисти (К. Негелі, Г. Осборн, Е. Коп, Л. Берг), навпаки, нехтували дією навколишнього середовища і зосереджували увагу на адаптивних мутаціях, які з невідомих причин індукуються самим організмом.

Неовіталісти (А. Паулі, Р. Франсе, А. Вагнер) основне джерело еволюції вбачали в свідомих вольових актах організмів. Вони наділяли свідомістю і пам'яттю як організм в цілому, так і кожен його клітину.

Повною протилежністю цим поглядам на еволюцію виглядало вчення Ч. Дарвіна, згідно з яким існує дві форми мінливості — визначена і невизначена. Визначена мінливість — це пристосувальна реакція організмів на дію чинників навколишнього середовища. Пов'язані з нею зміни мають обмежений термін існування. За відсутності дії чинників, які їх спричинили, вони зникають вже в наступному (наступних) поколінні [2].

Невизначена мінливість також індукується дією зовнішніх чинників, але немає пристосувального характеру. Вона успадковується, а тому Ч. Дарвін вважав її головним матеріалом еволюції. Проте уявлення про невизначену мінливість як матеріал еволюції тривалий час залишалось найвразливішою стороною теорії Дарвіна через загальноприйняте на той час вчення про поглинаючі схрещування, завдяки яким новоутворені зміни при схрещуванні розчиняються, зникають, оскільки спадковість, як тоді вважалось, не пов'язана з успадкуванням окремих ознак, а являє собою тільки загальні властивості. Це протиріччя дарвінівської теорії вперше відмітив Ф. Дженкінс, який показав, що при схрещуванні рослини з новою ознакою з рослиною, яка не має її, утворюється потомство з послабленим удвічі виявом цієї ознаки. В наступних поколіннях вона дедалі більше зменшуватиметься і поступово зникне, а тому еволюція за таких умов неможлива. Таким чином були створені тео-

ретичні передумови для визнання модифікаційної мінливості головним чинником еволюції: умови середовища впливають на індивідуальний розвиток організмів, визначають їх морфологічні і фізіологічні властивості, а також зумовлюють адекватні зміни генотипу і тому успадковуються. Була сформульована ідея успадкування набутих протягом індивідуального розвитку рослинного (тваринного) організму ознак.

Хибні висновки Ф. Дженкінса були спростовані відкриттям Г. Менделя (1865), згідно з яким рецесивні мутації, що виникають в організмі, не зникають, а зберігаються в популяціях в гетерозиготному стані. Це стосується і частки ознак батьківських форм при схрещуванні. Вони не знищуються, не зміщуються, а проявляються у гібридних рослин першого покоління (F1) у формі, характерній для одного з батьків, або у проміжній формі. В наступних поколіннях у результаті розщеплення ознаки знову проявляються в певних співвідношеннях. Ознака, яка нібито зникає в першому поколінні, є рецесивною, а та, яка проявляється, — домінантною [9].

Після встановлення дискретності спадкових чинників, їх відносної стабільності, зникли всі сумніви щодо того, що основним еволюційним матеріалом є невизначена мінливість мутаційного походження.

Тогочасна класична генетика, в принципі визнаючи мінливість живої природи, не пов'язувала її еволюційний процес із змінами навколишнього середовища. Вона відкидала будь-яку можливість безпосередньо змінювати умовами життя спадковість рослинного (тваринного) організму, а також ставила під сумнів більш ранню еволюційну теорію, побудовану на існуванні іманентної (внутрішньо притаманної) здатності організмів змінювати ознаки у відповідь на цілеспрямовані зовнішні подразнення і передавати їх нащадкам.

Короткий аналіз зміни поглядів на природу мінливості, з якою безпосередньо по-

в'язується процес акліматизації рослинних організмів, показує як в першій половині ХХ ст. утворилася колізія теоретичних постулатів, які взаємовиключають один одного.

З одного боку, згідно з концепцією успадкування набутих під час індивідуального розвитку ознак, акліматизаційний процес не має жодних біологічних і генетичних перешкод. Кожна рослина, перенесена в умови іншого клімату, поступово пристосовується через систему певних "виховних дій". Уся складність процесу полягає тільки в правильному визначенні його методики, тобто яким фактором впливати, в якій дозі (експозиції) і на якому етапі розвитку рослин.

У підручнику для сільськогосподарських інститутів "Селекція і насінництво польових культур" (автор — М.М. Максимович) зазначалося, що: "...змінюючи умови навколишнього середовища, виховуючи батьківські форми і їх нащадків у відповідних умовах, людина значною мірою може керувати формуванням спадковості. Це положення повністю відповідає матеріалістичному розумінню біологічних процесів і найважливішого з них — спадковості... Зміна спадковості організму завжди адекватна дії умов навколишнього середовища. Будь-який чинник навколишнього середовища змінює не взагалі властивості або ознаки, а тільки ту властивість або ознаку, розвиток яких визначає даний чинник" [7].

Згідно з класичною генетикою, акліматизація як процес пристосування рослинного організму до умов навколишнього середовища залишалася досить проблематичною. По-перше, дія чинників навколишнього середовища адекватних змін не спричиняє, і на цій основі акліматизація взагалі неможлива. По-друге, акліматизація можлива за умов виникнення мутацій або генних рекомбінацій, які успішно пройшли адаптаційний відбір. На практиці свідоме створення необхідних мутантних форм і рекомбінантів потребує спеціальної

селекційної роботи і не завжди дає позитивні наслідки.

І.І. Шмальгаузен у праці "Фактори еволюції" підкреслював, що виникнення окремих мутацій має всі ознаки випадкових подій, які неможливо ані передбачити, ані викликати штучно, що "...зв'язку між якістю мутації і певною зміною чинників зовнішнього середовища не існує" [12].

Точка зору Ю.А. Філіпченка полягала у тому, що "...еволюція організмів виникає насамперед під впливом внутрішніх причин, закладених у них самих, до яких чисто вторинно можуть домішуватися дії навколишнього середовища" [11].

Значно пізніше, більш ніж через 40 років, подібні погляди висловлював В.В. Сахаров: "Наш аналіз явищ природи привів до найрішучішого висновку про вторинне, підпорядковане значення середовища. Провідний же початок розвитку організмів закладений у самих організмах і повинен розумітися як "саморух", "саморозвиток". За його словами, в еволюції "...не під безпосередньою дією умов, а в логіці саморозвитку спочатку виникають нові ознаки і властивості, завдяки яким і створюються можливі зміни умов існування" [10].

Проте деякі результати досліджень з насінництва, селекції та інтродукції не вписувались в такі категоричні схеми і вимагали додаткових пояснень. Наприклад, перетворення озимих форм злаків на ярі і навпаки; залежність продуктивності культури від умов репродукції насіння; окремі позитивні наслідки використання методу ступінчастої акліматизації при переселенні рослин у несприятливі для них умови тощо.

Не можливо було відкинути факт створення одного із шедеврів світової селекції — сорту пшениці Миронівська 808 методом цілеспрямованої зміни ярої форми пшениці Артемівка в озиму. Не зовсім вписувався в тогочасну генетичну теорію факт створення іншого сорту — Поліська 70 методом ендоспермальної ін'єкції озимої пшениці Безос-та 1 озимим житом Тацинський голубий.

Вимагали більш чіткого теоретичного обґрунтування результати досліджень залежності продуктивності рослин від умов репродукування насіння, викладені в класичних працях Дж. Ацці та інших. У досліджах Дж. Ацці насіння чотирьох сортів пшениці вирощувалось у двох пунктах Італії: в Перуджі (волога погода) і Мессіні (жарка суха погода). Більш урожайним виявилось насіння мессінської репродукції. Воно перевищувало перуджанське насіння у сорту Обердан на 12,2%, Азізія — на 39,6%, Міллаццо — на 38,3% і Ардіто — на 15,7% [1].

Подібні результати, а їх було досить багато, вимагали більш глибокого вивчення механізмів впливу умов життя на природу рослин, їх спадкові властивості.

Частковому розв'язанню проблеми сприяли відкриття в молекулярній генетиці, зроблені наприкінці ХХ ст., коли було встановлено, що поряд із структурними генами, особливості успадкування яких досліджувались на етапі становлення класичної генетики, існує ціла низка спадкових явищ, пов'язаних з надлишковою ДНК. Явище надлишковості полягає в тому, що наявна ДНК в клітині набагато перевищує за кількістю ДНК, якою представлений увесь комплекс структурних генів, що кодують білки. Так, у дрозофіли загальний вміст ДНК у 20 разів більший за її кількість, представлену структурними генами, у людини — в 40 разів тощо. Синтез надлишкової ДНК є реакцією організму на вплив умов зовнішнього середовища. Функціональне значення її пов'язане з тиражуванням генів, що відповідають у даний момент за адаптаційні процеси. Експериментальним підтвердженням подібного явища можуть бути досліди, в яких під впливом отрут, введених у клітину ссавців, спостерігалось тиражування в хромосомі під дією ферменту зворотної транскриптази сотень копій потрібного структурного гена, що сприяло зростанню резистентності до летального чинника. Процес насичення хромосом не-

обхідними копіями може відбуватися як у зародкових, так і в соматичних клітинах. Як наслідок спостерігається певний паралелізм ідентичних за своїм характером адаптаційних процесів у сомі і в зародкових клітинах, за яким стоїть єдність фізіологічної і генетичної адаптації. Інакше кажучи, властивості, яких набуває рослина в процесі онтогенезу, мають матеріальну основу для свого збереження і передачі наступним поколінням [4, 13].

Це відкриття дало змогу розкрити один з механізмів зростання фізіологічної стійкості рослинного організму в критичній ситуації і фіксування модифікаційної мінливості в структурних елементах спадковості.

Встановлена можливість переходу модифікаційної мінливості в генотипічну підтвердила наявність позитивного впливу кліматичних умов і агротехнічних заходів на репродуктивні властивості насіння. Крім того, вона повністю зруйнувала теорію успадкування набутих ознак за Ламарком. Річ у тім, що із зміною умов навколишнього середовища з'являється не ознака, яка закріплюється в спадковому апараті організму, а виникає потреба в цій ознаці, яка і реалізується за рахунок тиражування копій потрібних структурних генів. Інакше кажучи, під дією навколишнього середовища виникає відповідна адаптаційна ознака, тобто білок або група білків; для генетичного закріплення набутої ознаки білки повинні сформувати відповідні РНК і ДНК. А такий процес в принципі неможливий, оскільки особливості білків залежать від інформації, яка транскрибується з ДНК і РНК. Транскрибування ж генетичної інформації з білків на ДНК і РНК сучасній науці невідоме.

За сучасним уявленням, зміну норми реакції організму схематично можна описати так: під дією навколишнього середовища виникає потреба в трансформованні норми реакції організму; відповідно до цього відбувається тиражування необхідних генів; ДНК і РНК цих генів формують відповідні

білки, тобто формуються певні адаптаційні властивості (ознаки) організму.

Інший шлях впливу екологічних чинників на спадкові структури рослинних організмів, завдяки якому змінюється норма генетичної реакції, дослідив на молекулярному рівні О.О. Жученко. Він створив нову концепцію поняття сутності і закономірності рекомбіогенезу в процесі еволюції і селекції, що сприяло розробці методів керування цим явищем. За цією концепцією, залежність особливостей рекомбіогенезу від умов середовища розглядається як видове еволюційне пристосування, яке забезпечує стратегію нагромадження і вивільнення генетичної мінливості [5].

Досліди, проведені О.О. Жученком, показали, що відбір організмів на стійкість до температурних режимів призводить до швидкої перебудови генотипічної системи регуляції рекомбінацій. Зміни кросинговеру відбуваються під впливом зовнішніх чинників не тільки в стадії зіготи і пахітени першого поділу мейозу, коли має місце обмін гомологічними частинами між хроматидами, а й на більш ранній стадії мейозу. Це наштовхує на думку, що через зміни метаболізму відбувається щось на кшталт запам'ятовування дії чинників середовища, яке впливає на хід кросинговеру. За О.О. Жученком, це явище називається онтогенетичною пам'яттю. Враховуючи, що реакції кросинговеру на чинники середовища входять до системи норми реакції, О.О. Жученко дійшов висновку, що кросинговер у пристосованих організмів пригнічується, а у організмів з порушеними пристосуваннями — посилюється. Таким чином, це явище регулює відповідь спадкової системи на потребу в рекомбінаціях за умов зміни середовища. Такий системний підхід, що інтегрує регулятивну роль організації геному під впливом екологічних чинників, приводить до нового розуміння рекомбінаційної системи виду. В ньому втілена ідея про значущість еколого-філогенетичної залежності природи головних властивостей генетичної систе-

ми виду від історії взаємодії генотипу з умовами середовища [4].

Наведені приклади досліджень з молекулярної генетики значно розширюють сучасні поняття про механізми впливу умов навколишнього середовища на генетичну основу рослинного організму; вони розкривають нові шляхи розвитку та удосконалення адаптаційних можливостей рослин при перенесенні їх у нові, не характерні для них умови.

Отже, з точки зору сучасної генетики, натуралізація рослин являє собою вид адаптації, який контролюється онтогенетичною (модифікаційною) мінливістю. Генетичною основою натуралізації є історично сформована норма реакції організму, в межах якої здійснюється пристосування рослини до нових умов і розвиток, при потребі, певних адаптаційних ознак і властивостей.

Акліматизація також являє собою вид адаптації, але в основі її лежить філогенетична (генотипна) мінливість, яка реалізується через перетворення генетичної програми, пов'язаної із зміною норми реакції організмів під впливом навколишнього середовища. Це своєрідний вид селекції — створення із недостатньо пристосованої до даних кліматичних умов рослини пристосованої до такого ступеня, що вона стає невід'ємною частиною місцевої флори.

1. *Ацци Дж.* Сельскохозяйственная экология / Пер. с англ. Н.А. Емельяновой и др. — М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1959. — 479 с.

2. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора // Дарвин Ч. Сочинения. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — Т. 3. — С. 253—678.

3. *Декандоль А.* Раціональна ботанічна географія. — 1858.

4. *Дубинин Н.П.* Новое в современной генетике. — М.: Наука, 1986. — 223 с.

5. *Жученко А.А.* Экологическая генетика культурных растений. — Кишинев: Штиинца, 1980. — 587 с.

6. *Ламарк Ж.Б.* Философия зоологии. — М.; Л.: 1935. — Т. 1; 1937. — Т. 2.

7. Максимович М.М. Селекция и семеноводство полевых культур. — М.: Сельхозиздат, 1962. — 407 с.

8. Малеев В.П. Теоретические основы акклиматизации. — Л.: Гос. изд-во колхоз. и совхоз. лит-ры, 1933. — 160 с.

9. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. — М.; Л.: Наука, 1935.

10. Сахаров В.В. Организм и среда. — М.: Знание, 1968. — 47 с.

11. Филипченко Ю.А. Изменчивость и эволюция. — Петербург; Берлин; Стокгольм; Лондон: Изд-во З.И. Гршебина, 1921. — 73 с.

12. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. — 2-е изд. — М.: Наука, 1968. — 444 с.

13. Grov J. Can Lamarck be Resurrected? // Cell. — 1980. — Vol. 19. — P. 807.

И.П. Рыхлівський

Подольский государственный аграрно-технический университет, Украина, г. Каменец-Подольский

ГЕНЕЗИС ВЗГЛЯДОВ НА МЕХАНИЗМ АККЛИМАТИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ

Рассмотрен механизм акклиматизации растений с точки зрения современных достижений молекулярной генетики. Генетической основой натурализации является исторически сформированная

норма реакции, в границах которой формируются адаптационные признаки и свойства. При акклиматизации изменения адаптационных признаков и свойств связаны с изменением норм реакций организмов под влиянием внешней среды, то есть акклиматизация — это своеобразный вид селекции: создание из не приспособленных к данным климатическим условиям растений приспособленных настолько, что они становятся неотъемлемой частью местной флоры.

I.P. Rykhlivsky

Podillya State Agrarian-Engineering University, Ukraine, Kamenets-Podolskiy

GENESIS VIEWS ON THE MECHANISM OF PLANT ACCLIMATIZATION

It has been found that mechanism of plant acclimatization from the point of view modern achievements in molecular genetics. Genetic foundation of naturalization is historically form reaction norm in the limits of this norm the properties and characteristics of plant adaptation are formed. Changes of adaptation features and characteristics of acclimatization are connected with change reaction norm of organisms under influence of environment. Thus the acclimatization is original type of selection — formation from non-adapted to definite climatic conditions plants and are so adapted that become definite part of local flora.