

## АДАПТАЦИЯ: ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ, ТЕРМИНЫ И ИХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ, ГЕНЕТИКО-АДАПТИВНЫЕ ОСНОВЫ, ЗАКОНОМЕРНОСТИ АДАПТИВНЫХ СИСТЕМ

Академик Масюк Н.Т., Ректор Государственного  
аграрного университета, г. Днепрпетровск

Растительные организмы характеризуются весьма чувствительной системой регулирования (перестройки) жизненных процессов, а следовательно, высокой динамикой адаптации (приспособлений) к сильно изменяющимся экологическим ресурсам среды. Причем изменения эти контрастно проявляются в течение одного дня, день ото дня, из месяца в месяц и год от года. Например, в течение суток постоянно изменяются интенсивность освещения, качество свега, температура, газовый состав и влажность воздуха, сила и направление ветра, температура почвы, влага и воздух в почве, ее физическое и биологическое состояние, вследствие чего существенно изменяются жизненные процессы: фотосинтез, дыхание, транспирация, поглощение воды и питательных веществ, выделение метаболитов, специфично устанавливаются суточные ритмы цветения и опыления, изменяется расположение цветков и соцветий, ориентация листьев и др. В связи с различиями в образовании и расходовании ассимилянтов (при смене дня ночью) происходят колебания в массе органов растений [Работнов, 1983]. Осваивая две среды одновременно (почвенную и воздушную), находясь в неподвижном состоянии, растения исторически (эволюционно) выработали нормы реакций на все естественные изменения в окружающей среде. Если животные, ведя подвижный образ жизни, могут от неблагоприятных и экстремальных условий уходить, мигрируя в убежища, впадая в спячку, осуществляя перелеты, строя защитные экологические ниши, то растения остаются на месте неподвижными, принимая непосредственно на себя весь комплекс

изменчивости внешних условий, в следствии чего они имеют повышенную (в сравнении с животными) экологическую пластичность и большой потенциал замещаемости (компенсации) ресурсов экологических факторов ресурсами других факторов, ближе находящихся к оптимуму (например, почвенных воздушными или, наоборот, воздушных почвенными), т.е. на фоне множества сложившихся ресурсных комбинаций между абиотическими факторами, а также абиотическими и биотическими взаимодействиями. В результате чего возникает синергический эффект, сумма которого обычно больше, чем действие каждого отдельно взятого факториально-ресурсного компонента.

По всем этим причинам популяции неподвижных организмов подвергаются особенно сильному воздействию естественного отбора. Существует правило: прикрепленные организмы вынуждены соответствовать условиям своего существования, подвижные организмы в состоянии выбирать подходящие условия.

Несмотря на столь высокую динамичность экологических условий, организмы к ней успешно приспосабливаются благодаря наличию у них свойства генетической преадаптации и фенотипической изменчивости, обеспечивающих экологическое соответствие между организмами и средой, рост, развитие и размножение.

**Термины и их определения, классификация адаптации.** В самом распространенном понимании: адаптация - приспособление строения и функций организмов (и их групп) к условиям существования. В биологическом энциклопедическом словаре приводится следующая трактовка этого термина: «адаптация – совокупность морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей данного биологического вида, обеспечивающая возможность специфического образа жизни в определенных условиях внешней среды. Различают общие адаптации (приспособления к жизни в обширной зоне среды...) и частные адаптации (специализа-

ции к определенному образу жизни...). Адаптацией называют также сам процесс выработки приспособлений организмов к условиям их существования».

А.В.Жученко отмечает: «В основе эволюционной стратегии развития живой природы лежит экологическая специализация каждого вида фауны и флоры с одновременным ростом их разнообразия и числа ... Точное и, в то же время, ограниченное приспособление к абиотическим и биотическим условиям окружающей среды в процессе естественного отбора дает каждому виду значительные биоэнергетические преимущества».

Различия в практической значимости общей и специфической (частной) адаптивности состоит в том, что первая является единственной возможностью обеспечить адаптивность агроценозов к непредсказуемым факторам внешней среды, тогда как вторая – к прогнозируемым. Обе адаптации взаимосвязаны таким образом, что специфическая адаптация подчиняется общей (подсистема подвластна системе).

В словаре-справочнике по экологии [Сытник и др., 1994] значится два определения термина «адаптация»:

- 1) процесс приспособления организма к изменяющимся условиям среды,
- 2) виды врожденной и приобретенной приспособительной деятельности организмов на клеточном, органном или организменном уровнях.

Адаптация вырабатывается под воздействием естественного и искусственного отборов в конкретных условиях среды с участием факторов изменчивости и наследственности. Эволюционно-историческая адаптация возникает на базе наследственных изменений – мутаций и комбинирования их под контролем отбора. Адаптация к неустойчивым условиям вырабатывается на базе ненаследственных фенотипических изменений – модификаций. Длительное направленное изменение условий среды вызывает постепенную перестройку прежней адаптации или формирование новой. Эволюционная

адаптация – наиболее длительный (на протяжении жизни многих поколений) процесс приспособления к среде, который зависит от приобретения новой генетической информации, детерминирующей (строго определяющей) новые адаптивные фенотипические признаки.

Здесь же [Сытник и др., 1994] приводится следующая классификация адаптаций:

- адаптация биологическая – процесс, обеспечивающий эффективное существование организма в изменчивых условиях среды (морфологические либо физиолого-биохимические изменения, генотипически и фенотипически закрепленные),
- адаптация биохимическая – способность организмов направленно изменять свою метаболическую активность и скорость биохимических реакций, при которых процессы протекают вполне удовлетворительно, несмотря на существенные изменения некоторых факторов окружающей среды,
- адаптация генетическая – способность организмов широкого географического распространения образовывать адаптированные к местным условиям популяции – экотипы (их оптимумы и пределы толерантности соответствуют специфике местообитаний),
- адаптация компенсаторная – изменения в окружающей среде вызывают обратимые отклонения в функциях организма с последующими биохимическими изменениями, восстанавливающими функциональные способности организма до прежнего уровня,
- адаптация модификационная – возникновение у организма признаков, и свойств позволяющих ему выжить при изменяющихся условиях среды (процессы не связаны с изменением генотипа),
- адаптация морфологическая – приспособления, возникающие на уровне клетки, тканей и целого организма,

- адаптация регуляторная – способность организмов приспособительно реагировать на изменение физических факторов среды, использовать их естественную периодичность для распространения своих функций во времени и программирования своих жизненных циклов на самое благоприятное время;
- адаптация физиологическая – совокупность физиологических особенностей, обуславливающих уравнивание организма с постоянными или измененными условиями среды;
- адаптивная радиация – возникновение в пределах вида (или группы родственных видов) форм, приспособленных к различным условиям обитания в результате освоения организмами новых адаптивных зон.

Адаптивные признаки растений лежат в основе классификации жизненных форм. Они складываются в результате естественного отбора в определенных условиях среды.

Один и тот же вид растений в разных экологических условиях может иметь разные жизненные формы. Например: древесные и плодовые культуры на черноземах получают нормальное развитие и габитус деревьев первой величины, большая часть из них мегатрофы. На горных породах (образующихся в местах добычи полезных ископаемых или на сильноэродированных склонах, где встречаются обнажения до почвообразующих пород), в которых весьма ограничены запасы питательных веществ и продуктивной влаги, иногда присутствует засоление, растет в виде деревьев третьей величины или кустарников.

Таким образом, адаптация обеспечивает отдельным особям, популяциям, видам, сообществам устойчивость к влиянию абиотических факторов среды, приспособления к различным экологическим условиям на протяжении онтогенеза и обуславливает возможность существования отдельных индивидов и сохранение вида, т.е. избирательное выживание и

успешное размножение наиболее приспособленных организмов.

**Общее понятие о генотипе и мутациях.** Генотип (в переводе с греческого языка – отпечаток) – «совокупность материальных структур клетки, выполняющих функцию наследственности. Такими структурами являются ядерный геном и внеядерные, внехромосомные (цитоплазмические и пластидные) наследственные факторы. Генотип представляет собой единую систему взаимодействующих генов, является носителем генетической информации и при взаимодействии с комплексом факторов внешней и внутренней среды обуславливает и контролирует развитие, строение и жизнедеятельность организма, формирование его признаков, т.е. его фенотип» [Словарь-справочник по экологии, 1994, с.100].

Генотипы подвержены изменениям во времени в связи с устойчивыми и радикальными изменениями экологических ресурсов, под влиянием космических факторов, планетарных геохимических циклов, глобального агропромышленного комплекса и вирусов.

Физические, химические и биологические факторы, вызывающие наследственные изменения, называются мутагенными, а внезапное изменение наследственности организмов – мутациями.

К физическим факторам относятся: разные виды излучений (ультрафиолетовое, рентгеновское, гамма-излучение), нейтроны, низкие и высокие температуры; к химическим – различные типы химических соединений (пестициды, удобрения, выхлопные газы автотранспорта, формалин, соли тяжелых металлов и др.); к биологическим – вирусы.

Установлено, что мутации вызывают наследуемые изменения в молекулах ДНК. Мутация, возникающая в одной из соматических клеток организма, может изменять наследственные признаки самой этой клетки и тех частей организма, которые образуются из ее потомков. Если мутация происходит в тех клетках, из которых затем образуются яйцеклетки

или сперматозоиды, то измененные наследственные признаки могут быть переданы потомкам данного организма.

К настоящему времени известны следующие типы мутаций [П.Кемп, К.Арис, 1988]:

- превращение одного нуклеотида в другой,
- включение одного или нескольких нуклеотидов в нуклеотидную последовательность ДНК,
- выпадение одного или нескольких нуклеотидов от нуклеотидной последовательности ДНК,
- инверсия какого-либо участка нуклеотидной последовательности,
- присоединение части одной хромосомы к другой хромосоме,
- утрата одной или нескольких целых хромосом,
- появление дополнительных копий одной или нескольких хромосом.

К.М.Сытник и др. (1994 г.) приводят следующую классификацию мутаций:

- прямые, если их проявление приводит к отклонению признаков так называемого дикого типа (наиболее распространенного в природе),
- обратимые или реверсии, если приводят к полному или частичному восстановлению дикого типа,
- генеративные, если происходят в половых клетках и в этом случае передаются последующим поколениям,
- соматические, если возникают в любых других соматических клетках и наследуются только при вегетативном размножении,
- ядерные, если в процессе участвуют хромосомы ядра,
- цитоплазматические если затрачивают цитоплазматический материал, заключенный в цитоплазматических органах клетки – митохондриях, пластидах и т.д.

Акцентируя внимание на мутациях, хотим подчеркнуть, что конец 20-го века ознаменовался сильнейшим давлением физических (особенно Чернобыльская катастрофа), химиче-

ских, возрастание применения чуждых биосфере веществ и биологических (СПИД) факторов на живое вещество, что ставит под угрозу сам факт выживания человечества на планете.

Особи с одинаковыми генотипами в различных условиях могут отличаться друг от друга по характеру проявления признаков (особенно количественных), т.е. различаться по фенотипу, и, наоборот, особи с разными генотипами могут иметь одинаковый фенотип.

Наиболее доступным способом определения генетического потенциала нескольких сортов или гибридов сельскохозяйственных культур (по отношению друг к другу) является опытное их изучение в одинаковых экологических условиях (скажем, отдельно на плакорных участках или отдельно на склонах южной экспозиции и т.д.), тот сорт или гибрид, который обеспечивает высшую урожайность (на протяжении ряда лет) является генетически устойчивым и лучше всего использует ресурсы данного экотипа. Анализ этих же данных по каждому сорту или гибриду в отдельности, но сгруппированных по годам с различными погодными условиями, дает представление о фенотипической изменчивости. Исследование одного сорта и гибрида в различных экологических условиях (плакоры, склоны северной и южной экспозиции, днище балки, орошение, удобрения и т.д.) позволяет установить норму реакции, т.е. потенциал фенотипической изменчивости (без изменения генотипа) под влиянием известных факторов, точнее комбинаций ресурсов экологических факторов. При этом следует учитывать, что генотип определяет норму реакции.

Наличие особей одинакового генотипа характерно для видов с бесполом размножением (включая вегетативное) и для чистых линий.

Наибольшую ценность представляют сорта, способные давать высокую продуктивность при благоприятных условиях и незначительно снижать ее при неблагоприятных.

**Общие понятия о фенотипе.** Реакция возникающая в процессе гибридизации особей на условия окружающей среды проявляется в фенотипической изменчивости. Термин «фенотип» в переводе с греческого означает «являю, обнаруживаю» и определяется «как совокупность всех признаков и свойств особи, формирующихся в процессе взаимодействия ее генетической структуры (генотипа) и внешней, по отношению к ней, среды». В фенотипе не реализуются все генотипические возможности, и он является лишь частным случаем реализации генотипа в конкретных условиях. Однозначного соответствия между генотипом и фенотипом нет: изменения генотипа не всегда сопровождаются изменением фенотипа, а изменения фенотипа не обязательно связаны с изменением генотипа. В процессе микроэволюции отбор идет по фенотипу. В связи с этим в популяциях сохраняются особи либо с широкой нормой реакции, пределы которой определяются генотипом, либо особи нужного фенотипа, определяемого генотипом достаточно жестко. При наличии в популяции особей разного генотипа отбор по фенотипу опосредованно приводит к отбору по генотипу. Если отсутствует генотипическая изменчивость, то отбор по фенотипу не дает результатов [БЭС, с.668].

Установленные Г.Менделем закономерности распределения в потомстве наследственных признаков показывает, что при гибридизации возникают многочисленные особи определенной генетической структуры с различным восприятием ресурсов окружающей среды. Сравнивая сорта и гибриды сельскохозяйственных культур в различных экологических условиях (плакоры, склоны северных и южных экспозиций, орошение, удобрения, пестициды), можно определить степень проявления генотипической и фенотипической изменчивости (по физиологическим, биохимическим, морфологическим, продуктивным параметрам) и на этой основе подбирать асортимент сортов и гибридов, наиболее подходящих (адаптированных) к различным местообитаниям.

Оценивая особенности роста, развития и продуктивности сортов озимой пшеницы в пределах одного опытного поля (участка, сортоиспытательной станции), можно определить степень наследственной изменчивости и степень адаптированности испытываемых сортов к местным условиям (путем сопоставления с районированным сортом, наиболее адаптированным к данному местообитанию). Отклонения в сторону существенного повышения урожайности свидетельствуют о высокой адаптации сорта и, наоборот, уменьшение – о низкой. В основе этого явления лежит генотипическая изменчивость, обусловленная ядерной мутацией, и генетическая адаптация. Если один и тот же сорт озимой пшеницы сравнивается в различных экологических условиях (на разных сортоучастках, расположенных, например, в зоне черноземов обыкновенных - настоящая степь, черноземов южных - полузасушливая степь, каштановых почв - засушливая степь, то отклонения в урожайности между сортоучастками будут свидетельствовать большей частью о феноменологической (модификационной) изменчивости и адаптивности.

Среди естественной флоры широким распространением пользуются зимующие формы растений: один вид (например: пастушья сумка, гулявник, ярутка и многие другие), имея одинаковый генотип, может проявляться в трех фенотипах – яровом, зимующем и озимом. Если такие растения прорастают весной, то в этом же году они завершают развитие, дают семена и ведут себя как однолетние яровые растения. Если семена этих растений прорастают в середине года и не могут в этом году закончить свою вегетацию (в связи с нехваткой теплого периода), то они в вегетативном состоянии уходят в зиму (в виде розетки или побега), перезимовывают и затем весной продолжают вегетацию, которая завершается образованием семян. Если семена этих растений прорастают осенью (вместе с озимыми культурами), то они ведут себя как озимые и также (как зимующие) завершают развитие (с обсеменением) на следующий год. В зимний период такие растения

выживают благодаря образованию мощной розетки листьев, которая прикрывает точку роста (возобновления) от сильных морозов. При весеннем развитии (по яровому типу) розетки могут образовываться. Эта группа растений имеет довольно широкий диапазон выносливости, активно поддерживаемый динамикой физиолого-биохимических и морфологических признаков, т.е. фенотипом.

Озимый ячмень – двуручка: высеянный весной ведет себя как яровая форма, высеянный осенью – как озимая. Высеянные весной и полученные в этом году семена (яровая форма) могут в этом же году высеиваться осенью (озимая форма). Этот пример показывает, каким большим потенциалом фенотипической изменчивости (адаптивности) обладает яровая форма озимого ячменя, что позволяет ей переносить зимой низкие температуры (минус 10-12°С) на глубине залегания узла крещения.

**Происхождение кукурузы по П.Рейвну, Р.Эверту и О.Айхорну (1990).** Кукуруза сильно отличается от своих предков, поэтому длительное время не удавалось их установить, и лишь сейчас стало известно, что ее культурная форма была выведена из дикого мексиканского злака теосинте, имеющего узкие колосья с двумя рядами зерен, заключенных в очень жесткие покровы. Их трудно молотить, но легко употреблять в поджаренном лопнувшем виде. Популяции теосинте встречаются спорадически от северной части Мексики до Гондураса в виде сорняка на кукурузных полях, в основном по их краям или в сухих зимой редколесьях и по крутым склонам возвышенностей Мексики. Этот вид может давать плодовые гибриды с кукурузой, которые встречаются всюду, где эти растения оказываются вместе.

Селекция кукурузы началась в Мексике более 7000 лет назад. Отбор велся прежде всего на увеличение числа рядов зерен в колосе (как у дикого подсолнечника – на увеличение числа цветков и соответственно семян).

Х.Илтис из Висконсинского университета высказал предположение, что современный початок кукурузы гомологичен терминальной части бокового колоса теосинте – структуре, которая первоначально была целиком тычиночной (только с мужскими цветами), но превратилась в пестичный колос (только с женскими цветками) в результате мутации. Изменение сопровождалось укорочением и утолщением всего соцветия.

Это могло быть связано с особыми подвижными генетическими элементами, изучение которых принесло Барбаре Мак-Клинтон Нобелевскую премию по физиологии и медицине в 1983г.

Углубления в оси початка, где находятся зерна, сильно отличаются от глубоких ячеек в колосе теосинте. Ни одна из диких форм последенего не имеет центрального тычиночного колоса кукурузы.

Важным событием в изучении эволюции кукурузы стало открытие нового ее многолетнего вида. Он был обнаружен студентом Гвадалахарского университета Рафаэлем Гусманом в горах около Гвадалахары (Мексика). Это растение, не образующее плодовых гибридов с культурной кукурузой, несет гены устойчивости ко многим основным группам вирусов, поражающих ее в США. Других источников устойчивости к этим патогенам не известно.

Используя многолетний вид кукурузы, селекционеры могут получать многолетнюю кукурузу, которая, кстати, сейчас испытывается на севере Аргентины. Многолетняя кукуруза в естественном состоянии встречается только на небольших площадях в горном поясе, где легко могла исчезнуть при распространении земледелия, оставшись неизвестной для науки.

Относительно происхождения кукурузы имеется упоминание и в работе А.А.Жученко (1990) следующего содержания. Около 4000 лет назад естественная гибридизация многолетнего теосинте и примитивной плёнчатой кукурузы, не

представляющих какого-либо интереса в сельском хозяйстве мексиканских индейцев, вызвала взрывообразный формообразовательный процесс, в результате которого появились исходные формы современной кукурузы, являющейся сегодня основной зерновой культурой во многих странах мира и прежде всего в США.

Заметим, что среди репродуктивных органов дикорастущих или культивируемых видов растений нет аналогов початку кукурузы (с твердым стержнем и многочисленными парными рядами зерен). Между тем примитивная кукуруза была хилым растением, крайне чувствительным к засухе и болезням, а теосинте – обычным сорняком на кукурузных полях.

Несмотря на некоторые разногласия в двух изложенных выше работах, следует отметить, что возникновение новых, более продуктивных и более эколого-адаптированных форм растений (по крайней мере кукуруза уже сейчас далеко перешагнула ареал своего происхождения и глубоко продвинулась в умеренные широты) усиливает и совершенствует разнообразие живого вещества планеты. Естественные популяции видов являются постоянно эволюционирующими единицами биологических систем в постоянно варьирующих условиях внешней среды, создавая громадное генотипическое разнообразие (в природе нет двух генетически идентичных особей, кроме однойцевых близнецов).

Почти повсеместно (правда, практически в единичном проявлении), а большей частью на участках гибридизации и полях с применением гербицидов, можно наблюдать, как на метелке (мужском соцветии) образуются открытые (без обверток), не совсем полноценные початки (факт, безусловно, проливающий определенный свет на ее происхождение и заслуживающий специального исследования в этом направлении).

Следуя закону гомологических рядов Н.И.Вавилова, можно предположить, что кукуруза может иметь озимую и

многолетнюю формы (как, например, озимая пшеница, пырей и др.). Введение в культуру таких ее форм несомненно повысит адаптивный потенциал этой весьма урожайной зерновой культуры.

**Жизненные формы растений (биоформы) и их классификация по К.Раункиеру.** Содержание термина: внешний облик (габитус) растений, отражающий их приспособленность к условиям среды, т.е. совокупность видов (как систематически близких, так и далеких) со сходными чертами и признаками, отражающими их историческую приспособленность к разнообразным условиям среды.

Простейшей, а во многих отношениях и наиболее удовлетворительной классификацией жизненных форм растений, не учитывающей их систематического положения, до сих пор остается классификация, предложенная датским ботаником К.Раункиером (1905, 1907, 1934). Она основана на расположении почек возобновления по отношению к поверхности почвы в неблагоприятных условиях (зимой, в засушливый период).

Рост побегов высших растений определяется закладкой меристем в точках роста, и Раункиер подразделил растения сообразно тому, где расположены и как защищены их верхушечные меристемы (см. таблицу).

Согласно этой классификации, выделяется пять основных типов жизненных форм: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты (геофиты, гелофиты и гидрофиты) и терофиты.

**Фанерофиты** (от греческого – видимый, открытый, явный) – жизненная форма растений, почки возобновления которой расположены высоко над поверхностью почвы и испытывают на себе весь комплекс воздействий факторов зимнего периода или засухи. У фанерофитов, произрастающих в умеренном и холодном поясах, а также в засушливых областях, почки защищены чешуями, иногда смолой; у тропических фанерофитов таких почечных чешуй нет. По высоте фанеро-

фиты подразделяются на: мегафанерофиты – выше 30 м, мезофанерофиты – 8-30 м, микрофанерофиты – 2-8 м, нанофанерофиты – ниже 2 м.

Хамефиты (от греческого – на земле) – жизненная форма растений, почки возобновления которой, защищенные почечными чешуями, находятся невысоко над поверхностью почвы (на 20-30 см) и, как правило, зимуют под снегом. К хамефитам относятся кустарнички, полукустарнички и многолетние травянистые растения. По характеру ветвления и экологическим особенностям выделяют пассивные хамефиты, у которых из-за недостаточного развития механической ткани стебли непрочные, не могут стоять прямо и под собственной тяжестью падают, укореняются, но верхние части их приподняты; активные хамефиты, у которых вегетативные побеги растут косо вверх, стебли невысокие, лишь немного возвышаются над поверхностью почвы, растения-подушки – у них побеги имеют мало механической ткани (как побеги пассивных хамефитов), но так тесно скручены, что поддерживают друг друга и создают плотную «подушку».

Гемикриптофиты (от греческого – полускрытый) – жизненная форма растений, у которых почки возобновления в неблагоприятный для вегетации период сохраняются на уровне почвы, иногда чуть выше и защищены чешуями, опавшими листьями и снежным покровом. К ним относятся многие травянистые, дву- и многолетние виды средних широт.

Криптофиты (от греческого – скрытый) – жизненная форма растений, у которых почки возобновления закладываются на корневищах, клубнях, луковицах и находятся на некоторой глубине в почве (геофиты) или под водой (гидрофиты). Произрастают в степях, лиственных лесах.

Терофиты (от греческого – лето) – жизненная форма растений, переживающих неблагоприятный период года (зиму, засуху) в виде семян (или спор), снабженных морфологическими и физиологическими приспособлениями эффективного противодействия морозу и обезвоживанию. Они свойст-

венны пустыням, полупустыням и южным степям. К ним относятся однолетники.

Изучение жизненных форм имеет большое значение для решения ряда теоретических и практических вопросов, в частности об особенностях влияния среды и направлениях приспособительных изменений организмов во время интродукции и акклиматизации.

Достоверно надежные результаты получаются, если составляются биологические спектры жизненных форм отдельно для плакоров, склонов северной и южной экспозиций, днищ балок (их сравнение дает представление об особенностях микроклиматических изменений и наиболее адаптированных жизненных формах для отдельных элементов рельефа). На основе анализа биологических спектров (дополненных характеристикой компонентов фитоценоза по отношению к свету, теплу, пище, воде, засолению и др.) составляется эколого-биологическая модель естественных фитоценозов, которая может быть использована (с определенными поправками) для создания агроэкосистем.

По результатам перезимования естественной флоры, особенно гемикриптофитов и криптофитов (озимых, зимующих, двулетних и многолетних дикорастущих видов) можно задолго до начала весенне-полевых работ (первые обследования делаются на склонах южной экспозиции, которые быстрее других освобождаются от снежного покрова) установить условия перезимовки и состояние посевов озимых культур и многолетних трав.

**Закономерности адаптации биосистем.** Адаптивный потенциал живого вещества (организмов) формировался в процессе длительной эволюции под влиянием естественного отбора, следствием которого, по Ч.Дарвину (1859), явились:

- индивидуумы, образующие видовую популяцию, не тождественны: они отличаются, пусть незначительно, по размерам, по скорости развития, по реакциям на температуру и проч.;

Таблица. Классификация жизненных форм растений по Раункиеру

Фанерофиты	<p>Почки возобновления или верхушечные точки роста расположены на воздушных побегах:</p> <p>а) вечнозеленые растения без почечных чешуй (выше 2 м);</p> <p>б) вечнозеленые растения с почечными чешуями (выше 2 м);</p> <p>в) растения с опадающей листвой и почечными чешуями (выше 2 м);</p> <p>г) растения, высота которых не превышает 2 м</p>
Хамефиты	<p>Почки возобновления или верхушечные точки роста расположены на приземных побегах или на приземных частях побегов:</p> <p>а) полукустарниковые хамефиты, т.е. растения, выбрасывающие побеги, ежегодно отмирающие от вершины до той части, на которой находятся почки возобновления;</p> <p>б) пассивные хамефиты со слабо развитыми неотмирающими побегами, стелющимися над поверхностью почвы или лежащими на ней;</p> <p>в) активные хамефиты, побеги которых стелются над поверхностью почвы или лежат на ней, так как они не отмирают и растут в горизонтальном направлении</p> <p>г) подушковидные растения</p>
Гемикриптофиты	<p>Почки возобновления или верхушечные точки роста расположены непосредственно под поверхностью почвы:</p> <p>а) протогемикриптофиты с нормально олиственными воздушными побегами; верхние листья несколько недоразвиты;</p> <p>б) полурезетковидные растения, большая часть листьев которых расположена на приземных частях побегов с укороченными междоузлиями; эти листья бывают самыми крупными;</p> <p>в) розетковидные растения, все листья которых сосредоточены в прикорневой розетке</p>
Криптофиты	<p>Почки возобновления или верхушечные точки роста расположены в почве (или воде):</p> <p>а) геокриптофиты или геофиты, включающие формы, обладающие: корневищами, луковицами, стеблевыми клубнями, корневыми клубнями;</p> <p>б) болотные растения (гелофиты);</p> <p>в) водные растения (гидрофиты)</p>
Терофиты	<p>Растения, завершающие жизненный цикл от семени до семени и отмирающие в течение одного сезона (в эту группу входят также растения, дающие всходы осенью, а цветущие и отмирающие в следующем году)</p>

- отличия эти, хотя бы частично, передаются по наследству; другими словами, свойства индивидуума в какой-то мере предопределяются его генетической конституцией;
- организмы, обладающие признаками, наиболее благоприятными для жизни в данных условиях, оставляют больше жизнеспособных потомков.

В основе естественного отбора лежит генетически детерминированная (строго определенная) изменчивость особей, эволюционно исторически сложившаяся в природных популяциях. Он оценивается как неслучайное воспроизведение генотипов, когда в конкретных измененных условиях среды одни генотипы получают преимущество перед другими, ранее находившимися вместе.

Популяции, приспособляясь к конкретным условиям, образуют четкие экотипы, если условия четко разграничены. Если же условия меняются постепенно, популяции медленно приобретают новые признаки, соответствующие этим условиям. Отбор вступает в действие, когда организмы начинают заселять новые местообитания.

Вполне убедительный пример отбора (правда, искусственного) прослеживается на культуре подсолнечника, который выведен из диких предковых форм [Бигон и др., 1989]. Для дикого подсолнечника характерно частое ветвление, мелколистность, наличие многочисленных мелких соцветий и небольшие размеры семян. Культурная форма подсолнечника выведена в результате отбора. У этого подсолнечника одно огромное соцветие, неразветвленный стебель и очень крупные листья; во многих отношениях он превратился в типичный мегафит. Вообще отбор был основным в прошлом и остается сейчас важнейшим приемом выявления наиболее адаптированных (приспособленных) к конкретным условиям особей, который широко используется в селекции и размножении сортов.

К числу исключительно важных искусственных приемов, способных быстро изменять адаптивно-генетическую природу особей, относится гибридизация, т.е. процесс образования или получения гибридов, основывающийся на объединении генетического материала разных неродственных клеток в одной клетке. Может осуществляться в пределах одного вида (внутривидовая гибридизация) и между разными систематическими группами (отдаленная гибридизация). Для первого поколения гибридов характерен гетерозис, выражающийся в лучшей приспособляемости, большей плодовитости и жизнеспособности организмов. В дальнейших поколениях эффект гетерозиса ослабляется и исчезает.

**Законы Г.Менделя.** Первые законы по генетике были сформулированы Грегором Менделем в 1865 году. К сожалению, его работа долгое время (до 1990 года) оставалась незамеченной, однако она представляла собой, по оценке Н.П.Дубинина (1970), «одно из величайших событий в истории науки, которое в XX веке имело исключительные последствия для теории и практики биологии. Г.Мендель обосновал теорию гена и установил законы передачи наследственных признаков от родителей к потомкам». Г.Мендель был монахом, а затем настоятелем монастыря в Брюнне (ныне город Брно в Чехии). Свои знаменитые опыты он проводил с 22 сортами гороха в монастырском саду.

На примере законов Г.Менделя находим подтверждение того, насколько генетически разнообразен органический мир биосферы (ее живое вещество).

Искусственно создаваемые гибриды только в первом поколении сохраняют единообразие: потомство первого поколения, полученное от скрещивания устойчивых форм, различающихся по одному признаку, имеет одинаковый фенотип по этому признаку. При этом все гибриды могут иметь фенотип одного из родителей (полное доминирование) или, как было установлено позже (уже другими исследователями), может образоваться промежуточный фенотип (неполное до-

минирование), т.е. гибриды первого поколения могут проявить признаки обоих родителей (кодоминирование). Этот закон известный под следующими названиями: первый закон Менделя, закон единообразия гибридов в первом поколении, закон доминирования, основан на том, что при скрещивании двух гомозиготных по разным аллелям форм все их потомки одинаковы по генотипу (гетерозиготны), а значит, и по фенотипу. От скрещивания чистого сорта с красными цветками и чистого сорта с белыми цветками было получено потомство с одними только красными цветками.

Впечатляющим выглядит кукурузное поле, засеянное гибридными семенами поколения, на котором вырастают поразительно сходные растения, отличающиеся точным расположением на стеблях (по высоте) початков (их размером и цветом семян), равной высотой и габитусом метелок.

При самоопылении гибридов первого поколения среди гибридов второго поколения в определенных соотношениях появляются особи с фенотипами исходных родительских форм и гибридов первого поколения. В случае полного доминирования выявляется 75% особей с доминантным и 25% с рецессивным признаком, т.е. два фенотипа в отношении 3:1. Таким образом, среди потомков, полученных при самоопылении гибридов первого поколения, у трех четвертей цветки гороха были красные и одной четверти белые.

Г. Мендель для описания законов наследственности ввел в генетику язык алгебры. При этом формула гибрида первого поколения, которая для данного признака (окраска цветков гороха) получила один ген в виде красной окраски цветков от одного родителя (А), а другой ген в виде белой окраски от другого родителя (а), может быть записан в виде Аа. Исчезновение белой окраски цветов в первом гибридном поколении и ее появление в последующих поколениях, а также сходное поведение других изучавшихся признаков позволили Г.Менделю сформулировать правило, получившее название закона доминирования если контрастирующие гены какого-

либо признака присутствуют у гибридных индивидуумов, то один из них может проявиться у данного индивидуума и замаскировать присутствие своего партнера. Ген, который проявляется или экспрессируется, называется доминантным (красный цвет), а замаскированный ген (белый цвет) – рецессивным, т.е. подавленным доминантным геном, но сохранившимся в генотипическом комплексе, не исчезнувшим и могущим проявиться, надо полагать, при определенных внешних и внутренних условиях, по разному складывающихся во времени (в последующих потомствах) и в зависимости от результатов взаимодействия всех генов друг с другом в момент оплодотворения яйцеклетки и спермия.

Репродуктивные клетки, служащие для полового воспроизведения, называются гаметам: у растений это спермии, образующиеся при прорастании пыльцевого зерна, и яйцеклетки. Перед образованием гамет два гена из каждой пары генов расходятся и в каждую пару попадает только один из генов, определяющих окраску цветка, - ген А в гаметы растения с красными цветками и ген а в гаметы с белыми цветками. Когда при оплодотворении гаметы сливаются, каждый экземпляр первого гибридного поколения получает по одному гамету А и одному гамету а, т.е. оказывается обладателем пары генов, определяющих окраску цветков.

При образовании гамет у гибридных растений первого поколения гены А и а попадают в разные гаметы. Поскольку любая яйцеклетка с равной вероятностью может получить при этом либо ген А, либо ген а и шансы на ее оплодотворение спермием, содержащим ген А или ген а, тоже равны, то при образовании второго гибридного поколения возможные четыре различные комбинации гамет:

- 1) яйцеклетка А и спермий А (АА);
- 2) яйцеклетка А и спермий а (Аа);
- 3) яйцеклетка а и спермий А (аА);
- 4) яйцеклетка а и спермий а (аа).

По завершении оплодотворения комбинации 2 и 3 генетически неразличимы. Поэтому во втором поколении возможны три типа генотипа: АА, Аа и аа. Ожидаемое соотношение для них равно 1АА:2Аа:1аа, поскольку есть два пути для образования генотипа Аа и только по одному пути для образования генотипов АА и аа.

Для фенотипов ожидаемое отношение будет иным: на три растения с красными цветками приходится одно растение с белыми цветками, так как красные цветки имеют и растения с генотипом АА и растения с генотипом Аа. Это отношение, 3:1 (или 3/4:1/4), типично для скрещивания с участием одной пары генов (моногибридных скрещиваний), в которой один ген является доминантом, а второй – рецессивным.

На основании проведенных Г.Менделем опытов сформулирован закон единообразия первого поколения, который он сам назвал законом доминирования (однако последующие исследования показали, что гибриды первого поколения могут проявлять и признаки промежуточные между признаками обоих родителей), поэтому сейчас этот закон трактуется как закон единообразия гибридов первого поколения (т.е. в первом поколении гибриды будут однообразны, все растения одинаковы будь то один доминантный признак из пары признаков родителей или промежуточный признак обоих родителей).

Получив абсолютное число расщепления в каждом отдельном опыте и суммарно по всем опытам, Г.Мендель установил, что количество доминантов относится к количеству рецессивов как 3:1, и увидел за этим проявление внутреннего закона расщепления (второй закон Г.Менделя).

Установив явление доминирования, Г.Мендель показал, что организмы внешне сходные по своим признакам, могут отличаться по наследственным особенностям. Так, особи АА и Аа будут одинаково проявлять один и тот же доминантный признак, но при самоопылении дадут разное потомство. Так была заложена основа учения о фенотипе, т.е. о комплексе

признаков и учение о генотипе, т.е. о комплексе генов, свойственных организму.

Особь, наследственно чистые по доминантным особенностям, имеют доминантный аллель АА. Особи, чистые по рецессивным особенностям, имеют формулу аа. Такие особи, у которых оба аллеля (признаки) в паре одинаковы, получили название гомозигот, напротив, гибридные особи, обладающие двумя разными аллелями Аа, получили название гетерозигот.

Таким образом, при моногибридном скрещивании во втором поколении расщепление по фенотипу имеет вид  $3A+1a$ , расщепление по генотипу  $1AA+2Aa+1aa$  (т.к. среди доминантов были найдены как гомозиготы АА, так и гетерозиготы Аа).

Помимо скрещиваний с учетом только одной пары генов, Г.Мендель проводил скрещивания, в которых родительские формы несли по две пары контрастирующих генов. В одном из таких экспериментов он скрестил сорт гороха с двумя доминантными признаками – круглые, желтые семена (ААВВ) с сортом, обладающим двумя рецессивными признаками – семена угловатые и зеленые (аавв). При этом первое поколение все состояло из растений с круглыми желтыми семенами – АВ. Генотип гибридов характеризовался дигетерозиготностью – АаВв.

Во втором поколении появились четыре категории потомков в таком соотношении:  $9AB:3Ab:1aB:1ab$ . В развернутом виде формула дигибридного скрещивания во втором поколении как по фенотипу, так и генотипу представляется следующим образом:

Фенотипы	Генотипы	Фенотипы	Генотипы
9AB	1AABB	3aB	1aaBB
	2AaBB		2aaBb
	2AABb	3Ab	1Aabb
	4AaBb		2Aabb
		1ab	1aabb

Как оказалось, отношение фенотипов 9:3:3:1 типично для дигибридных скрещиваний. В опытах Г. Менделя 9 частей составил фенотип, представленный гладкими желтыми семенами, 3 части – фенотип с гладкими зелеными семенами, 3 части – фенотип с морщинистыми желтыми семенами и одна часть – фенотипы с морщинистыми семенами.

Отношение доминантных признаков к рецессивным составило 2,97:1, что очень близко к отношению 3:1, найденному в моногибридном скрещивании.

Полученный в этой серии опытов генетический материал дал основания для открытия третьего закона Г. Менделя, называемого законом независимого расщепления признаков (независимого наследования признаков, или независимого комбинирования): каждая пара генов ведет себя так, точно она существует сама по себе, и на нее никак не влияет наследование другой пары генов (или члены одной пары генов распределяются по гаметам независимо от членов другой их пары. При дигибридном расщеплении образуется простое сочетание двух отдельных независимых моногибридных расщеплений, которое выражается следующим равенством:

$$9AB+3aB+3Ab+1ab=(3A+1a)(3B+1b).$$

При неполном доминировании и кодоминировании 50% гибридов второго поколения имеют фенотип гибридов первого поколения и по 25% - фенотипы исходных родительских форм, т.е. наблюдается расщепление 1:2:1.

Этот закон известен как второй закон Менделя, а также как закон расщепления признаков у гибридов второго поколения.

Каждая пара альтернативных признаков ведет себя в ряду поколений независимо друг от друга, в результате чего среди потомков второго поколения в определенном соотношении появляются особи с новыми (по отношению к родительским) комбинациями признаков. Например, при скрещивании исходных форм, различающихся по двум признакам, во

втором поколении выявляются особи с четырьмя фенотипами в соотношении 9:3:3:1 (случай полного доминирования). При этом два фенотипа имеют родительские сочетания признаков, а оставшиеся два – новые. Этот закон основан на независимом поведении (расщеплении) нескольких пар гомологичных хромосом и вошел в научную литературу как третий закон Менделя, или закон независимого расщепления признаков (независимого комбинирования, наследования признаков).

**Закон гомологических рядов Н.И.Вавилова (1920).** Закон гомологических рядов по Н.И.Вавилову, базируется на появлении сходных мутаций у генетически связанных форм организмов. Он писал: «Виды и роды генетики близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и рядов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство». Этим обобщением Н.И.Вавилов осуществил новый подход к пониманию мутаций в природе, установив, что процесс наследственной изменчивости, представляющийся ранее как явление статистическое на самом деле программирован со стороны его исторически сложившегося генотипа. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости, отражая общность происхождения форм, действительно позволяет, в пределах этой общности, вскрывать направления в системе наследственных изменений. Однако этот закон, как отмечает Н.П.Дубинин (1970), не может дать исчерпывающих прогнозов на будущее в эволюции форм, ибо историческое преобразование видов связано с появлением новых интегрированных генотипов на базе приспособительных преобразований. В последние годы закон гомологических рядов находит свое подтверждение не только у растений, но и у животных и микро-

организмов, т.е. имеет всеобщее фундаментальное биологическое значение, охватывая все живое вещество биосферы.

Закон, отражая общую закономерность мутационного процесса и формообразования организмов, является биологической основой методов целенаправленного получения нужных наследственных изменений с участием влияния фактора среды, потенциальная продуктивность культивируемого вида и сорта наиболее полно может быть реализована в благоприятных условиях среды, когда, по выражению Н.И.Вавилова, «генотип доминирует над внешней средой». В этом случае достигается наибольшая утилизация солнечной энергии и снижаются до минимума затраты продуктов ассимиляции на защитно-компенсаторные реакции.

В неблагоприятных условиях (когда внешняя среда доминирует над генотипом) большая часть солнечной энергии расходуется не на биологические, а на физические процессы.

Живые организмы обладают удивительной способностью адаптироваться условиям в онтогенезе и филогенезе, соответственно за счет модификационной и генетической изменчивости. Все адаптивные реакции в онтогенезе и филогенезе (ассимиляция ресурсов среды, защитные реакции, воспроизводство, генетическая изменчивость и др.) закодированы в программах ДНК организмов. Управление адаптивными реакциями культивируемых растений за счет селекции и агротехники осложняется высокой интегрированностью генома и всего идиотипа высших организмов, а также значительной вариабельностью продукционного процесса в зависимости от условий внешней среды [А.А.Жученко, 1990].

Закон гомологических рядов и наследственной изменчивости Н.И. Вавилова часто сравнивают с периодическим законом химических элементов Д.И.Менделеева (свойства химических элементов, проявляющиеся в простых веществах и соединениях, находятся в периодической зависимости от заряда ядер их атомов). Н.И.Вавилов, исследуя наследственную изменчивость дикой и культурной флоры мира внутри попу-

лящий одного вида и при сравнении популяций разных видов, обнаружил закономерные правильности, устанавливающие наличие параллелизма в геометрической изменчивости растений, т.е. генотипическая изменчивость близких по происхождению рядов и видов растений идет общим (параллельным) путем.

В связи с расширением области проявления закона гомологических рядов и наследственной изменчивости Н.И.Вавилова ему можно дать следующую формулировку, используя при этом обобщение Н.Ф.Реймерса и наши соображения: родственное живое вещество в естественно-историческом развитии обладает сходными закономерно возникающими гомологическими генами и порядками генов в хромосомах, так как имеют общих предков и общие центры происхождения, поэтому сходство их тем полнее, чем эволюционно ближе сравниваемые таксоны. Гомология членов у родственных форм проявляется в сходстве рядов их наследственной изменчивости. Цели изменчивости проходят через роды и виды, составляющие семейство.

Практически все закономерности, связанные с экологическим соответствием биосистемы условиям их существования, имеют адаптивное значение.

**Закон генетического разнообразия.** Все живое генетически различно и имеет тенденцию к усилению биологической разнородности. В природе нет двух совершенно идентичных особей, поэтому варианты переадаптации, по существу, безграничны. В познании этого закона важное значение имеют работы Г. Менделя, Н.И.Вавилова и др.

**Правило экологической индивидуальности Л.Г.Раменского (1924).** Каждый вид растений или животных специфичен по своим экологическим возможностям адаптации; даже у близких по способам приспособления к среде видов существуют различия в отношении к каким либо определенным факторам. Это правило прямое следствие и вместе с тем причина генетического разнообразия. По существу, каждая

особь обладает своими, только ей присущими экологическими потребностями и биологическими особенностями.

**Аксиома адаптированности или экологическая аксиома Ч.Дарвина.** Каждый вид адаптирован к строго определенной, специфичной для него совокупности условий существования - экологической ниши. Раз виды генетически разнообразны, то и требуют они не одинаковое количество ресурсов, считаясь с которыми следует подбирать им соответствующее место обитания и создавать технологии возделывания в агроэкосистемах. Практически индикационная ботаника построена на этой аксиоме.

**Экологическое правило С.С.Шварца (1960).** Каждое изменение условий существования прямо или косвенно вызывает существующие перемены в способах реализации энергетического баланса организма: чем выше уровень систематической категории или больше их классификационное различие, тем значительнее отличие в энергетических процессах. Как правило, наиболее энергоемкие ресурсы производятся в среде, где достигается оптимальное соответствие ее с экологическими потребностями растений. Восприятие энергии и ее расходование связано со сменой эдификаторов (и соответствующей перестройкой всей биосистемы) в естественных фитоценозах и сменой чередования культур в искусственных агроценозах (агроэкосистемах).

**Закон относительной независимости адаптации.** Степень выносливости к какому либо фактору не означает соответствующей экологической валентности вида по отношению к остальным факторам. Например, виды, переносящие значительные изменения температуры, совсем не обязательно должны быть приспособленными к широким колебаниям влажности или солевого режима: эвритермные виды могут быть стеногалинными или наоборот.

**Эффект Болдуина.** Ситуация, при которой организм может существовать в благоприятных условиях среды (благодаря соответствующим модификациям фенотипа) до тех пор,

пока отбор не приведет к генетическому закреплению этого генотипа.

**Правило Четверикова (1903).** В природе все виды живых организмов представлены не отдельными изолированными особями, а в форме совокупностей числа (иногда очень большого) особей-популяций.

Особый интерес в повышении общей адаптивности агроэкосистемы, на ряду с использованием смешанных, покровных, промежуточных посевов, представляют многолинейные и синтетические сорта и гибриды, благодаря не только общей устойчивости к возбудителям болезней, но и эффекту межлинейной (межсортовой) сверкомпенсации [Жученко, 1990].

**Правило происхождения новых видов от неспециализированных предков Э.Копа (1896).** Новые крупные группы организмов берут начало не от специализированных представителей предков, а от их сравнительно неспециализированных групп.

**Принцип дивергенции Ч.Дарвина (1859) или правило адаптивной радиации Г.Ф.Осборна (1902).** Филогенез любой группы организмов сопровождается разделением ее на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от среднего исходного состояния.

**Правило прогрессирующей специализации Ш.Депере.** Группа организмов, вступившая в процессе эволюции на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти к все более глубокой и узкой специализации. И чем глубже такая специализация тем возможнее расхождения темпов адаптации организма и скорости изменения среды его обитания.

**Правило более высоких шансов вымирания глубоко специализированных форм О.Марша.** Быстрее вымирают более специализированные формы, генетические резервы которых для дальнейшей адаптации снижены.

**Конвергенция.** У систематически отдаленных групп растений в сходных условиях среды могут развиваться сходные признаки. Широко известный в природе корнеотпрысковый тип вегетативного размножения присущ довольно большой группе двудольных многолетних растений: и травянистым (осот), и кустарникам (сирень), и плодовым (вишня), и древесным (акация белая). Для некоторых кустарников корневые отпрыски – важное эволюционное приспособление, ведущее к биологическому омоложению растений.

Ч. Дарвин (1859) это явление назвал конвергенцией (от латинского слова – приближаюсь, схожусь), понимая под ним независимое развитие сходных признаков у разных групп организмов под влиянием сходных условий внешней среды и направленного естественного отбора. Так формировались жизненные формы Раункиера: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты и криптофиты.

Конвергентные (сближенные) линии можно получить селекционным путем. Для этого гибриды первого поколения скрещиваются в двух направлениях: одни – с отцовской формой, другие – с материнской. В результате получают две сближенные (конвергентные) линии, которые скрещивают между собой. В последующем проводят размножение гибрида конвергентных линий и отбор элитных растений. Сходство признаков, возникающее в результате конвергенции, называется аналогией в отличие от гомологии – сходства, основанного на происхождении разных групп от общего предка путем дивергенции.

В словаре – справочнике по экологии дано следующее определение этому термину: «конвергенция – возникновение у различных групп организмов сходных внешних признаков в результате аналогичного образа жизни, адаптации к похожим условиям среды и одинаково направленного естественного отбора». Конвергенция может затрагивать особенности строения любых органов.

**Дивергенция.** Возрастающее разнообразие форм в эволюции организмов обусловлено дивергенцией, т.е. расхождением признаков организмов в ходе эволюции разных филетических линий, возникших от общего предка.

Ч.Дарвин (1859), который ввел в научную литературу этот термин (дивергенция в переводе с латинского означает — отклоняюсь, отхожу), считал, что внутривидовая конкуренция и естественный отбор являются основными причинами дивергенции. При этом он полагал, что наиболее острая конкуренция должна иметь место между наиболее сходными особями в силу сходства их жизненных потребностей, а естественный отбор должен был способствовать преимущественному выживанию и оставлению потомства, т.е. тех его особей которые наиболее отклонились от первоначального вида (предка); промежуточные формы, оказавшиеся в условиях особенно жесткой конкуренции, вымирают.

По современным представлениям, в результате постепенного расхождения признаков и свойств организмов в ходе эволюции образуются новые виды. Теперь установлено, что видообразование осуществляется под контролем дигруптивного (разрывающего, рассекающего) отбора и не требует обостренной внутривидовой конкуренции как обязательного условия.

Дигруптивный отбор действует тогда, когда условия внешней среды изменились настолько, что основная масса вида утрачивает адаптивность, а преимущества приобретают особи с крайними отклонениями от средней нормы, которые и играют адаптивную роль в новых условиях. Такие формы количественно быстро увеличиваются и на базе одного вида в следствие дивергенции формируется несколько новых, т.е. в популяции возникает полиморфизм (несколько отчетливо различающихся фенотипических форм). Формирование нового вида дивергентным путем происходит и в других случаях, например, когда поток генов в пределах общего генофонда (физико-географического ареала) прерывается каким-либо

изолирующим механизмом, как правило, это бывает территориальная разобщенность, иногда часть популяции вида переселяется за пределы прежнего ареала в новое местообитание (с благоприятными для нее условиями природной среды). Занимаемая отдельными видами территория бывает настолько большой и разнообразной, что создает естественные преграды (леса, водоемы, горные массивы и др.), препятствующие свободному скрещиванию и тем самым обменом наследственной информацией между обособленными популяциями, берущими начало от общих предков.

В связи с изоляцией популяций или каких-либо внутривидовых групп в наследственной структуре организмов формируется различие, приводящее к несовместительству половых клеток. Возникает независимый генофонд двух популяций, которые после этого могут стать самостоятельными видами.

Таким образом, «дивергенция – постепенное расхождение признаков и свойств организмов в ходе эволюции, в результате чего образуются новые виды». Основными причинами такого расхождения могут быть: экодинамические (изменения водного режима и др. факторов внешней среды) и эндодинамические (например, усиленное размножение одного или нескольких видов в сообществе).

**Переадаптация.** Освоение биологическим видом новой среды обитания возможно лишь при наличии в его организации особенностей, позволяющих ему выжить в новых условиях, и которые могли возникнуть только в прежней среде обитания. Учитывая, что приобретенные организмами адаптивные признаки и свойства наследственно закреплены, в каждом из них имеется определенный адаптивный потенциал, благодаря которому организм может существовать в конкретных экологических условиях, в процессе эволюционно-исторического развития и направленной селекции возникли новые генетические рассы, строго приуроченные к определенным местным условиям.

Способность приспособления организма к новым условиям в значительной мере будет определяться степенью их отклонения от прежних, в которых существовал организм (сорт, гибрид): при незначительных изменениях время адаптации будет непродолжительным, при сильном – более медленным и специфическим, т.е. изменения имеют разную шкалу времени (от эволюционной до сию минутной). Организмы способны осваивать новые местообитания (экологические ниши) благодаря наличию у них свойства переадаптации.

Переадаптация определяется и как свойство организма, имеющее приспособительную ценность для еще неосуществленных форм взаимодействия его со средой, и как процесс развития переадаптивных особенностей, на основе которых формируется качественно новое приспособление.

**Принцип переадаптации по Н.Ф.Реймерсу.** Способность к приспособлению у организмов заложена «изначально» и не связана непосредственно с их взаимодействием со средой обитания. Обусловлена такая способность практически неисчерпаемостью генетического кода. При минимуме числа аллелей количество вариантов генов достигает  $10^{30}$ . В этом многообразии всегда находятся необходимые для адаптации варианты. Если они бывают исчерпаны для одного вида, и он вымирает, находится вид – дублер и экологическая ниша заполняется.

Вместе с тем следует отметить, что адаптивные реакции обычно контролируются не отдельными генами, а блоками коадаптированных генов, характерной особенностью функций которых является высокая устойчивость к любому типу генетической изменчивости (мутационной, рекомбинационной и др.), т.е. сохраняется статус-кво в длительном ряду поколений. Возможности современных методов генетического преобразования блоков коадаптированных генов особенно контролируемых сложные признаки экологической устойчивости, весьма ограничены.

Судя по вариабельности величины и качества урожаев (в зависимости от погодных условий), о чем уже было упоминание, адаптивный потенциал районированных в степной черноземной зоне сельскохозяйственных культур невысок и способен преодолеть неблагоприятные погодичные флуктуации на 20-40%.

В прикладной экологии ранее (к сожалению, продолжается и сейчас) не дооценивалась возможность генетического закрепления особенностей местных видовых линий, в результате чего интродукция растений и животных часто заканчивалась неудачей, т.к. вместо приспособленных к местным условиям видовых линий используются особи из других регионов и даже отдаленных стран.

**Постадаптация.** Это эволюционное изменение организмов совершенствующее уже существующую у них адаптацию к освоенной среде обитания, т.е. это процесс усовершенствования существующих приспособлений строения и функций в растительных и животных организмах к условиям внешней среды.

Постадаптацию противопоставляют переадаптации, которая развивается на основе постадаптации к прежней среде обитания (или прежней адаптивной роли органа).

Как постадаптация, так переадаптация формируются в процессе эволюции, направляемой естественным отбором, но постадаптация – его непосредственный результат, а переадаптация обеспечивает подготовку организмов к встрече с новыми для организма, но эволюционно «известными» ему условиями жизни (создание запасов пищи, залегание в спячку и др.).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Биологический энциклопедический словарь.-М.: Сов. энциклопедия, 1986.-631 с.
2. Біологічний словник. –К.: УРЕ, 1974. -552 с.
3. Большая советская энциклопедия: в 30 т. (гл.ред.

А.М.Прохоров.- 3 изд. - М.:Сов. энцикл., 1970-1978.

4. Дубинин Н.И. Общая генетика.-М.: Наука, 1970.-487 с.
5. Географічна енциклопедія України: в 3 т. (відп.ред. О.М.Маринич).-К.: УРЕ, 1989-1991.
6. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь.- Кишинев: Молд. Сов. энцикл., 1989.
7. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство.-Кишинев: "Штиинца", 1990.-431 с.
8. Злобін Ю.А. ОСНОВИ екології.-К.: Лібра, 1998.-248 с.
9. Кемп П., К. Арис. Введение в биологию.-М.: Мир, 1988.-670 с.
10. Марчишин С.М. Екологічний словник-довідник (основні терміни і поняття) .-К.: Рідна Мова, 1990.-220 с. ,
- 11.Масюк Н.Т. Введение в сельскохозяйственную экологию.- Днепропетровск, 1989.-190 с.
12. Масюк Н.Т. Развитие некоторых научных представлений в области общей и сельскохозяйственной экологии.-К.: Вісник аграрної науки, 1998. -Спеціальний випуск, січень.-С.8-21.
13. Одум Ю. Экология: в 2т.- М.: Мир, 1986.-Т.1,2.
14. Реймерс Н.Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы.-М.: Россия молодая, 1994.-360 с.
15. Риклефс Р: Основы общей экологии.-М. : Мир, 1979.-424с.
16. Словник-довідник з екології.-К.: Урожай, 1987.-159 с.
17. Сытник К.М., Брайон А.В., Городецкий А.В., Брайон А.Н. Словарь-справочник по экологии.-К.: Наукова думка, 1994.- 665 с.