



КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Краткие сообщения / Brief reports

Обзорная статья / Review article

УДК 575.8:581.121.1

DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-199-205

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К СТРЕССАМ

Абдулмалик Г. Юсуфов

*Дагестанский государственный университет,
Махачкала, Россия, yusufov-a.g.@mail.ru*

Резюме. Цель. Изучение пороговой чувствительности к засолению среды отдельных изолированных структур индивидуума для оценки солеустойчивости растений. **Методы.** Сравнение реакции на засоление семян, проростков, изолированных эпикотилей, листьев, семядолей и цветков у видов культурной и естественной флоры. В работе учитывали следующие параметры: продолжительность жизни, сроки и мощности формирования корней и почек, сырую и сухую биомассу моделей. Полученные результаты обрабатывали программой ППС Statara version 3.0 Shareware (системы Statistic 5.0) по показателям взаимодействия корней и побегов. **Результаты.** Индивидуумы растений характеризуются наличием структур, отличающихся специализацией и продолжительностью жизни. Вопрос о соответствии реакции структур солеустойчивости растений нуждается в изучении. Устойчивость индивидуума как целостной системы определяется взаимодействием органов и структур между собой и с другими компонентами сложного сообщества. Она складывается в процессе эволюции отбором индивидуумов при формировании стабильных сообществ растений. Для познания ее механизмов и роли применяют количественные методы аутоэкологии и генетики популяций. **Заключение.** Структуры индивидуума в изолированной культуре отличаются спецификой реакции на засоление среды. При этом наиболее соответствует устойчивости индивидуума реакция их семян, проростков и изолированных эпикотилей при действии стрессов.

Ключевые слова: аутоэкология, генетика популяций, устойчивость, индивидуумы и сообщества растений.

Формат цитирования: Юсуфов А.Г. Эволюционно-экологические аспекты устойчивости растений к стрессам // Юг России: экология, развитие. 2018. Т.13, N1. С.199-205. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-199-205

EVOLUTIONARY AND ECOLOGICAL ASPECTS OF PLANT STRESS TOLERANCE

Abdulmalik G. Yusufov

*Dagestan State University,
Makhachkala, Russia, yusufov-a.g.@mail.ru*

Abstract. Aim. The aim is to study the threshold sensitivity to salinization of the environment of individual isolated structures for evaluating the salt tolerance of plants. **Methods.** Comparison of the reaction to salinization of seeds, sprouts, epicotyls, leaves, cotyledons and flowers in species of cultural and natural flora. The following parameters were taken into account in the work: the life span, the time and capacity of for-



mation of roots and buds, and the wet and dry biomass of species. The results were processed by Statara version 3.0 Shareware (Statistic 5.0) by the parameters of the interaction of roots and shoots. **Results.** Plant individuals are characterized by the presence of structures that differ in specialization and life span. The question of the correspondence of reactions of structures with the salt tolerance of plants needs to be studied. The stability of the individual as an integral system is determined by the interaction of organs and structures with each other and with other components of the complex community. It evolves in the course of evolution by selecting individuals in the formation of stable plant communities. Quantitative methods of autoecology and genetics of populations are used to understand its mechanisms and role. **Conclusion.** The structure of an individual plant in an isolated culture is characterized by the specific reaction to salinization of the environment. In this case, the reaction of seeds, sprouts and isolated epicotyls corresponds most closely to the stability of the individual under the stress.

Keywords: autoecology, population genetics, tolerance, individuals and plant communities.

For citation: Yusufov A.G. Evolutionary and ecological aspects of plant stress tolerance. *South of Russia: ecology, development*. 2018, vol. 13, no. 1, pp. 199-205. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-199-205

ВВЕДЕНИЕ

Основой эволюционно-экологического изучения живой природы является принцип актуализма («современность – ключ к познанию прошлого развития») – признание роли условий исторического развития в реализации процессов онтогенеза. Это и выражено тезисом Ф.Г. Добржанского «в биологии все обретает смысл лишь при эволюционном подходе», возможности которого расширились благодаря успехам популяционной биологии [1].

Э. Геккель еще в 1866 г. определил задачи экологии как необходимость развития запутанных представлений Ч. Дарвина о взаимоотношениях организмов в борьбе за существование [2]. Его мнение способствовало не только повышению методологической значимости учения об отборе, но и интереса к экологическим исследованиям в разных направлениях. Однако они свою кульминацию достигают лишь в случае анализа эволюционной сущности их результатов.

В растениеводстве и физиологии растений накоплен большой материал вне такого подхода. Изучение продуктивности и устойчивости живых существ в различных

условиях составляет основу «экологии с/х растений, экосистем» [3] и аутоэкологии [4]. К аутоэкологии можно отнести широкий круг вопросов анализа устойчивости растительных ресурсов к стрессам при использовании методов генетики популяций.

Сведения по агроэкологии часто широко встречаются в публикациях без связи с задачами аутоэкологии (анализ состояния особей, популяций, видов и экосистем при воздействии внешних факторов). Для этого приходится обращать внимание на состояние как индивидуумов – наиболее реальных, целостных и дискретных единиц живой природы [5], так и сложных сообществ растений. В любом из случаев всегда значима характеристика устойчивости отдельных структур мозаичной организации индивидуумов как целостных образований [6] с использованием методов количественного анализа. В этих целях сотрудники кафедры физиологии растений Дагестанского государственного университета изучали устойчивость семян, проростков, и изолированных органов к растворам разных солей более 20 видов и форм культурной и естественной флоры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Стрессам подвергали семена, проростки, изолированные гипо- и эпикотили с апексом и после его удаления, семядоли и листья с черешками и без черешков [7; 8]. Эти модели культивировали в воде (контроль), растворах разной концентрации со-

лей и других токсикантов. В работе учитывали следующие параметры: продолжительность жизни, сроки и мощности формирования корней и почек, сырую и сухую биомассу моделей. Полученные результаты обрабатывали программой ППС Statara version 3.0



Shareware (системы Statistic 5.0) по 12 показателям взаимодействия корней и побегов [7-9]: t-критерий Стьюдента, коэффициент корреляции (r^2) и детерминации (r_{xy}), оценка роли факторов воздействия (h^2) дисперсионным и регрессионным подходами. У черенков сортов винограда (Агадаи и др.) и других моделей определяли показатели форми-

рования 12 признаков [9]: сырая и сухая биомасса побегов (1,2) и корней (3,4), соотношение сырой и сухой биомассы побегов (5) и корней (6), сырой и сухой биомассы побегов (7) и корня (8), разность сырой и сухой биомассы корня (9) и побега (10), сумма биомасс сырой (11) и сухой (12) побегов и корней.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные параметры моделей и черенков оказались изменчивы при культивировании в растворах NaCl и Na₂SO₄ (10^{-1} , 10^{-2} , 10^{-3} М). Дисперсионный анализ показал наличие существенного влияния факторов на изменчивость большинства признаков побега и корня, особенно 1-6 и 11,12. Сила влияния на сухую биомассу (h^2) оказалось значительнее, чем на сырую. По результатам регрессивного анализа влияние концентрации растворов ($0-10^{-2}$) для большей части признаков носило случайный характер. По фактору (r_{xy}) весовые признаки обнаруживали отрицательную связь. Подобные анализы

важны для познания природы целостности индивидуума растений как развивающих систем.

У черенков сортов винограда (Премьер, Нарма, Первенец Магарача) сухой и сырой биомассы корней и побегов обнаружили различия изменчивости в виду специфики их чувствительности к засолению [4; 9].

Реакция на засоление также отличалась у проростков, семян, и изолированных органов. В этом отношении более устойчивыми оказываются семена и проростки, менее изолированные органы (табл. 1).

Таблица 1

Влияние растворов NaCl на изолированные листья растений [7]

Table 1

Effect of NaCl solutions on isolated plant leaves [7]

Объекты Objects	Выживаемость, % Survival rate, %				Корнеобразование, % Root formation, %			Зона подавления ризогенеза, мМ, d Zone of suppression of rhizogenesis, mM, d
	a	b	c	d	a	b	c	
Фасоль Phaseolus	90	65	30	40	80	30	0	15
Подсолнечник Helianthus	55	90	30	40	55	10	0	15
Томаты Lycopersicum	85	50	20	50	80	50	10	15
Баклажан Solanum	75	55	25	50	75	50	15	20
Маш / Vigna	80	65	20	40	70	20	0	15
Соя / Soya	80	50	20	40	80	25	0	15
Гледичия Gleditschia	65	60	30	50	0	0	0	0
Очиток Sedum	100	100	100	100	100	100	50	>80
Крапива Urtica	85	85	50	60	80	30	20	50
Мята / Mentha	100	85	60	60	100	20	20	50

Примечание: культивирование в воде (a), растворах NaCl 10 и 20 мМ (b, c), летальная концентрация на 5-8 сутки появления корней (d).

Note: cultivation in water (a), NaCl solutions of 10 and 20 mM (b, c), lethal concentration on the 5-8th day of the appearance of the roots (d)



Изучение действия растворов CuSO_4 (0.00025-25%) и разбавленной буровой смеси с комплексом веществ (0,01-10 мМ) на всхожесть семян и темпы роста проростков пшеницы, кукурузы, акации ленкоранской и гледичии обыкновенной подтвердило представление о преимуществе семян по устойчивости, по сравнению с проростками [7]. Однако были выявлены и большие различия в этом отношении между объектами, что пропорционально возрастало с повышением уровня воздействий.

Устойчивость моделей оценивали и величинами предельно допустимых концентраций (ПДК) и индекса солеустойчивости и токсичности факторов воздействия (ИТФ). Такие результаты дополнялись также данными анализа содержания пролина, хлорофилла и каротиноидов, белка, ионов солей в тканях.

Таким путем была проведена комплексная оценка устойчивости разных моделей объектов. Здесь ограничимся данными сравнения лишь сортов ячменя (табл. 2).

Таблица 2

Влияние растворов солей NaCl на состояние зародышевых корней (А) и надземной сферы (В) всходов сортов ячменя [10]

Table 2

Effect of NaCl salt solutions on the state of germinal roots (A) and top (B) shoots of barley varieties [10]

NaCl, моль/л NaCl, mol / l	А			В	
	а	б	с	б	с
К-21905 (Завет 3) / K-21905 (Zavet 3)					
0 (вода) (water)	4,9±0,11	6,2±0,18	79±4,2	7,8±0,21	96±3,6
0,1	2,8±0,33	3,1±0,17	41±2,8	3,6±0,13	39±1,3
0,15	2,5±0,39	2,4±0,83	33±2,8	2,9±0,33	31±2,1
0,2	2,4±0,58	2,2±0,33	23±2,1	2,1±0,32	20±2,6
0,25	0	0	0	0	0
К-22055 (Темп) / K-22055 (Temp)					
0 (вода) (water)	4,6±0,12	5,3±0,23	52±4,3	7,5±0,47	79±3,2
0,1	3,4±0,25	3,2±0,12	34±1,3	3,6±0,33	36±2,1
0,15	2,8±0,23	3,1±0,22	26±3,3	3,2±0,28	28±3,3
0,2	2,6±0,63	2,5±0,33	24±2,5	2,3±0,33	20±1,3
0,25	2,2±0,41	2,2±0,21	21±4,2	1,9±0,33	19±3,7

Примечание: показатели учета (а, б, с): количество (шт.), длина (мм) и биомасса (мг)

Note: indicators (a, b, c): quantity (pcs), length (mm) and biomass (mg)

Природные и культурные сообщества живых существ разнокомпонентны по организации, что определяется условиями обитания и приспособленностью их популяций и видов. В любом случае приходится учитывать продуктивность сообщества, что в широких масштабах упирается в необходимость проведения коллективных наблюдений длительное время. Поэтому чаще всего ограничиваются визуальным или экспериментальным анализом состояния индивидуумов 2-3 доминирующих видов.

Индивидуумы же метамерно дифференцированы на структуры разного направления специализации, взаимодействие которых и служит предпосылкой их устойчиво-

сти и целостности. Независимо от условий обитания растений индивидуумы их остаются целостной функциональной единицей отбора на устойчивость [6; 13] в пределах сообществ разного состава организации [14; 15]. И при этом следует учитывать специфику специализации и продолжительность жизни структур. Отсюда устойчивость отдельных структур можно оценить их изолированным культивированием в разных условиях засоления, температуры и нефтяных загрязнений [7; 8], что определяется особенностями их специализации [6]. Устойчивость же структур к стрессам представляет экологическую реакцию приспособленности, о чем судят культивированием их в изо-



лированном состоянии при разных воздействиях. Она падает у растений к засолению в ряду корень – побег – семядоля – листья – цветок – лепестки.

В этом же ряду происходит ослабление их индивидуальности (способность к вегетативному воспроизведению). Роль же индивидуума определяется его отношением к среде как представителя популяций. Без этого трудно понять специфику их онтогенеза.

Стрессы, оказывающие влияние на продуктивность и устойчивость растений, многочисленны. Для оценки роли таких воздействий на популяции значимы подходы аутоэкологии, опираясь на методы генетики популяций.

В природной и культурной среде индивидуумы представлены в сообществах разной организации. Независимо от этого сообщества растений состоят из индивидуумов определенных видов. Гомеостаз индивидуума зависит от функционального взаимодействия разных его структур [11; 12]. Семена, проростки и органы индивидуума характеризуются изменчивостью по этапам формирования их целостности. Организация и целостность надывидуальных систем, хотя и определяются другими механизмами, в любом случае приходится при этом анализировать состояние устойчивости семян, проростков и органов индивидуумов разных популяций и видов как элементарные еди-

ницы целостности сообщества растений с использованием методов количественного анализа.

Анализом состояния индивидуумов 2-3 доминирующих видов определено проективное содержание хлорофилла (хлорофилльный индекс) фитоценозов. Отмечено наличие высокой корреляции между годичным стоком углерода в сообществах и проективным содержанием хлорофилла у индивидуумов ограниченного числа доминирующих видов. Таким путем была оценена продуктивность сухопутной растительности России величиной 1,6 Га, а всей планеты \approx 50 Га [11; 12]. У большей части растений не все структуры индивидуумов при культивировании в изолированном состоянии формируют почки и побеги, хотя активность к ризогенезу характерна для них. Изолированные цветки и лепестки только у редких видов формируют только корни. Пороговая чувствительность отделенных органов и структур в изолированном состоянии не всегда соответствует устойчивости индивидуума как целостной системе [7; 8].

Методы изучения экологической валентности популяций и видов более сложны, чем отдельных индивидуумов. Однако даже комплексная оценка гомеостаза индивидуумов, доминирующих в них видов с учетом чувствительности интактных и изолированных их структур к стрессам позволяет судить о состоянии фитоценозов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Определение устойчивости и продуктивности фитоценозов имеет важное познавательное и прикладное значение, что упирается в необходимость проведения регулярного учета динамики видового состава и биомассы в течение ряда лет. Более доступны возможности оценки состояния гомеостаза и устойчивости индивидуумов отдельных видов к стрессам в сообществах. Такой подход отражен результатами изучения устойчивости семян, проростков, отдельных органов и структур к стрессам у более 20 видов естественной и культурной флоры. Указанные модели проявляют неоднозначную реакцию на стрессы. Однако таким подходом можно оценить значимость взаимодействия структур разной организации у индивидуумов многих видов сообществ.

По оси организации индивидуумы структур высших растений обнаруживают различия в выживаемости и продолжительности жизни в оптимальных и стрессовых условиях. Эти показатели у структур индивидуума складываются в процессе эволюции. Общим для растений является снижение выживаемости и продолжительности жизни структур от корня к цветкам и лепесткам, что определяется нормой реакции генотипа на воздействия. При этом наиболее соответствует устойчивости индивидуума реакция их семян, проростков и изолированных эпикотилей при действии стрессов. Специфику нормы реакции индивидуума можно оценить на примере разных показателей его структур как в интактном, так и в изолированном их состоянии методами аутоэкологии и генетики популяций.



Благодарность: Автор выражает благодарность сотрудникам кафедры физиологии растений Дагестанского государственного университета за участие в экспериментах и предоставленные сведения.

Acknowledgment: The author is grateful to the staff of the Department of Plant Physiology of Dagestan State University for participating in the experiments and the information provided.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Конашев М.В. Ф.Г. Добржанский и эволюционный синтез // Сб. Создатели эволюционного синтеза. СПб: Нестор-история, 2012. С. 205–261.
2. Jahn I., Lothar R., Senglaub K., Haeckel E.G. (1834-1919). *Geschichte der Biology*. Jena: Fischer, 1982. 768 s.
3. Ацци Дж. Сельскохозяйственная экология. М.: Книга по требованию, 2013. 480 с.
4. Юсуфов А.Г. Связь агроэкологических исследований с задачами аутоэкологии // Вестник ДГУ. Серия 1. Естественные науки. 2014. N 1. С. 117–125.
5. Любищев А.А. Проблема формы, систематики и эволюции организмов. Москва: Наука, 1982. 277 с.
6. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изб. труды. Москва: Наука, 1982. 383 с.
7. Алиева З.М., Юсуфов А.Г. Индивидуальность и солеустойчивость растений и органов (экологические аспекты). Махачкала: ДГУ, 2013. 196 с.
8. Алиева З.М., Магомедова М.А., Юсуфов А.Г. Индивидуальность и онтогенез растений (эколого-эволюционный анализ). Махачкала: Алеф, 2015. 152 с.
9. Юсуфов А.Г., Мамедова К.К., Сулейманов А.Ш. Специфика связи процессов морфогенеза у черенков винограда при засолении среды // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: естественные науки. 2013. N 4(176). С. 58–61.
10. Омарова З.А., Абсалудинова М.Р. Лабораторная диагностика устойчивости сортов ячменя к хлоридному засолению // Известие Самарского НЦ РАН. 2016. Т. 18, N 2-2. С. 605–608.
11. Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез: физиолого-экологические и биохимические аспекты. Москва: Наука, 1983. 64 с.
12. Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. Москва: Высшая школа, 2009. 294 с.
13. Dostal R. On integration of plants: Cambridge: Univ. press, 1967. 213 p.
14. Willis K.I., Elwain Mc., Elwain I.C. Evolution of plants. Oxford, Univ. Press, 2002, P. 18–41, 260–282.
15. Hull D.I. Individuality and selection // Ann rev. of Ecology and Systematic. 1980, N13. P. 403–436.

REFERENCES

1. Konashev M.V. [F.G. Dobrzhansky and evolutionary synthesis]. In: *Sozdateli evolyutsionnogo sinteza* [The architects of evolutionary synthesis]. St. Petersburg, Nestor-history Publ., 2012, pp. 205–261. (In Russian)
2. Jahn I., Lothar R., Senglaub K., Haeckel E.G. (1834-1919). *Geschichte der Biology*. Jena, Fischer, 1982. 768 s.
3. Attsi Dzh. *Sel'skokhozyaistvennaya ekologiya* [Agricultural Ecology]. Moscow, The book on demand Publ., 2013, 480 p.
4. Yusufov A.G. Agro-ecological investigations connection with autoecology tasks. *Vestnik DGU. Seriya 1. Estestvennye nauki* [Herald of Dagestan State University. Series 1. Natural Sciences]. 2014, no. 1, pp. 117–125.
5. Lyubishchev A.A. *Problema formy, sistematiki i evolyutsii organizmov* [The problem of the form, systematics and evolution of organisms]. Moscow, Nauka Publ., 1982, 277 p.
6. Schmalgauzen I.I. *Organizm kak tseloe v individual'nom i istoricheskom razviti. Izbrannye trudy* [The organism as a whole in individual and historical development: Gid. Works]. Moscow, Nauka Publ., 1982, 383 p.
7. Alieva Z.M., Yusufov A.G. *Individual'nost' i soleustoychivost' rastenii i organov (ekologicheskie aspekty)* [Individuality and salt tolerance of plants and organs (ecological aspects)]. Makhachkala, DSU Publ., 2013, 196 p.
8. Alieva Z.M., Magomedova M.A., Yusufov A.G. *Individual'nost' i ontogenez rastenii (ekologo-evolyutsionnyi analiz)* [Individuality and ontogeny of plants (ecology-evolutionary analysis)] Makhachkala, Aleph Publ., 2015, 152 p.
9. Yusufov A.G., Mamedova K.K., Suleymanov A.Sh. Specificity of communication processes of morphogenesis in grapes cuttings in saline environments. [University news North-Caucasian region. Natural sciences series]. 2013, no. 4 (176), pp. 58–61.
10. Omarova Z.A., Absaludinova M.R. Laboratory diagnostics of barley grade resistance to chloride salinization. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2016, vol. 18, no. 2-2, pp. 605–608.



11. Mokronosov A.T., Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. *Fotosintez: fiziologo-ekologicheskie i biokhimicheskie aspekty* [Photosynthesis: physiological-ecological and biochemical aspects]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 64 p.
12. Yusufov A.G. *Leksii po evolyutsionnoi fiziologii rastenii* [Lectures on the evolutionary physiology of plants]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 2009, 294 p.

13. Dostal R. On the integration of plants. Cambridge, Univ. press, 1967, 213 p.
14. Willis K.I., Elwain Mc., Elwain I.C. Evolution of plants. Oxford, Univ. Press, 2002, pp. 18–41, 260–282.
15. Hull D.I. Individuality and selection. Ann rev. of Ecology and Systematic. 1980, no. 13, pp. 403–436.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

Принадлежность к организации

Абдулмалик Г. Юсуфов – д.б.н., профессор кафедры физиологии растений и теории эволюции Дагестанского государственного университета, Россия, г. Махачкала, 367000, ул. М. Гаджиева, 43а;
e-mail: yusufov-a.g.@mail.ru

Критерии авторства

Статья подготовлена Абдулмаликом Г. Юсуфовым путем анализа сведений из литературы и результатов исследований сотрудников кафедры физиологии растений Дагестанского государственного университета. Автор несет ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата и других неэтических проблем.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов при подготовке обзора.

Поступила в редакцию 11.10.2017

Принята в печать 27.11.2017

AUTHOR INFORMATION

Affiliations

Abdulmalik G. Yusufov – Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Plant Physiology and Evolution Theory, Dagestan State University, Russia, Makhachkala, 367000, 43a M. Gadjiyeva st.;
e-mail: yusufov-a.g.@mail.ru

Contribution

The article was prepared by Abdulmalik G. Yusufov by conducting an analysis of the research literature and findings of the staff of the Department of Plant Physiology, Dagestan State University. The author is responsible for avoiding the plagiarism, self-plagiarism or other unethical issues.

Conflict of interest

The author declares that there is no conflict of interests.

Received 11.10.2017

Accepted for publication 27.11.2017