

Энергетические особенности изменений у растений в природном и культивируемом состояниях

*В.И. Авдеев, д.с.-х.н., профессор,
ФГБОУ ВО Оренбургский ГАУ*

Известно, что у цветковых растений в условиях культуры имеется целый ряд признаков, которые резко отличают их от диких сородичей, при этом главной особенностью первых является укрупнение разных органов и в целом биомассы (грандизация), подлежащих искусственному отбору. Причины бывают разные, но чаще грандизация связана с отложением в органах растений запасных углеводов (зерно злаков, плод дыни и др.). В литературе приведены особенности эволюции и изменчивости растений в природе и в условиях культуры [1–4], однако не дана сравнительная оценка биоэнергетики этих процессов. В природных условиях все растения подвержены действию естественного отбора, в условиях культуры – его же и искусственного отбора, при этом культивары могут существовать не только с помощью человека, а успешно дичать,

быстро внедряться в пределы природных фитоценозов, становиться злостными сорняками. В задачу работы входит оценка изменений природных и культивируемых растений путём сравнительного анализа морфобиологических и энергетических (термодинамических) показателей.

Особенности природной эволюции. Высшей ступенью трансформации биоморфы цветковых растений считается дерево как проявление количественной полимеризации стеблевых структур, т.е. в эволюции (начиная с низших растений) происходила грандизация тела растения. Считают, что рост числа таких структур повышает надёжность и энергоёмкость системы растений [2]. В неравновесной термодинамике увеличение энергоёмкости означает накопление в биосистеме внутренней энергии (U) и отсюда – относительное снижение доли недоступной к использованию энергии (энтропии, $S \rightarrow \min$). Однако считать смену биоморф как арогенез [2], а это есть высший уровень энергетической эволю-

ции организмов (ароморфоз, по А.Н. Северцову), вряд ли возможно, ибо «арогенез» — это нечёткое понятие, он имеет лишь количественное отличие от других путей эволюции [5]. Приведём данные по содержанию энергии (E) в сухом органическом веществе. Их получают путём вычисления калориметрической теплоты сгорания изучаемого вещества [6]. Так, в телах мхов, лишайников E в среднем равен 16,8, в цветковых травах — 17,9, лиственных деревьях тропического, субтропического и умеренного поясов — это соответственно 16,8; 19,2 и 19,3, вечнозелёных хвойных деревьях и пустынных кустарниках — 20,4 и 20,8 кДж/г (или в среднем $\sim 4,9$ ккал/г). Как видим, различия по биоморфам высших растений всё же незначительные, так что о требуемом арогенном скачке энергии [5] не может быть и речи. Даже с низшими растениями (мхами) эти различия составляют не более чем 1,2 раза. Видимо, их возможно выявить при сопоставлении таксонов растений по значениям U . Кстати, А.Л. Тахтаджян [4], проанализировавший пути фитоэволюции, относил смену биоморф растений не к арогенезу, а к специализации (телогенезу). Последующая же эволюция биоморфы растений от деревьев через кустарники, полукустарники к травам, в т.ч. к терофитам (однолетникам) [3], также считается дальнейшей полимеризацией биоморфы [2]. Однако здесь происходит не только измельчание биоморфы, но, как например у терофитов, и резкое снижение числа стеблей до одного на растение. Тот же автор [2] неточен, считая, что травы, кустарники и т.п. производят прирост биомассы выше, чем деревья. На самом деле здесь учтён повышенный прирост в пересчёте на фитоценоз, но в расчёте на особь деревья дают гораздо больше биомассы. В лесах накопление чистой первичной продукции оценивается в 1,2–1,3 кг/см² в год, а в девственных саваннах и степях Северной Америки, Евразии — почти в 2 раза меньше [7, 8].

Итак, эволюция биоморфы цветковых состояла из двух линий: восходящей (от предка к дереву) и нисходящей (от дерева к травам). Энергетически же богаче деревянистые формы (деревья, кустарники), растущие вне тропических областей. Самым низким содержанием E обладают углеводы [6], но в процессе дыхания они оказываются физиологически самыми выгодными, производя в среднем 21 кДж на 1 л поглощённого кислорода (O_2), что является самым решающим фактором как в ходе онтогенеза, так и в процессе эволюции организмов [9, 10].

Приведённые выше близкие данные по значениям E (17–21 кДж/г) среди видов высших растений из разных растительных поясов и тот факт, что значения E , например, у масел выше более чем вдвое, нежели для углеводов [6], говорят об использовании у всех растений углеводов как основных энергетических веществ. Но зна-

чения E — это интегральный показатель, нужны ещё два других показателя — фотосинтетическая способность (ФС) и активность дыхания (АД) растений [6]. По этим данным у разных травянистых видов ФС в среднем выше в 3–4 раза, чем у древесных, исключение составляют травянистые злаки, имеющие ФС, близкую к древесным (9–12 мг/дм² в 1 ч). Но ещё больше различия растений по значениям АД. Травянистые дышат в среднем вдвое интенсивнее, чем листопадные, и в 8–10 раз, чем различные вечнозелёные деревья [6]. Таким образом, хотя и содержание E в биоморфах высших растений близко (в среднем 19 кДж/г), оно достигается за счёт течения различного уровня энергетических процессов. Эта близость ещё не получила оценки в науке, так как термодинамика фитосистем остаётся почти не разработанной. В биотермодинамике сейчас предложены следующие критерии эволюции: изменение функции внешней диссипации, т.е. псидфункции ($d\psi_d/dt$), или, что то же самое, скорости потребления кислорода ($d\dot{g}_{O_2}/dt$), или удельной свободной энергии в системе [10 и др.]. Однако таких данных по растениям почти нет, в этой связи можно сравнивать биоморфы растений по АД. Тем более что в биосистемах псидфункцию приравнивают к интенсивности дыхания, т.е. $\psi_d \sim \dot{g}_{O_2}$ [10]. Итак, травянистые растения, накапливая повышенное количество продуктов фотосинтеза, более интенсивно расходуют их на дыхание, так что по содержанию общей энергии (E) они в итоге мало отличаются от древесных. Термодинамически это значит, что травянистые системы расходуют больше внутренней энергии (U), повышая тем самым энтропию (точнее, S_e , внутреннюю энтропию). Но это может говорить о том, что эти системы приближаются к состоянию равновесия, которое свойственно биосистемам. В данном случае описанные процессы у травянистых систем соответствуют ожиданиям, исходящим из второго закона термодинамики (падение свободной энергии, рост энтропии). В этом плане биоморфы злаков, где из-за сниженной ФС и повышенной АД усилен рост энтропийных процессов, ещё ближе к равновесию [9]. Считают, что такие биосистемы низкоупорядочены, а огромная биомасса особей древесных видов согласно законам термодинамики [10] также уменьшает их относительную упорядоченность.

Примером равновесной системы является кристалл, имеющий минимум свободной энергии, отчего он устойчив, долговечен. Поэтому природные системы считают лишь приближением к равновесию, стационарными биосистемами [11]. Тем более что эти системы, например, степные, состоят из термодинамически разных биоморф, в т.ч. древесных видов, являющихся более низкоэнтропийными. В итоге эволюция биоморф — компромисс между рядом показателей (сниженная S , но большая масса особи у древесных и, наоборот,

повышенная S , но малая масса у травянистых). Так, степь никогда не была чисто травянистой, в ней росли деревья и кустарники, это лесостепь, на промежуточном этапе — кустарниковая степь, на антропогенном этапе — травянистая степь. Эволюция степи началась в середине третичного периода из-за негативных факторов среды — похолодания, иссушения климата [8]. Биосистема древней степи стремилась эволюционировать по пути стационарного состояния, устойчивости, что вело к преобладанию в ней биоморф кустарников, затем уже злаковых трав, но под воздействием человека.

Выше сказано о нисходящей ветви эволюции биоморф, от дерева к травам. При анализе морфобиологических признаков выявили, что эта эволюция возникла за счёт особого механизма (девиация с терминальной аббревиацией онтогенеза), в результате взрослый организм получает юношеские признаки. Биоморфа травы возникла за счёт неотении древесных биоморф [3]. Известно, что в юношеской (как и в зародышевой) фазе уже взрослых особей резко усиливаются показатели термодинамики, в т.ч. интенсивность дыхания [10]. Поскольку это свойственно именно травам в сравнении с древесными, тогда на энергетическом уровне можно подтвердить неотеническое происхождение травянистых биоморф от древесных. Также отмечено, что смена биоморф в эволюции не привела к резкому изменению E выше некоего порогового значения (около 19 кДж/г, по нашим подсчётам), что не может характеризовать эволюция биоморф как арогенез. Это — специализация (телогенез, частный случай идиоадаптации, по А.Н. Северцову). В этой же связи считать полимеризацию стеблевых структур биоморф как арогенез [2] нельзя, это тот же телогенез, тем более что у травянистых биоморф (особенно у терофитов) происходит процесс деграндизации (измельчания) особей. Такой процесс является адаптацией растений к неблагоприятным факторам внешней среды (похолодание, иссушение климата) [3], сопровождающийся сменой энергопоказателей.

Нужно сказать, что идею арогенеза у высших растений также развивали при изучении белковых фракций семян [12, 13 и др.]. При этом термин «арогенез» был заменён на «арохимоз». На эволюцию микрообъектов (белков) были перенесены классические основы и законы термодинамики с необходимыми представлениями об энтропии (S), внутренней энергии (U). Кроме того, концепция арохимоза была дополнена тезисом о важнейшей роли ферментов, способных снижать (на уровне арогенеза) энергию активации биохимических реакций. На основе всего этого, используя известные биохимические показатели (μ — коэффициент Аррениуса, т.е. величина энергии активации, нужная для перевода белка в активное состояние; $pN_{акт}$ — I_g количества активированных молекул белка и

др.), были предложены критерии определения эволюционного возраста таксонов растений. Несомненно, что такой чисто биохимический подход к проблемам эволюции имеет большой интерес. Однако же идея арохимоза в том виде, как она уже сложилась, имеет ряд явных недостатков. Во-первых, нет достаточных данных о связи биохимических показателей эволюции с фракциями белков семян (это глютелины, глобулины, альбумины, проламины). Поэтому, во-вторых, возраст таксонов (родов, видов) больше определяли исходя из ботанических данных (сведения из палеонтологии, морфобиологические особенности), которые именно нужно выверить. Например, считая, что глютелины — исходные в эволюции белки, соответственно таксоны делили на древние (архаичные, «примитивные») и молодые (подвинутые, по А.Л. Тахтаджяну [4]), потом изучали у них названные биохимические показатели. Но вызывают возражения и термодинамические взгляды. Так, делая уступку второму закону термодинамики (как это принято и в ряде других работ), посчитали, что эволюция растений движется по пути дегградации U [13], роста тем самым S , что, якобы, и есть сама упорядоченность биосистемы. Самыми древними тут видятся таксоны с перевесом доли высокомолекулярных глютелинов, а молодыми — всех остальных фракций белка. В-третьих, неверно предполагая, что крупные молекулы глютелинов высокоэнтропийны, эволюцию представляли как процесс, идущий при падении S [12]. На самом деле это есть эволюция, направленная на синтез низкомолекулярных белков (альбумины и др.) [12], имеющих высокую S [14], что и означает требуемое в теории арохимоза [13] приближение системы к термодинамическому равновесию. Кроме того, в природе (и культуре) успешно растут как виды низкоэнтропийные, т.е. с преобладанием глютелинов (лавровые, ряд видов лютиковых и др.), так и высокоэнтропийные виды, с высокой долей альбуминов, глобулинов, проламинов, т.е. низкомолекулярных белков (злаки, бобовые и др.). В значительной степени это зависит от условий внешней среды обитания (пояса умеренного, жаркого климата и т.д.).

Особенности кульгиенной эволюции. Выращивание растений в условиях культуры (одомашнивание) насчитывает тысячелетия. Как показал ещё Ч. Дарвин, эффективность селекции обусловлена искусственным отбором, при котором были предусмотрены подбор родительских пар (если они есть), собственно отбор лучших особей, их дальнейшее испытание в кульгиенных условиях внешней среды. Эффект селекции очень высок, так что эволюция организмов в культуре идёт с гигантской скоростью. Хорошо известно высказывание Н.И. Вавилова, что селекция — эволюция, направляемая волей человека. Кроме селекции, связанной ныне с гибридизацией, мутагенезом

и т.д., введение организмов в культуру давно уже осуществляется путём интродукции. При этом если она связана с прямым и удачным переносом организмов в новую среду обитания, то тогда называется как натурализация. Если при интродукции выживают отдельные особи (генотипы), то этот процесс называют акклиматизацией. За счёт интродукции в мире создана значительная часть местного сортифта растений. Однако кроме самих растений в культуре быстро эволюционируют их паразиты – вирусы, бактерии, насекомые и т.д. Поэтому, чтобы избежать массовой порчи продуктов питания, выжить, человечество просто обречено всю жизнь заниматься интродукцией и селекцией. Селекции, интродукции посвящён огромный массив научной литературы, не говоря уже о массовых практических сведениях. Ниже сделан упор на теоретические основы интродукции и селекции, включая термодинамические аспекты и показатели, характеризующие эволюцию организмов в культуре.

В условиях культуры можно наблюдать те же биоморфы растений, что и в природе. Так, яблоня, ель и подобные им растения остаются деревьями. Правда, их биоморфы с точки зрения ботаников несколько различны. Для яблони это так называемое «плодовое дерево», для ели – «настоящее дерево». Однако же есть много фактов изменения в культуре биоморф. Например, томат (*Lycopersicon esculentum* Mill.) в северных широтах является типичным терофитом, а в южных он превращается в дерево. Самая обычная капуста кочанная (*Brassica oleracea* L.) в Западном Туркменистане становится многолетним травянистым видом. Всё это, конечно, связано с тёплым климатом, длительной вегетацией. К тому же это часто сопровождается грандизацией особей из-за повышенного накопления в их органах питательных веществ и внутренней энергии (U). Кроме того, это всё лишь только подтверждает сказанное, что смена биоморф у растений – не процесс арогенеза, а обычная приспособительная идиоадаптация (телогенез).

Культивируемые растения с высоким уровнем фотосинтеза (так называемые C_4 -растения) имеют ФС вдвое выше, чем обычные (C_3 -растения). Но уровень АД у растений в культуре столь же высок, как у их диких предков [6]. В итоге видим, что растения в культуре (особенно C_4 -растения с самым высоким уровнем ФС) имеют выше, чем в природе, значения U , и пониженную энтропию ($S \rightarrow \min$). Это означает [9, 11 и др.], что в культуре виды растений ведут себя как неравновесные линейные системы, но с меньшей неупорядоченностью. Отметим, что из числа природных видов (от 250 до 286 тыс., по данным разных авторов) на C_4 -растения приходится 943 вида [15], или около 0,4%, а из возделываемых видов (около 300) их доля составляет уже треть, это кукуруза; перистошестинник американский, или африканское просо; сахарный

тростник; из сорняков – лебеда розовая и др. Выше сказано о различии растений по фракциям и показателям активности ферментов семян [12]. По этим данным, для кукурузы и пшеницы (*Triticum aestivum* L.) отличий по доле глютелинов (это соответственно 3,5 и 4,0%) и значениям рНакт (17,8 и 17,3) нет, т.е. в культуре у этих различных по энергетике видов показатели активности ферментов инвариантны, существенно не различаются.

Отметим ещё, что по теории термодинамики онтогенеза, при интродукции, селекции осуществляются так называемые индуцибельно-адаптивные реакции организмов (адаптации), к ним относятся и процессы акклиматизации, длящиеся годы. В итоге организмы и их потомки в условиях смены среды переходят на новый путь развития [10]. Можно привести много примеров таких адаптаций, когда интродуценты, селекционные формы приспособляются за одно поколение (как, например, сорняки) или же чаще – за целый ряд поколений. Это объясняет длительность селекционного процесса и работ по интродукции растений.

К ведущим закономерностям окультуривания растений относят увеличение объёма и биомассы органов (как результат избыточного накопления веществ); фасциирование (срастание) тканей и органов; детерминацию (укорочение) осевых органов; полиплоидию [1]. Выше приводились примеры первой закономерности, это означает падение S , рост упорядоченности всей системы особи. Это особенно очевидно на процессе осеверения растений, когда при более низкой температуре падают расходы на дыхание и охлаждение [1], что и даёт рост U . Что же касается полиплоидии (она отмечена у 50% диких видов), фасциирования и детерминации, то это есть продолжение в культуре тех же природных процессов, однако усиленных избыточным накоплением в особях веществ и энергии. По тем же представлениям в термодинамике, человек, ухаживая за растениями в культуре (внесение удобрений, борьба с патогенами и т.п.) и получая высокие урожаи, нормализует хаотичность биосистемы (которая всегда есть), приводя её к самоорганизации. Переход к рациональному земледелию, действительно, есть продолжение природной эволюции, но на энергетически оптимальном уровне.

В итоге проведённого выше анализа данных можно заключить следующее. В мире природных видов растений их изменения определённо были подчинены законам биотермодинамики. Так, на нисходящей линии эволюции (от деревьев к травам) эти изменения, на фоне измельчания размеров биоморф и ухудшения условий внешней среды, сводились к процессам приведения системы в состояние, известное как стационарное равновесие [9, 11]. Этому же больше способствовала выработка травянистой биоморфы. Однако данные

показывают, что суммарная энергия (E) в сухом веществе у разных биоморф близка (это в среднем 19 кДж/г), что достигается путём идиоадаптивной эволюции. В расчёте же на особи, разные по массе (дерево, трава), энергетический уровень иной [11]. На биохимическом уровне преобладали процессы синтеза более низкомолекулярных белков семян (альбумины, глобулины, проламины), обладающих повышенной энтропией. Но в природе существуют растения с различным термодинамическим уровнем. В культивируемом состоянии изменения же у растений в целом были направлены на снижение энтропии, чему сам способствовал человек, подпитывая их энергией, изъятую из окружающей среды. Это приводит к созданию самоорганизованных биосистем, но влияет на энергетику окружающей природы, давая прирост её энтропии. В этом же видится связь теории термодинамики с селекцией, интродукцией, экологией.

Литература

1. Филов А.И. Морфологические закономерности окультуривания пищевых растений // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л.: ВИР, 1972. Т. 47. Вып. 2. С. 3–14.
2. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с.
3. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.
4. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 612 с.
5. Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука, 1989. 296 с.
6. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
7. Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелихова О.П. Экология. М.: Дрофа, 2004. 622 с.
8. Авдеев В.И. Основы современного анализа степного флорогенеза. М.: Омега-Л; Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2015.
9. Костюк П.Г., Гродзинский Д.М., Зима В.Л. и др. Биофизика. Киев: Выща школа, 1988. 504 с.
10. Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука, 1993. 366 с.
11. Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. 356 с.
12. Благовещенский А.В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1966. 328 с.
13. Биохимические аспекты филогении высших растений. М.: Наука, 1981. 126 с.
14. Клотц И. Энергетика биохимических реакций. М.: Мир, 1970. 112 с.
15. Эволюция функций в растительном мире. М.: МГУ, 1985. 244 с.