

ПОВЫШЕНИЕ УРОВНЯ КОРНЕЛИСТОВОЙ ИНТЕГРАЦИИ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ ОСНОВНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

В. О. КАЗАРЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

На основе анализа морфофизиологических особенностей представителей древесных, кустарниковых и травянистых автор приходит к выводу, что содержание эволюции основных жизненных форм покрытосеменных заключается в коррелятивном усилении жизнедеятельности корней и листьев и обмена веществ между ними. Путем олигомеризации, постепенно сокращалась корнелистовая дистанция, повышалась корнеобеспеченность листьев, совершенствовалась проводящая система, увеличивалось количество стеблевого хлорофилла, способствующего ускорению транспорта веществ. Ускорялись одновременно процессы онтогенетического развития и повышалась целостность растений.

Ծառային, թփային և խոտային ձևերի մորֆո-ֆիզիոլոգիական առանձնահատկությունների աչիզի հիման վրա նեղիեակր եկել է այն եզրակացության, որ ծածկասերմերի հիմնական կենսաձևերի էվոլյուցիայի ընթացակետերը կայանում է արմատների և տերևների կենսագործունեության և նյութափոխանակության կորելացված ուժեղացման մեջ: Օլիգոմերիզացիայի եզանակով աստիճանաբար փոքրացել է արմատատերևային տարածությունը, բարձրացել է տերևների արմատապահագործունեությունը, կատարելագործվել են փոխադրող հյուսվածքները, ավելացել է ջրադուրային ընթացիկի պարունակությունը, որը նպաստել է նյութների տեղաշարժին: Արագացել են միամասնակ օնտոգենետիկ զարգացման պրոցեսները, և բարձրացել են բույսի ամրողականությունը և արդյունավետությունը:

On the basis of analysis of morpho-physiological peculiarities of the representatives of trees, shrubs and grassy, the author comes to the conclusion that the maintenance of evolution of the principal vital forms of angiosperms consists in correlative reinforcement of vital activity of roots and leaves and metabolism between them. By means of oligomerization the distance between the root and leaves was gradually reduced, the root-provision of leaves raised, the conduct system was improved, an increase of the number of caulescent chlorophyll promoting with acceleration of the movement of substances was observed. The integrity of plants was increased and the processes of ontogenetic acceleration development took place at the same time.

Эволюция покрытосеменных—корнелистовая интеграция.

Проблема эволюции до сих пор находится в центре внимания морфологов, анатомов, экологов, палинологов, палеоботаников тогда как, по справедливому утверждению Северцева [2], она является физиологи-

ческой. Дело в том, что любые адаптивные изменения начинаются с перестройки физиологического механизма организма или органа, вызывающего впоследствии морфоструктурные изменения.

В последние годы были предприняты определенные попытки вывести эволюционную физиологию растений из застоя. Однако пока исследования ограничиваются лишь обобщением скудных данных, накопленных в данной области [7, 8, 12, 17—19]. Совершенно нетронутой осталась проблема функциональной эволюции основных жизненных форм высших растений, т. е. физиологическая сущность эволюционной трансформации от древесных к травам.

Одной из основных морфологических тенденций ароморфного развития древесных явилась постепенная деградизация, т. е. уменьшение вегетативной сферы путем выбрасывания «лишних элементов» [12]. В этом аспекте пророческими оказались предсказания Дарвина [3] о том, что «естественный отбор с течением времени будет стараться сокращать любую часть организации, как только она в силу изменившегося образа жизни делается излишней без того, чтобы какая-нибудь часть получила при этом соответственно увеличенное развитие. И, наоборот, естественный отбор может вызвать значительное развитие какого-нибудь органа, не нуждаясь в качестве обязательной компенсации в сокращении какой-нибудь смежной с ним части».

Действительно, эволюция покрытосеменных протекала, с одной стороны, в направлении сокращения числа скелетных метамеров в надземной и подземной сферах и размеров стволов, с другой—увеличения удельной массы листьев и активных корней, т. е. изменения отношения массы древесины и ассимилирующих систем в пользу последних. Подобная морфологическая трансформация была обусловлена расселением покрытосеменных в высокогорные области, северные широты или арктические зоны, где условия существования экстремальны и вегетационный период крайне сжатый. Таким образом, эволюция обеспечивала выбор наиболее оптимальных вариантов организации структуры и функции растений в соответствии с факторами среды. Самым примечательным при этом является тот факт, что эволюция от древесных к травам через кустарники и полукустарники осуществлялась путем именно качественной олигомеризации: образование в ходе филогенеза у чередующихся поколений меньшего числа, но эволюционно более подвинутых гомологичных органов. В надземной сфере мощные скелетные ветви редуцировались с образованием тоненьких ограниченных в длине побегов, покрытых листьями с повышенной фотосинтетической продуктивностью. В подземной сфере скелетные мощные корни сменялись тоненькими разветвлениями, густо покрытыми всасывающими и функционально активными волосками. Благодаря такой ароморфной перестройке растения приобрели целый ряд преимуществ: повысились уровень корневелюстной интеграции, фотосинтетическая и семенная продуктивность, поглотительная и метаболическая активность корней, устойчивость к неблагоприятным факторам, адаптивность к изменяющимся условиям и др.

Последняя тенденция особенно проявляется в листьях в отношении повышения реактивности к изменяющимся факторам среды. Достаточно сказать, что от древесных к травянистым чувствительность этих ассимилирующих органов к воздействию фотопериодов существенно возросла. Если для цветения древесных или кустарников необходимо более продолжительное воздействие оптимальных фотопериодов, то для многих травянистых достаточно 2—3 подобных циклов, чтобы инициировать формирование цветочных зачатков.

Листья травянистых существенно отличаются от листьев кустарников и древесных целым рядом других физиологических и анатомических параметров: содержанием хлорофилла, числом устьиц на единицу поверхности, формой воды, представленностью элементов проводящих систем, приходящихся на единицу площади листьев и др.

Деграндизация растений в ходе эволюции осуществлялась различными путями: уменьшением продолжительности жизненного цикла главной и скелетных осей; ускорением наступления процессов генеративного развития затуханием камбиальной деятельности и образованием травянистого стебля; неравномерной редукцией осевых и ассимилирующих тканей: сближением полярно расположенных ассимилирующих органов. Все эти морфоструктурные изменения привели к усилению обмена веществ между корнями и листьями и их функциональной активности, т. е. повышению корнелистовой интеграции: объединению и согласованию функций корней и листьев.

Усиление интеграции многоклеточного организма.— пишет В. И. Беклемишев [1]—составляет одну из важнейших черт прогрессивной эволюции. В интегративных системах функционируют многообразные, неравноценные по своей значимости для жизнедеятельности организмов коррелятивные связи. Например, трудно уравнять корреляцию между отдельными листьями с той функциональной взаимообусловленностью, которая имеет место между листьями и корнями. Существуют ведущие и второстепенные коррелятивные связи, интегрирование которых имеет неодинаковое значение для филогенеза. В этом аспекте основных жизненных форм высших растений решающей представляется корнелистовая интеграция. Уровень этой интеграции определяется представленностью общей поверхности листьев и всасывающих корней, их функциональной активностью, близостью их расположения на расстоянии, а также совершенством проводящих элементов.

Сравнительное исследование этих показателей у древесных, кустарниковых и травянистых растений наглядно иллюстрируют существенное преимущество травянистых форм.

Повышенная корнеобеспеченность листьев эволюционно более продвинутых жизненных форм нами установлена специальными опытами на одновозрастных растениях с одинаковой вегетативной мощностью, принадлежащих к одному из семейств *Rosaceae*.

Объектами исследования служили: из древесных.—обыкновенный миндаль (*Malus domestica* Borch.), черемуха обыкновенная (*Rubus racemosa* (Lam.) Gilib.), вишня обыкновенная (*Cerasus hiem* (L.) Mili.), слива домашняя (*Prunus domestica* L.)

груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.), из кустарников—таволга Вангутта (*Spiraea vanhouttei* Zab.), шиповник обыкновенный (*Rosa canina* L.), пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim.), ожива (*Rubus caesius* L.); из травянистых—земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), черюголовник многобрачный (*Poterium polygamum* Waldst. et Kit.), манжетка Гроссгейма (*Alchemilla grossheimii* Jus.), лопчатка прямая (*Potentilla recta* L.).

Данные, полученные в результате определения коэффициента корнеобеспеченности листьев (мг активных корней, приходящихся на дм² листовой площади), показали, что от деревьев к травам он постепенно увеличивается (табл. 1). У травянистых этот показатель, по сравнению с древесными и кустарниками, выше соответственно в 2,8 и 2,7 раза.

Таблица 1. Коэффициент корнеобеспеченности листьев древесных, кустарниковых и травянистых форм

Жизненные формы	Листья, дм ²	Корни, мг		Коэффициент корнеобеспеченности, мг/дм ²
		всего	активные	
Древесные	0,50	604	145	245,8
Кустарники	3,67	2689	939	259
Травянистые	1,56	2367	1091	899,4

Уровень жизнедеятельности надземных органов и тканей в основном определяется мощностью активных корней, т. е. коэффициентом корнеобеспеченности листьев. Эта величина, как показали многолетние исследования сотрудников нашей лаборатории, играет чрезвычайно важную роль в общей жизнедеятельности растений, определяя активность всех без исключения физиолого-биохимических процессов, происходящих в различных органах и тканях. От коэффициента корнеобеспеченности листьев зависят энергия роста, водный режим, активность фотосинтеза, обмен углеводов, азотистых и фосфорных соединений, синтез нуклеиновых кислот и физиологически активных соединений, а также другие процессы жизнедеятельности надземных органов. Именно этим объясняется то обстоятельство, что основные приемы современной агротехники направлены на улучшение условий корнеобитаемой среды и таким образом на увеличение общей поглощающей поверхности активных корней.

Высокая корнеобеспеченность травянистых сочетается с повышенной поглотительной и метаболической деятельностью их. Наглядным показателем метаболической активности корней травянистых является более высокое содержание в них аминокислот. У травянистых оно составляет 280,6 мг на 100 г сухого вещества корней, а у древесных—91,6 мг, т. е. в 3,1 раза ниже.

Такая интенсивная метаболическая деятельность корневой системы травянистых видов и повышенная представленность всасывающих корешков в общей массе корней обусловила и высокий уровень функциональной активности листьев, в первую очередь фотосинтеза. Действительно, полученные данные показали, что от древесных к травянистым существенно повышается фотосинтетическая активность (рис. 1). Кус-

гарниковые формы по этому показателю занимают промежуточное положение. Средняя фотосинтетическая активность трав примерно в 2,5 раза выше, чем у кустарников, и в 5 раз выше, чем у древесных.

Обнаружена также заметная разница в содержании хлорофилла в листьях исследованных форм, что также является одним из эндогенных факторов активации фотосинтеза (табл. 2).

Таблица 2. Содержание хлорофилла и ассимиляционное число листьев

Жизненные формы	Хлорофилл, мг г сухого вещества			Ассимиляционное число
	прочность-зависимый	стабильность-зависимый	общий	
Древесные	1.16	4.45	100	100
Кустарники	1.28	5.79	125.0	120.8
Травянистые	1.51	7.27	156.0	273.6

Как следует из приведенных цифр, содержание форм хлорофилла возрастает от древесных к травам. Эта тенденция более рельефно проявляется в отношении величины ассимиляционного числа, характеризующего активность молекул хлорофилла.

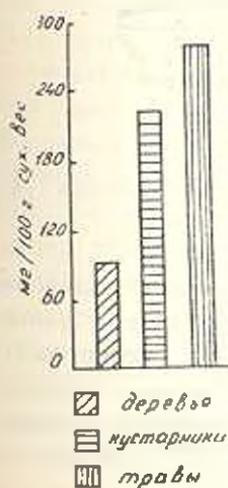


Рис. 1. Фотосинтетическая активность листьев различных жизненных форм покрытосемянных (средние данные).

Поскольку эволюция основных жизненных форм шла в направлении интенсификации жизнедеятельности, следует полагать, что суточная амплитуда синтеза в листьях и интенсивность перемещения из них ассимилятов у травянистых должны быть выше, чем в листьях кустарников и деревьев. В самом деле, определение общей, белковой и небелковой фракций азота в листьях в 6, 12, 18 и 8 ч дало весьма примечательные результаты (рис. 2). Содержание различных форм азота в листьях травянистых во все часы суток выше, чем в листьях кустарников и тем более древесных. Это свидетельствует о более высокой интенсивности обменных реакций в листьях травянистых, т. е. об их повышенной физиологической активности.

Аналогичные данные, подтверждающие высокую жизнедеятельность листьев травянистых представителей, получены при определении показателей водного режима. Наибольшее количество свободной воды выявлено в листьях травянистых растений, а связанной—у древесных. В этом отношении справедливо высказывание Горышина [2] о том, что доля связанной воды велика у растений, испытывающих по той или иной причине затруднения в пополнении расходов воды. Повышенное же содержание свободной воды в листьях обычно рассматривается как показатель активности физиологических процессов листьев.

Для обеспечения высокой функциональной активности, целостности и устойчивости растений существенным условием является и активность корнелистового обмена. Биологическое преимущество карликовых жизненных форм, выработанное в ходе длительной эволюции,



Рис. 2. Суточная динамика форм азота в листьях у представителей различных жизненных форм покрытосеменных (средние данные).

заключается именно в коммуникационной близости полярно расположенных ассимилирующих систем—корней и листьев. Близость расположения этих органов у травянистых придает им высокую целостность: Северцев [10] отмечает, что морфологическая координация (корреляция) сильнее выражается между органами, функции которых взаимосвязаны. У травянистых форм такими тесно взаимосвязанными и ведущими органами, обеспечивающими целостность растений, являются листья и корни.

Близость указанных органов играет существенную роль в повышении общей жизнедеятельности травянистых растений. Проведенные в этом аспекте исследования с тополем пирамидальным и ясенем обыкновенным показали, что в результате рубки и сближения листьев к корням существенно повышаются фотосинтетическая активность листьев, поглощательная и метаболическая деятельность корней, синтез белков, нуклеиновых кислот и ауксинов [4].

Филогенез покрытосеменных, обуславливаемый морфофизиологическими изменениями, осуществляется на всех иерархических уровнях. Эти изменения, как правило, были направлены на совершенствование всех структур и интенсификацию процессов жизнедеятельности расте-

ний с тем, чтобы наиболее энергично ассимилировать факторы внешней среды, расширить ареалы распространения видов путем постепенного повышения их общей продуктивности и адаптации не только в различных фитоценозах, но и в экстремальных условиях существования.

В процессе структурной трансформации покрытосеменных ни один орган не подвергся столь глубоким и коренным изменениям, как стебель. Достаточно сравнить достигающие огромной толщины стволы долголетних и гигантских древесных с тоненькими стеблями однолетних крошечных растений, чтобы с большей наглядностью представить глубину тех качественных и количественных изменений, которые происходили на длительном пути перехода древесных к травам.

Всекие эволюционные изменения в структуре стебля трави были направлены главным образом на активацию транспорта жидкостей как в акропетальном, так и в базипетальном направлениях. В связи с этими структурными изменениями больше всех подвергались проводящие системы стебля.

Ксилемные сосуды стебля, состоящие из отдельных члеников, произошли от трахенд, все стенки которых снабжены окаймленными парами. Боковая поровость сосудов также подвергалась изменениям, начиная от «лестничной через промежуточную и супротивную к очередной» [14], при одновременном и постепенном сокращении числа перекладин перфорационных пластинок и увеличении ширины сквозных отверстий для уменьшения сопротивления передвигающейся жидкости в сосудах. Конечным звеном этих изменений оказалось полное исчезновение перфорационных перекладин с образованием широкодиаметровой перфорации. Именно такими простыми перфорациями характеризуются эволюционно более продвинутые формы.

Параллельно со структурной трансформацией сосудов ксилемы прогрессивному изменению подвергались и элементы флоэмы, которые представляют собой специализированные и коренным образом преобразованные паренхимные безъядерные клетки. Элементы флоэмы формировались в результате растяжения и дифференциации апикальной и латеральной меристемы. При этом они остались пеллигнифицированными для сохранения высокой проницаемости стенок их клеток [14].

Крупный ароморфный скачок в эволюции проводящих систем был связан с возникновением сосудисто-волокнистых пучков, что способствовало значительной активации транспорта веществ у травянистых форм. Сосредоточение проводящих элементов в изолированных пучках имеет решающее значение для интеграции не только работы флоэмы и ксилемы, но и корней и листьев. Высокий уровень функционирования корней и листьев сочетается с такой же интенсивной работой элементов флоэмы и ксилемы осевых органов. Для обеспечения подобного физиологического состояния проводящие системы должны находиться в одинаковых условиях как в отношении снабжения кислородом для их активного функционирования, так и энергетическими продуктами, что может осуществляться лишь при их непосредственной близости.

Важным фактором, способствующим коррелированности роста корней и надземных органов в онтогенезе растений, является наличие кам-

бия в сосуловолокнуистых пучках. Детальные исследования, проведенные совместно с В. А. Палаиджян на томатном растении, показали, что начиная с ювенильной фазы сначала активизируется рост корневой системы, к которой направляется основная часть ассимилятов эндосперма семян и молодых листьев. В связи с этим на данном этапе онтогенеза более интенсивно формируется флоэмная ткань, что подтверждается также данными Эсау [16]. После достижения корнями определенной мощности усиливается рост надземных органов, в первую очередь листьев. В этот период деятельность камбия направляется главным образом на формирование ксилемных элементов с тем, чтобы обеспечить растущие и активно функционирующие листья корневыми продуктами.

Подобная коррелированная зависимость ритмического увеличения числа элементов флоэмы или ксилемы от интенсивности роста надземных органов или корней проявляется и в последующих периодах индивидуального развития растений.

Сосудоволокнистые пучки обуславливают и другие преимущества травянистых. Для поднятия воды по сосудам ксилемы необходим расход соответствующего энергетического материала, используемого в процессе дыхания живыми клетками. У древесных форм поступление таких ассимилятов от флоэмы к ксилеме осуществляется через радиальные лучи, тогда как в пучках травянистых — непосредственно из рядом расположенных элементов флоэмы, которые всегда богаты ассимилятами. В результате ксилемные сосуды в пучках функционируют активнее, чем в годичных кольцах древесных форм.

Травянистый стебель отличается еще одним важным преимуществом, способствующим активации транспорта веществ. Все ткани стебля травянистых богаты зелеными пластидами, способными ассимилировать интритканевую углекислоту, выделяемую как в процессе дыхания живых клеток стебля, так и поступающую из атмосферы через устьичные просветы эпидермиса.

Первые данные о наличии прямой корреляции между дыханием флоэмы и передвижением ассимилятов по ситовидным трубкам мы находим в исследованиях Мэсона и Филлиса [22], а в дальнейшем Канин [20]. Подтверждением этого положения могут являться данные о положительном влиянии света на ускорение транспорта ассимилятов [15, 22]. Подобное влияние, разумеется, обусловлено фотосинтетической способностью интритканевого хлорофилла, при котором выделяется кислород, повышающий дыхание флоэмы и в связи с этим функциональную активность ее. Отсюда следует, что активность транспорта жидкостей по флоэме зависит не только от наличия света, но и от содержания хлорофилла в стеблевых тканях и поступления CO_2 .

Опыты, проведенные на стеблях огурца, гречихи, ячменя и томата с применением радиоактивной глюкозы [5, 6], выявили следующие основные закономерности:

1. Влияние света существенно ускоряет транспорт ассимилятов. Если в условиях темноты скорость транспорта равна 30,6 см/мин, то при свете — 50,5 см/мин.

2. В активации транспорта ассимилятов по флоэме принимает участие кислород, поступающий через устьичные просветы эпидермиса стеблей. При закрывании устьиц пазелином существенно ослабляется транспорт ассимилятов.

3. Существует прямая зависимость между содержанием хлорофилла в стеблевых тканях и активностью транспорта. Показано, что у стеблей гречихи, содержащих хлорофилла 0,045 мг/г сух. веса, скорость транспорта равна 102,6 см/час, а у томата, содержащего 0,146 мг хлорофилла, она составляет 259,2 см/час.

4. Свет и хлорофилл в стеблях существенно активизируют также транспорт воды по сосудам ксилемы. Так, например, в стеблях подсолнечника, находящихся в течение 15 дней на свету, водопроницаемость в 1,7 раза выше, чем в стеблях, находящихся столько же дней в условиях темноты.

Эти данные также показывают, что водопроницаемость ксилемы в значительной степени определяется интенсивностью дыхания живых клеток, благодаря чему повышается их функциональная активность (транспорт жидкостей). Когда стебельки выдерживаются в азотной среде и исключается подача кислорода, водопроницаемость снижается более чем в 1,5 раза.

Стеблевой хлорофилл принимает непосредственное участие и в активации жизнедеятельности корней и таким образом в жизнедеятельности растений в целом. Опыты, проведенные с подсолнечником, показали, что затенение нижней (75—80 см) обезлиственной зоны стебля привело к задержке роста корней, тогда как свет способствовал увеличению общей мощности их примерно в два раза (табл. 3).

Таблица 3. Масса и адсорбирующая поверхность корней подсолнечника светового и темнового вариантов

Варианты	Сухой вес, г		Поглощающая поверхность, м ²	
	всех корней	активных корней	общая адсорбирующая	рабочая поглощающая
Стебель на свету	15.73±2.16	6.48±1.13	0.53±0.013	0.29±0.045
Стебель в темноте	8.92±2.52	3.60±0.89	2.28±0.028	0.13±0.024

Большая поглотительная поверхность, т. е. повышенная представленность всасывающих и метаболических корней, как правило, сочетается с их высокой поглотительной и метаболической активностью. Действительно, как показывают полученные данные (табл. 4), поглотительная активность корней растений световой группы в отношении азота оказалась в 2,3, а фосфора в 1,8 раз выше по сравнению с таковой корней растений темновой группы. В противоположность этому количество общего и белкового азота в корнях опытных растений (световая группа) было почти в 2 раза ниже, что, вероятно, свидетельствует об энергичной передаче указанных соединений подземным органам (главным образом листьям). В данном случае влияние света на зеленые стебли растений оказалось значительным в отношении усиления корневой интеграции.

Весьма заметно изменилось и содержание аминного азота в корнях растений. Количество его в корнях растений светового варианта было ниже в 4 раза, что обусловлено энергичным включением этой формы азота в состав аминокислот и белков.

Таблица 4. Поглотительная (мг/г сух. в-ва в мин) и метаболическая активность корней полсолнечника светового и темнового вариантов

Варианты	поглощае- мый корня- ми, мг сух. в-ва за 1 мин	Азот			поглощае- мый корня- ми, мг г сух. в-ва за 1 мин	Фосфор	
		содержание, мг г сух. в-ва				содержание, мг г сух. в-ва	
		общий	связан- ный	аминный		органиче- ский	неоргани- ческий
Стебель на свету	1.96±0.4	11.2± 0.38	5.77± 0.91	4.93± 0.913	0.15±0.07	1.67±0.05	0.56±0.01
Стебель в емкости	0.84±0.02	21.0± 0.52	10.71± 0.01	5.39± 0.15	0.084±0.06	1.79±0.05	0.72±1.02

Эти данные приводят к выводу о важной роли зеленых пластид стеблей и интенсификации фотосинтеза, так как метаболическая деятельность корней, как правило, всегда коррелирует с фотосинтетической активностью листьев [9].

Определение фотосинтеза показало, что по активности ассимиляции двуокиси углерода в листьях светового варианта выше в 1,4 раза, а кукурузы — в 1,5 раза.

Не останавливаясь на других положительных физиологических параметрах растений светового варианта, мы вправе констатировать, что роль внутритканевого хлорофилла стебля не ограничивается лишь улучшением жизнедеятельности живых клеток стебля. Будучи активной фотосинтезирующей системой, он повышает общую жизнедеятельность травянистых растений посредством усиления роста и функциональной активности корней. Отсюда следует, что высокое содержание зеленых пластид во всех стеблевых тканях травянистых, наряду с целым рядом других морфофизиологических особенностей, следует рассматривать как один из характерных показателей эволюционной подвижности их.

Исходя из важной роли стеблевого хлорофилла в жизнедеятельности травянистых растений при подборе высокоурожайных особей в ходе селекции, наряду с учетом полезных признаков, необходимо обращать внимание также на количественную представленность зеленых пластид в тканях, стебля, что до сих пор находилось вне поля зрения селекционеров, генетиков и даже фитофизиологов.

При определении оптимальной густоты выращивания овощных и других сельхозкультур необходимо иметь в виду еще одно немаловажное обстоятельство. Обычно при подборе оптимальной густоты стояния тех или иных культур учитываются два фактора: обеспеченность листового аппарата физиологически активной радиацией и оптимальность жизненного пространства для развития как корневой системы, так и надземных органов. В свете сказанного представляется необходимым при подборе оптимальной густоты выращивания сельхозкультур

обращать внимание и на световые условия, стимулирующие синтез по возможности максимального количества хлорофилла в стеблевых тканях.

Обобщая изложенные экспериментальные и литературные данные, мы вправе констатировать, что физиологический смысл эволюции покрытосеменных от древесных к травам заключается в коррелятивном усилении жизнедеятельности полярно расположенных ассимилирующих органов и обмена веществ между ними. Для достижения подобного состояния путем качественной олигомеризации и деграндизации постепенно сокращалось корневое расстояние, повышалась удельная представленность активных корней и листовая поверхность в общей массе растений, а также корнеобеспеченность листьев, совершенствовалась проводящая система с образованием сосудисто-волокнистых пучков, увеличивалось количество стеблевого хлорофилла, способствующего, с одной стороны, ускорению дальнего транспорта, с другой—активации жизнедеятельности корней. Параллельно с этим повышалась адаптивная реакция листьев к изменяющимся факторам среды и таким образом ускорялись процессы индивидуального развития и сокращения жизненного цикла, с повышением уровня целостности растений. Все эти морфофизиологические изменения были направлены на повышение уровня корневой интеграции, что нами рассматривается как генеральная линия физиологической эволюции основных жизненных форм покрытосеменных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. И. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 2, 23—38, 1964.
2. Горышина Г. Г. Экология растений, 367, 1979.
3. Дарвин Ч. Происхождение видов, 312, М., 1969.
4. Казарян В. О. Старение высших растений, 3312, М., 1969.
5. Казарян В. О., Оганян А. С., Геворкян Г. А. Физиол. растений, 33, 4, 637—642, 1986.
6. Казарян В. О., Оганян А. С. Биолог. журн. Армении, 40, 5—10, 1987.
7. Макояцко К. В. Развитие эволюционного направления в физиологии растений. Исторический очерк, 254, 1974.
8. Макояцко К. В. В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения, 115—126, 1981.
9. Никшпорович А. А. Чень Нип. Физиол. растений, 6, 5, 513—521, 1959.
10. Северцев Н. Г. Главное направление эволюционного процесса, 132, М., 1934.
11. Северцев Н. Г. Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч., 5, 536, М., 1949.
12. Скрипчинский В. В. Фотопериодизм, его происхождение и генетика, 18, 1, 517—529, 1982.
13. Суходолец В. В. Эволюция, 269, Л., 1975.
14. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных, 226, Л., 1961.
15. Чешков В. А., Базирина Е. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 499—511, 1930.
16. Эсау К. Анатомия растений, 564, М., 1969.
17. Юсуфов А. Г. Журн. общей биол., 6, 803—814, 1976.
18. Юсуфов А. Г. Успехи совр. биол., 86, 2, 293—307, 1978.
19. Юсуфов А. Г. Лекции по эволюционной физиологии растений, 98, М., 1985.
20. Sanny M. S. Ann. Rev. Plant dicton, Phytochem., 16, 499, 1977.
21. Mason T., Maskell E. Ann. Bot., 42, 189, 1928.
22. Masson T., Maskell E., Phillips E. Ann. Bot., 52, 455, 1936.