

УДК 581.52

UDC 581.52

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**FEATURES OF THE EVOLUTIONARY DEVELOPMENT OF LIFE FORMS OF HIGHER PLANTS**

Белюченко Иван Степанович
д.б.н., профессор
ФГБОУ «Кубанский государственный аграрный университет», Краснодар, Россия

Belyuchenko Ivan Stepanovich
Dr.Sci.Biol., professor
Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia

Причинами варьирования экосистем и их составляющих служат климатические циклы, напрямую связанные с глобальными фазами газообразования. Экологическая ёмкость систем возрастает или снижается в силу появления новых экологических ниш, создающих те или иные условия благоприятствования для расширения или сужения возможностей приспособления новых типов организации живых организмов и заметного их изменения. Просматривается сопряженность биологической эволюции живых организмов с геологическими кризисами и периодическими колебаниями солнечной активности. Направление в развитии жизненных форм растений с начала их возникновения были весьма разнообразны. Наиболее глубоко развитие жизненных форм разработано для цветковых растений, начиная с различных по габитусу предковых групп голосеменных. Основные причины выделения жизненных форм обусловлены задачами, стоящими перед исследователями

Climatic cycles associated with global phases of create gasses are the reasons of oscillation ecosystems and their constituent. Ecological capacitance of systems increases or decreases due to the appearance of new ecological niches, which creating favorable conditions for expanding or narrowing opportunities of adapting new types of organization of living organisms and their significant changes. Conjugacy of the biological evolution of living organisms with geological crises and periodic variations in solar activity is observed. Direction in the development of plant life forms since the beginning of their occurrence was quite varied. The most deeply the development of life forms was developed for flowering plants, starting from of different groups of gymnosperms. The main reasons for selection of life forms are due to challenges facing researchers

Ключевые слова: ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ, АДАПТАЦИЯ, ЭКОСИСТЕМЫ, АРХАИЧНОСТЬ ПРИМИТИВНЫХ ФОРМ, АКСИАЛЬНОСТЬ, СЛАБАЯ СПОСОБНОСТЬ К ВЕТВЛЕНИЮ, БЕЗРОЗЕТОЧНОСТЬ, ПЕРВИЧНОСТЬ ДЕРЕВЬЕВ, ВТОРИЧНОСТЬ ТРАВ, ЭФИРОНОСНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Keywords: LIFE FORMS, ADAPTATION, ECOSYSTEMS, ARCHAIC OF PRIMITIVE FORM, AXIALLY, WEAK CAPABILITY BRANCHINGS, PRIMARY TREE, SECONDARINESS GRASS, EFIRONOSNOST PLANTS

Различные экосистемы, включающие разнообразные жизненные формы живых организмов, с одной стороны, а, с другой, геологические оболочки Земли, образующие систему высшего порядка, открытую для внешнего влияния и ощущающие на себе воздействие периодических колебаний солнечной активности и приливо-отливных сил океана от взаимодействия с другими небесными телами. В результате этого наблюдаются периодические изменения скорости вращения Земли, обуславливающие кризисы, варьирующие соотношение суши и океана, горных и равнинных территорий и изменяющие климат. Новые природно-климатические усло-

вия побуждают всю совокупность живых организмов разных жизненных форм образующих отдельные экосистемы в пределах конкретных ландшафтов и приобретающие общую сумму адаптаций для выживания организмов изменной адаптации [21, 26, 27, 28].

Основной причиной варьирования экосистем и их составляющих служат климатические циклы, связанные напрямую с глобальными фазами газообразования. Периоды устойчивости экосистем примерно 100 млн. лет, каждые сменяются в связи с изменениями климата краткими периодами расшатывания экосистем и даже их разрушения (например, экологически относительно закрытые системы переходят в открытые), когда естественное давление снижается, а экологическая емкость системы возрастает и в них появляются новые экологические ниши, создающие благоприятные условия для расширения возможностей приспособления новых типов организации живых организмов и весьма заметного их расширения. Таким образом, просматривается сопряженность биологической эволюции с геологическими кризисам и периодическими колебаниями солнечной активности [18, 19, 20, 22].

Вполне возможно, что направления в развитии жизненных форм растений с самого начала возникновения этой группы организмов были весьма разнообразными. Достаточно глубоко и широко развитие жизненных форм разработаны для цветковых растений, начиная с ранних и быстро дифференцировавшихся различных по габитусу предковых групп голосеменных [26].

Крупные жесткодревесные виды растений характеризуются высокой специализацией по ряду признаков, включая анатомию стебля и листьев, гистологию проводящих пучков, размещение корневых систем и другие, не позволяют считать эту форму примитивной. Многие авторы разделяют взгляды Э. Корнера [29], утверждавшего, что первичные покрытосеменные были относительно небольшими толстостебельными, но достаточно сравнительно мягкодревесными (аксиальными) растениями, представлявшими

неветвящиеся или маловетвящиеся деревца или кустарники. Столь примитивные и архаичные формы встречаются в разных таксонах и в настоящее время, особенно в растительных формациях юго-восточной Азии.

К числу весьма архаичных примитивных признаков в вегетативной части растений относятся аксиальность и слабая способность к ветвлению и, вероятно, равнодолговечность осей. Знакомство с эволюцией жизненных форм растений в пределах конкретных таксонов включает в основном результаты анализа большого комплекса различных признаков таких как система побего- и корнеобразования, вегетативное возобновление и семенное размножение, ритмичность формирования отдельных органов, ход большого жизненного цикла, возрастные изменения структур, продолжительность жизни надземных и подземных органов и т.д. [24, 26].

Жизненные формы высших растений, выделяющиеся совокупностью морфологических и функциональных признаков, в своём развитии тесно связаны с филогенетической и систематической принадлежностью отдельных таксонов. В общем спектре эволюционно важных признаков организмов (некоторых особенностей отдельных органов при описывании габитуса растений) выделяется для жизненных форм растений обычно как один из многих значимых. Признаки габитуса растений весьма важны (и очень нужны) при выделении жизненной формы и её характеристики, но ограничиваться только ими не всегда это будет способствовать серьезному анализу данной проблемы.

Безусловно, что при изучении экоморф и их эволюции целесообразно шире использовать биосистематические характеристики филогенетических отношений между разными типами структур и эпиморфологических свойств. В качестве примера можно привести обобщение Раункиера по местоположению почек возобновления у растений на период неблагоприятных условий [30]. Хорошо известна достаточно широко распространенная точка зрения редуccionного хода эволюции биоморф покрытосеменных – от древесных к травянистым, разработанная Т.И. Серебряковой [24].

В условиях адаптивного морфогенеза в конце неогена, но и особенно в плейстоцене и голоцене переход древесных форм в травянистые отмечался весьма широко, в первую очередь в период освоения растениями районов с менее благоприятным климатом (умеренно-холодные и пустынные зоны). Такие выводы нисколько не вступают в противоречие с тем выводом, что современные высокоспециализированные мощные деревья с жестким стволом и развитой кроной являются результатом приспособительных адаптаций и не являются предками травянистых растений. Тем не менее, другая точка зрения, выдвигающая первичность деревьев и вторичность трав также не имеет инноваций для её утверждения. Вполне допустимо, что в каких-то специфических условиях наряду с разнообразными древесными видами возможно было появление различных травянистых форм [23, 25].

В строении корневых систем первичной считается стержневая, а в структуре побегов – безрозеточный моноциклический тип с вечнозеленой листвой. Механизм эволюционного преобразования деревьев в кустарники и травы исходил, возможно, таким образом – в процессе преобразования происходило базипетальное смещение адаптирования отрезков осей возобновления и годичных побегов с усилением геофилии, что обусловило формирование биоморф с варьирующей продолжительностью жизни – от многолетников до эфемерных однолетников. Возможность возникновения долгожителей характерно с нарастанием последовательно сочленяющихся годичных побегов [26].

Прерывистость эволюции в рамках солнечной системы по аналогии является причиной прерывистости видообразования. При нарушениях природных факторов в экосистемах развивается стрессовая ситуация и в них проявляются необратимые изменения в соотношении численности видов, сменяются преобладающие формы, популяции и виды на больших территориях. Естественно, что, каждый вид системы стоит перед выбором: выжить, изменившись, или не устоять и погибнуть. В процессе развития

эволюция в принципе не индифферентна к судьбе той или иной таксономической единицы и дает её возможность измениться через различные варианты спасения [18, 19].

Хорошо известно, что, анализ внутривидового полиморфизма в роде *Acacia* L. выявил многочисленные случаи экологической и географической изменчивости. Этот род хорошо известен свойственным ему аллопатрическим видообразованием. Дивергируют виды этого и других родов, обособляющиеся в составе полупустынных экосистем (например, степей и редколесий на юге и севере Африки) [4,5]. Экотонные сукцессии выполняют роль изолирующего барьера для формирующихся видов или превращаются в зону инвазии. Нарушение динамического равновесия между видом и абиотической средой на периферии экологической ниши вызывает обособление наиболее адаптивных к экстремальным условиям популяций, геномные мутации которых способствуют репродуктивной изоляции в отдельных формах и приводят к активному симпатрическому видообразованию [6, 7, 8, 9, 10].

Активное развитие покрытосеменных в период мела обеспечивалось выработкой конкурентоспособных жизненных форм, обеспечивавших им возможность выхода в верхний ярус древостоев и захват доминирующего положения в лесных и степных ценозах. Биоморфологическая эволюция покрытосеменных растений рассматривается с позиций эволюции биоморф и эволюции их генеративной сферы [10, 12, 13].

Возможности эволюции биоморф прежде всего связаны с освоением ими различных экотопов. Среди ученых нет единого мнения на предмет первичности древесной или травянистой форм у покрытосеменных растений. Некоторые исследователи придерживаются точки зрения первичности происхождения деревьев и в дальнейшем путем соматической эволюции перехода к травянистым [23, 24, 26]. Другая точка зрения – это происхождение травянистых, а затем и древесных форм путем прогрессивной эволюции (возникновение камбия и т.д.) [27, 28]. Среднее положение занима-

ет позиция Кёрнера [29], признававшего полукустарники и небольшие деревья за исходные формы. Наконец, четвертая точка зрения – и травы, и деревья представляют собой два основных первоначальных направления в развитии покрытосеменных [28].

Особенности развития онтогенеза, переносящие неблагоприятные условия или вредные воздействия внешних факторов, сходны у всех живых организмов и прежде всего у растений и животных (цисты, споры, семена, яйца): стадия расселения (споры, семена, специализированные личинки у прикрепленных и слабоподвидных животных), а также стадия накопления генетической информации от одного индивидуума к другому (пыльца, спермин, сперматозоиды), стадия размножения и т.д.

Большой основой выявления эволюционных преобразований жизненных форм растений является изучение большого жизненного цикла их особей и циклов развития у последних монокарпических побегов, широты экологического потенциала и их взаимоотношений с другими экоморфами. Важное значение имеет изучение общей продолжительности жизни скелетных осей и монокарпических побегов, степени их одревеснения и годичного отмирания, структуры отдельных побегов (наличие или отсутствие розетки у травянистых, типы корней и характер ветвления у древесных), положение почек возобновления на период неблагоприятных условий, строение многолетних частей подземных органов и специфика их ветвления, а также особенности возобновления и укоренения отдельных структур [15, 19]. Указанные положения основаны на эколого-морфологической концепции жизненной формы (это соответствует первоначальной её трактовке), которая представляет своеобразный габитус определенной группы растений в надземной и подземной сферах, формирующийся в онтогенезе в процессе роста в определенных условиях среды и отражает специфичность эволюционного развития [23, 24].

Исторически жизненная форма обособляется и характеризует приспособленность растений к условиям обитания. Биологическая форма мо-

жет объединять как систематически близкие, так и далекие виды, выработавшие сходные структуры на базе конвергенции, хотя понятия вид и жизненная форма реально по емкости не совпадают. Жизненные формы растений характеризуются сходным образом по отношению к условиям аэрации почвы, питания, увлажнения и т.д. [18, 20, 21, 22].

Развитие жизненных форм растений представляет собой абстрагированное объединение отдельных направлений их филогении биоморфы в конкретных систематических таксонах, что и обеспечит нам подход к хорошо известным трактовкам морфологических рядов биологических форм: деревья → кустарники → полукустарники → поликарпические травы → монокарпические травы; стержнекорневые → кистекорневые → рыхлокустовые → длиннокорневищные [23, 24].

Анализируя развитие биоморфологических структур мы весьма редко используем анатомические данные эволюционной морфологии, хотя они могли бы оказать в ряде случаев существенную помощь в объяснении эволюционных аспектов формирования отдельных таксонов [2, 3, 25]. На примере сравнительного анализа развития биоморф тропических и бореальных групп злаков нами установлены существенные вариации между ними по анатомии конусов нарастания, старении эпиблемы корней, стеблей, обкладки их пучков, а также по ряду генетических (число полиплоидов, уровень апомиктичности, размеры хромосом), биохимических (запасные полисахариды, крахмальные зерна, растворимые в спирте углеводы), физиологических (цикл фиксации CO_2 , фотодыхание, интенсивность фотосинтеза, фотопериодическая реакция) и экологических (отношение к теплу, интенсивности света и т.д.) различий, проявляющихся весьма заметно у современных таксонов. Например, у двудольных выделены переходные формы в строении их проводящего цилиндра [25]. Ступени перехода непрерывного проводящего цилиндра стебля древесных двудольных к обособленным проводящим пучкам травянистых двудольных до крайне выраженного травянистого типа *Ranunculus* с разбросанным типом проводящих

пучков при отсутствии камбия, приближающимся к типу строения стебля однодольных.

Изучение родов с древесными и травянистыми видами и использование данных по анатомии стеблей и листьев этих видов наряду с изучением общей структуры побегообразования и циклов развития побегов можно получить дополнительную информацию для анализа эволюционных путей развития [2, 7]. Несоответствие между степенью продвинутости видов по эколого-морфологическим и анатомическим признакам на примере ежевики установлено Н.П.Соколовой [25].

Обширный материал, важный для анализа развития травянистых и древесных видов растений, получен О.Н. Родкевич [22], убедительно показавший вероятность вторичного одревеснения стеблей трав как в силу развития склеренхимных элементов, так и через одревеснение паренхимных тканей, вызываемое повышенной инсоляцией даже при поливе. Убеждения некоторых эволюционистов о невозможности обратного преобразования травянистых растений в древесные с учетом данных О.Н. Родкевич по крайней мере сомнительны.

Биологические типы растений многими исследователями рассматриваются как их приспособительные формы, приспособившиеся исторически в процессе сопряженной эволюции с другими организмами при постоянном изменении условий среды обитания. Значительное распространение параллелизма в структурно-морфологической эволюции растений обусловливает такие универсально действующие факторы, как гравитационное поле Земли, полярность органов и организмов, сходные условия среды обитания и т.д.

Определенные авторы пытаются объединить понятия жизненной формы и вида, хотя такой подход уводит нас далеко от первоначально заложенного понятия биологического типа. Родоначальниками второго направления в самом начале были Гумбольдт, Кернер и Гризобах, ставившие задачу свести многообразие форм высших растений Земли к таким

немногочисленным типам, которые можно было бы легко обобщать и анализировать в плане решения общих или частных экологических проблем [1, 11].

Обобщая различные классификации жизненных форм растений долгое время основным критерием их выделения многими исследователями, начиная с А. Гумбольдта (начало XIX века) и до Г. Высоцкого и В. Вильямса (начало XX века), служило внешнее (морфологическое) сходство. Со временем исследователи стремились найти более общие признаки, которые бы отражали важнейшие стороны жизнедеятельности выделяемых типов растений. Первой такой классификацией следует назвать систему биологических типов Раункиера [30], в которой все растения, объединенные общим признаком (положение почек возобновления и их защищенность от неблагоприятных условий), были разделены на 5 групп (фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты), в каждую из которых можно включать представителей различных семейств.

На основании наблюдений за развитием растений и анализа гербарного материала нами разработана объединенная классификация жизненных форм бореальных (фестукоидные) и тропических (паникоидные и эрагостоидные) злаков, характеризующихся сходством ряда эколого-биоморфологических особенностей и наиболее широко используемых в пастбищном хозяйстве. В основу предлагаемой схемы положены теоретические разработки В. Р. Вильямса (деление злаков по характеру кущения) и Т. И. Серебряковой (деление злаков на безрозеточные и розеткообразующие). Изучаемые злаки разделены нами на 7 биоморфологических типов, придавая им высокий классификационный ранг: корневищные, корневищно-столонообразующие, дерновинно-корневищные, корневищно-рыхлодерновинные, рыхлодерновинные, рыхлодерновинно-столонообразующие и плотнодерновинные. В пределах каждого типа выделены безрозеточные и розеткообразующие формы (таблица). Основой предлагаемой системы биоморф являются особенности побегообразования

видов (формирование дерновины, размещение почек возобновления на период неблагоприятных условий, типы формируемых побегов, вегетативная подвижность и т. д.).

Анализ структуры особей злаков показывает, что тропические виды представлены в основном корневищными и столонообразующими формами и образуют своеобразные биоморфологические типы (корневищно-столонообразующие, дерновинно-корневищные и рыхлодерновинно-столонообразующие), практически не свойственные фестукоидам. Корневищные формы паникоидов в подавляющем большинстве не формируют розетку, поскольку их структуры быстро проходят фазу укороченного побега. Мощную розетку образуют все дерновинные и дерновинно-столонообразующие злаки.

Жизненные формы тропических злаков характеризуются более высокой специализацией вегетативных органов, весьма эффективным вегетативным возобновлением по сравнению со сходными формами умеренной зоны. Это обусловлено специфичностью видового и родового составов, расхождением климатических и природных условий, в которых проходила эволюция злаков, различиями фитоценотического характера растительных формаций отдельных зон, при освоении которых обособились разнообразные, но зачастую гомологичные в разных таксонах жизненные формы. Последнее является результатом их «адаптивной реакции» [26]. Например, рыхлодерновинные злаки можно выделить в паникоидной (*Melinis minutiflora*), фестукоидной (*Dactylis glomerata*) и других группах. Тропические злаки отличаются высокой плоидностью, широким спектром формируемых типов побегов, интенсивной вегетативной подвижностью, способностью формировать большие урожаи зеленой массы и т. д. Коротко остановимся на составе, биологической, экологической и фитоценотической характеристике выделенных биоморфологических типов злаков.

Таблица. Характеристика биоморфологических типов паникоидов,

эрагостоидов и фестукоидов

Биоморфологический тип	Число изученных видов	Плоидность, %		Основное число хромосом	Типы побегов	Розеточность	Вегетативная подвижность	Способ размножения	Высота, м	Урожай, т/га зеленой массы
		ди-	поли-							
Корневищный	11	-	100	7, 9, 10	Г, Сг, Уд, Бн, К	-	подвижные	вегетативно, семенами	0,6-6,0	150-200
Корневищно-столонообразующий	10	10	90	9, 10	Бн, С, Св, К, Ук	-	очень подвижные	вегетативно	0,4-1,0	80-100
Дерновинно-корневищный	2	-	100	9, 10	Г, Уд, Ук, К	+	подвижные	вегетативно, семенами	0,6-1,0	20-40
Корневищно-рыхлодерновинный	11	23	77	8, 9, 10, 12	Г Сг, Ук, Уд, Бн, К	-	средне-подвижные	»	0,7-1,8	80-120
Рыхлодерновинный	9	20	80	9, 10, 12	Г, Сг, Ук, Уд, Бн	+	слабо-подвижные	семенами	1,0-1,8	40-50
Рыхлодерновинно-столонообразующий	8	18	82	9, 10	С, Уд, Бн, Сз	+	подвижные	вегетативно, семенами	0,6-1,5	120-150
Плотнодерновинный	6	-	100	10	Г, Ук	+	очень слабоподвижные	семенами	0,5-0,8	10-20

Примечание. Г – генеративные, Сг – скрытогенеративные, Уд – удлиненные вегетативные, Ук– укороченные вегетативные, Бн – боковые надземные, С – столоны, Св – столоновидные, К – корневища, «+» – розеткообразующие виды. «-» – безрозеточные виды. О – проявляются в определенных условиях

Выделение жизненных форм на уровне эволюционно обособленных групп Кернера или биологических типов Раункиера дает возможность подойти к более широкому варианту анализа и обобщений до элементарных экосистем, но и более емких объединений – типа ландшафтов, регионов, провинций, географических зон и в целом экосферы. Особый интерес представляют эфиромасличные растения, на специфике которых мы сейчас и остановимся [16, 17].

Особенности эволюции эфиромасличных растений. В течение ряда лет пытаемся разобраться в природе происхождения, становлении и развитии эфиромасличных растений, систематически разбросанных по всей сетке разработанной морфологической классификации, большинство из которых используется в фармакологии. Выделение растений, практиче-

ски не касаясь их морфологических характеристик, по их химизму в различных органах, представляет особый интерес, включая выработку клетками их различных тканей (вегетативных, корней, цветков, плодов) разного класса эфирных масел, многие из которых представляют интерес для лечебных целей. Рассмотрим общие и частные вопросы развития таких растений, определяющих как внутренние (биологические), так и внешние (естественно-географические) причины формирования ими эфирных масел.

Наблюдаемая ситуация в распределении эфиромасличных растений разных естественно-географических районов обусловила необходимость отдельного исследования этого вопроса. На основании полученных материалов удалось перейти к изучению распределения эфиромасличных видов в общей филогенетической системе цветковых растений. Количество видов эфиромасличных растений на Кавказе велико – около 800 видов, относящиеся к 210 родам и 47 семействам. Только незначительное количество указанных семейств обладает многочисленными представителями эфиромасличных растений. Большой частью к душистым растениям можно отнести лишь единичные роды и виды. Чисто эфиромасличных семейств (*Rutaceae*, *Anacardiaceae*) в целом насчитывают небольшое количество представителей.

На Кавказе наибольшим распространением отличаются представители 14 семейств [20]. Практически во всех семействах имеются виды, содержащие эфирные масла. Наиболее богатые душистыми представителями являются семейства сельдерейных (*Ariaceae*) и яснотковых (*Lamiaceae*). Нельзя считать, что исследованы все имеющиеся виды приведенных выше семейств. Изученные растения семейств сельдерейных и яснотковых подчас давали отрицательные результаты на содержание эфирных масел или содержали их следы.

При пересмотре растений, которые почти не дают эфирных масел, оказалось, что они являются представителями опушек леса, лугов или во-

обще более или менее мезофильных условий произрастания (живучка ползучая – *Ajuga reptans* L., дубровник обыкновенный – *Teucrium chamaedrys* L., железница горная – *Siderilis montana* L., белокудренник черный – *Ballota nigra* L., Черноголовка обыкновенная – *Prunella vulgaris* L. и др.). Семейство астровых (*Asteraceae*) представлено на Кубани наибольшим количеством видов, процент же душистых видов среди них очень мал. Такой факт установлен не только для этого семейства. Если детальнее пересмотреть список эфиромасличных родов, то в условиях Кубани только представители полыней (*Artemisia*) и тысячелистника (*Achillea*) будут целиком душисты. Среди рода *Pyrethrum* наряду с целиком душистыми представителями встречаются некоторые виды, у которых пахнут только цветки; у родов астра (*Aster*) и девясил (*Inula*) далеко не все виды душистые.

Многие из них содержат эфирные масла главным образом в глюкозидной форме. Изучение таких родов, как верблюжья колючка (*Alhagi*) и люцерна (*Medicago*) из семейства бобовые, не считающиеся в общем эфиромасличными растениями, показало, что в них содержатся эфирные масла в связанном состоянии. На долю наиболее богатых эфирными маслами семейств – яснотковые, сельдерейные и астровые – приходится до 50% всех эфиромасличных растений, включая и наиболее ценные.

Эфиромасличные растения тесно увязаны с характером эволюционного развития морфологических, биологических и биохимических характеристик всей флоры на нашей планете. К сожалению, морфология эфиромасличных растений анализируется вне связи с их химико-физиологическими свойствами. Нередко химическая характеристика таких растений недостаточно увязана с их ботаническими данными. Это одна из причин того, что понятие "лекарственные растения" весьма эфемерно.

Вещества различного уровня в филогенетической системе растений в своих работах рассматривают А.В. Благовещенский [18] и его ученики, утверждавшие, что циклизация их соединений характерна для древних семейств, а также наиболее дифференцированных, которые находятся у вер-

шины филогенетической системы. Относительно молодые семейства накапливают в основном эфирные масла, более простые по составу (на уровне алифатических терпенов).

Формирование различных биологически активных веществ определяется специализацией в их обмене. В связи с проявляемыми функциями эфирные масла претерпевают ряд закономерных превращений, имеющих тенденцию к образованию окислительных соединений. Формирование различных масел идет по-разному. Например, такая комбинация компонентов часто встречается в ряде эфирных масел независимо от их онтогенеза (например, у видов рода тимьян (*Thymus*), душица (*Origanum*), чабер (*Satureja*) и др.). Подтверждается возможность превращения у-терпинена через р-цимол в тимол также лабораторным путем [18].

Установлено, что содержание эфирного масла в листьях базилика (*Ocimum*) уменьшается при их переходе в генеративный период, а в цветках их количество увеличивается. При переходе растений к плодоношению количество эфирного масла в листьях возрастает. В цветках преобладают масла с высоким содержанием кетонов. Установлено, что эфирные масла передвигаются в связанном состоянии из листьев к цветкам. При затенении растений базилика накопление эфирного масла снижается в основном за счет терпенов. Различные виды растений по-разному реагируют на световой режим. Некоторые виды накапливают больше эфирного масла в условиях некоторого затенения.

Установлена прямая связь накопления эфирных масел и увеличения органической массы. При сильном затенении с появлением этиолированных форм многие эфиромасличные растения практически не накапливают эфирные масла. Некоторые виды (например, перечная мята *Mentha piperita* L.) при длительном затенении, наоборот, способны накапливать эфирные масла. Некоторые авторы указывают на ухудшение качества мятного масла при затенении растений. Снижение светового напряжения ведет к изменению направленности окислительно-восстановительных процессов и к сни-

жению количества эфирного масла и спиртов в мятном масле, которое находится в растениях частично в связанном состоянии.

О влиянии влажности воздуха и почвы на накопление растениями эфирных масел также известен ряд работ, хотя нет единого мнения по этому вопросу. В засушливые годы некоторые виды (например, камфорный лавр – *Laurus cinnamomum* L.) накапливают больше качественного масла. Пасмурная и дождливая погода заметно снижает выход масла у многих видов (валериана – *Valeriana officinalis* L., базилик и др.). Некоторые данные показывают, что кориандр – *Coriandrum sativum* L. и мята дают высокий выход эфирных масел в средней полосе страны по сравнению с более южными и сухими районами.

Образование эфирных масел является результатом разложения сахаров (ацетон и уксусный альдегид, амиловый спирт образуется из сахаров и продуктов гидролиза белковых веществ). В основе терпенов лежит изопрен.

Состав жирных масел в растениях может рассматриваться как показатель систематических признаков растений. При постоянных внешних условиях каждый вид растения вырабатывает масла постоянного состава. Химическую эволюцию растительного мира можно рассматривать как количественные изменения элементарных химических веществ. Каждый вид разделяет свои физиолого-химические признаки с видами, стоящими в близкой генетической с ними связи. Отмечается общность основного ядра глицеридов у различных жирных масел; к этому основному ядру присоединяются другие глицериды.

Эфирные масла первоначально образуются в цитоплазме клеток, которые на первых стадиях ничем от обычных клеток паренхимы не отличаются. Однако весьма рано цитоплазма будущих эфиромасличных клеток приобретает зернистую структуру и зерна сильно увеличиваются. Решающим в образовании и ходе превращений эфирных масел рассматриваются

не столько наследственные качества организма, сколько условия внешней среды.

Анализ литературы показывает, что вопросы, обобщающие различные стороны эволюции эфиромасличных растений, затрагивались в работах многих авторов, начиная с Де Кандоля включая современных исследователей [18, 19, 22].

Определенная приуроченность в распространении эфиромасличных растений по различным местообитаниям к естественно-географическим зонам, что связано с их формой, в которой находятся эфирные масла в растениях, а также с составом их химических компонентов. По географическому происхождению разные группы эфиромасличных растений неоднозначны, и их выделение можно отметить от самых основ филогенетической системы цветковых растений. Эфирные масла, находящиеся в растениях в связанном состоянии, относятся к гликозидным, а аглюконовая часть масел – это их душистые начала.

Многие исследователи этой группы растений связывают их происхождение с южными районами. Например, на тропическое происхождение смол и эфирных масел указывают А.В. Благовещенский [18] и др. Общий вывод этих и других авторов сводится к тому, что по географическому распространению эфиромасличные растения приурочены в основном к районам с южным климатом. Установлено, что эфирные масла, формируемые растениями тропического происхождения, отличаются низкой кислотностью и низким числом опыления. Географические факторы, которые оказывают влияние в целом на жизнедеятельность растений, влияют также на количественные изменения в химизме их эфирных масел.

Многие эфиромасличные растения, происходящие из пустынных районов, приобрели некоторые специфические морфологические признаки и выделяются некоторыми своеобразными анатомическими признаками ряда органов, реакционно активной биохимической фазой фотосинтеза и т.д. Эволюционная специфичность пустынных видов накапливать высокое со-

держание эфирных масел обусловлена, по нашему мнению, двумя причинами: необходимостью выработки защитных приспособлений против травоядных и паразитов, а также защиты растений от недостатка влаги и высокой инсоляции.

В гумидных районах тропиков обособились эфиромасличные растения, накапливающие большое количество масел в подземных органах травянистых и низкорослых кустарников и деревьев, выделяющихся многолетним циклом вегетации; накопление эфирных масел в листьях, коре или цветках (реже в плодах) присуще крупным кустарникам и деревьям. Накопление эфирных масел в большом количестве в отдельных органах растений обусловлено, очевидно, их уязвимостью со стороны травоядных, включая вредителей и болезни, с одной стороны, и их важностью в функционировании в целом особей таких видов, с другой стороны.

В умеренной зоне основная часть эфирноносных растений накапливает высокомолекулярные соединения в основном в надземных органах однолетников и малолетников – цветках и плодах, а также в многолетних надземных органах – девясил, валериана и другие.

Анализируя данные литературы по рассматриваемому вопросу, можно отметить, что эволюция эфирноносов затронула наиболее важные стороны процесса фотосинтеза высокомолекулярных соединений и концентрацию таких веществ в отдельных органах растений в качестве реакции на неблагоприятные условия; большая роль в эволюции эфирноносов наряду с абиотическими факторами принадлежит к биотическим; эфирные масла во всех растениях накапливаются в наиболее нежных структурах отдельных органов.

Иными словами, эволюция эфиромасличных таксонов разного уровня определяется комплексом их биологических особенностей (морфологические, анатомические, физиологические, экологические, генетические, биохимические), обусловивших их сопряженное развитие в специфических условиях природно-климатической среды (радиационного, теплового, вод-

ного и почвенного режимов), а также напряженности биотических взаимоотношений (конкуренция, паразитизм, хищничество). Важное значение приобретает углеводно-белковый обмен, как важнейший координатор направленности биохимических процессов и образования эфиромасличных компонентов. Существенным является представление о регулировании формирования растениями эфирных масел через изменения условий среды (влажность, световой режим, плодородие почв).

ЛИТЕРАТУРА

1. Александрова В. Д. К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме // Ботан. журн. 1965. – Т. 50. – № 9. – С. 1248—1259.
2. Белюченко И.С. Экологические аспекты интродукции тропических и субтропических кормовых растений // В сб.: Экологические аспекты троп. агрономии. – М.: УДН, 1980. – Вып. 15. – С. 3-8.
3. Белюченко И.С. Некоторые аспекты семенного размножения древесных интродуцентов Ботанического сада // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко. – Краснодар, 1994. – № 1. – С. 5-21.
4. Белюченко И.С. Деградация пастбищ в регионе Калахари-Намиб (Южная Африка) и меры по их улучшению // Растительные ресурсы. – 1991. – № 3. – С. 135-149.
5. Белюченко И.С. К вопросу о некоторых направлениях в эволюции растений // Бюлл. Ботсада им. им И.С. Косенко, 1992. – № 4. – С. 68-110.
6. Белюченко И.С. Растительность Калахари в пределах Ботсваны и Замбии (Южная Африка) и её хозяйственное использование // Растит. ресурсы. – 1992. – Вып. 2. – Т. 28. – С. 89-112.
7. Белюченко И.С. Эволюция зоны побегообразования в семействе злаков // В сб.: Успехи экологической морфологии растений. – М., 1994. – С. 64-68.
8. Белюченко И.С. Некоторые метаморфозы и их аналоги у надземных органов интродуцентов и нативных видов // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко. – 1995. – № 2. – С. 27-39.
9. Белюченко И.С. Некоторые аспекты вегетативного размножения интродуцентов Ботанического сада // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко. – 1995. – № 2. – С. 52-63.
10. Белюченко И.С. К вопросу о некоторых направлениях в эволюции растений // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко. – 1997. – № 4. – С. 68-110.
11. Белюченко И.С. Эволюционные аспекты развития орхидных // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко. – 1998. – № 7. – С. 13-23.
12. Белюченко И.С., Щербина Ю.Г., Щербина В.Г. Рекреационная трансформация лавровишневых сообществ на Кавказе // Экологические проблемы Кубани. – 1999. – № 4. – С. 22-152.
13. Белюченко И.С. Эволюционная экология. – Краснодар: изд-во КГАУ, 2001. – 504 с.
14. Белюченко И.С., Пономарева Ю.В. Грибные консорты озимой пшеницы в степной зоне Кубани // Экологические проблемы Кубани. – 2005. – № 27. – С. 20-163.
15. Белюченко И.С. Ландшафты как важнейшая эволюционно-экологическая составляющая биосферы // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2005. – Т. 1. – №. 1. – С. 32-66.

16. Белюченко И.С., Бозина Т.В. Углерод и его роль в развитии биосферы земли // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2006. – Т. 2. – № 2. – С. 46-50.
17. Белюченко И.С., Мустафаев Б.А. Интродукция растений как метод расширения видового состава культурных фитоценозов в южных районах СНГ // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2013. – Т. 9. – № 4. – С. 73-89.
18. Благовещенский А.В. Биохимическая эволюция цветковых растений. – М.: "Наука", 1966. – 327 с.
19. Голубев В.Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Ботанический журнал, 1973. – Т. 58. – №1. – С. 3-10.
20. Гроссгейм А.А. Растительные ресурсы Кавказа. – Баку. Изд-во АН Азербайджанской ССР, 1946. – 671 с.
21. Пианка Э.Р. Эволюционная экология. – Москва: «Мир». 1981. – 399.
22. Родкевич О.Н. Соотношение твердых и мягких тканей у травянистых и полукустарниковых галофитов Средней Азии // Изв. ГБС СССР, 1928. – Т. 27. – Вып. 4.
23. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. – 378 с.
24. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Ботанический журнал, 1972. – Т. 57. – №5. – С. 417-433.
25. Соколова Н.П. Морфолого-анатомические структуры вегетативных органов ежевик в связи с эволюцией рода *Rubus L.* // Четвертое Моск. совещ. по филогении раст. 1971.–11с.
26. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных М.-Л., Наука, 1964. – 236 с.
27. Цвелев Н.Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (Poaceae) // Ботанический журнал, 1969. – Т. 54. – № 3. – С. 361-373.
28. Arber A. The tree habit in Angiosperms. Its origin and meaning // *New Phytologist*. 1928. – V. 27, – № 2. – P. 69-84.
29. Corner E. J. H. The Durian-Theory or the origin of the modern tree // *Ann. Bot. Newser.*, 1949. – V. 3.
30. Raynkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. – 632 p.

References

1. Aleksandrova V. D. K voprosu o vydelenii fitocenozov v rastitel'nom kontinuumе // *Botan. zhurn.* 1965. – Т. 50. – № 9. – S. 1248—1259.
2. Beljuchenko I.S. Jekologicheskie aspekty introdukcii tropicheskikh i subtropicheskikh kormovyh rastenij // V sb.: Jekologicheskie aspekty trop. agronomii. – М.: UDN, 1980. – Vyp. 15. – S. 3-8.
3. Beljuchenko I.S. Nekotorye aspekty semennogo razmnozhenija drevesnyh introducentov Botanicheskogo sada // *Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko.* – Krasnodar, 1994. – № 1. – S. 5-21.
4. Beljuchenko I.S. Degradacija pastbishh v regione Kalahari-Namib (Juzhnaja Afrika) i mery po ih uluchsheniju // *Rastitel'nye resursy.* – 1991. – № 3. – S. 135-149.
5. Beljuchenko I.S. K voprosu o nekotoryh napravlenijah v jevoljucii rastenij // *Bjull. Botsada im. im I.S. Kosenko,* 1992. – № 4. – S. 68-110.
6. Beljuchenko I.S. Rastitel'nost' Kalahari v predelah Botsvany i Zambii (Juzhnaja Afrika) i ejo hozjajstvennoe ispol'zovanie // *Rastit. resursy.* – 1992. – Vyp. 2. – Т. 28. – S. 89-112.
7. Beljuchenko I.S. Jevoljucija zony pobegoobrazovanija v semejstve zlakov // V sb.: *Uspehi jekologicheskoj morfologii rastenij.* – М., 1994. – S. 64-68.

8. Beljuchenko I.S. Nekotorye metamorfozy i ih analogi u nadzemnyh organov introducentov i nativnyh vidov // Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko. – 1995. – № 2. – S. 27-39.
9. Beljuchenko I.S. Nekotorye aspekty vegetativnogo razmnozhenija introducentov Botanicheskogo sada // Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko. – 1995. – № 2. – S. 52-63.
10. Beljuchenko I.S. K voprosu o nekotoryh napravlenijah v jevoljucii rastenij // Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko. – 1997. – № 4. – S. 68-110.
11. Beljuchenko I.S. Jevoljucionnye aspekty razvitija orhidnyh // Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko. – 1998. – № 7. – S. 13-23.
12. Beljuchenko I.S., Shherbina Ju.G., Shherbina V.G. Rekreacionnaja transformacija lavrovishnevnyh soobshhestv na Kavkaze // Jekologicheskie problemy Kubani. – 1999. – № 4. – S. 22-152.
13. Beljuchenko I.S. Jevoljucionnaja jekologija. – Krasnodar: izd-vo KGAU, 2001. – 504 s.
14. Beljuchenko I.S., Ponomareva Ju.V. Gribnye konsorty ozimoj pshenicy v stepnoj zone Kubani // Jekologicheskie problemy Kubani. – 2005. – № 27. – S. 20-163.
15. Beljuchenko I.S. Landshafty kak vazhnejshaja jevoljucionno-jekologicheskaja sostavljajushhaja biosfery // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2005. – T. 1. – № 1. – S. 32-66.
16. Beljuchenko I.S., Bozina T.V. Uglerod i ego rol' v razvitii biosfery zemli // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2006. – T. 2. – № 2. – S. 46-50.
17. Beljuchenko I.S., Mustafaev B.A. Introdukcija rastenij kak metod rasshirenija vidovogo sostava kul'turnyh fitocenzov v juzhnyh rajonah SNG // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2013. – T. 9. – № 4. – S. 73-89.
18. Blagoveshenskij A.V. Biohimicheskaja jevoljucija cvetkovykh rastenij. – M.: "Nauka", 1966. – 327 s.
19. Golubev V.N. K probleme jevoljucii zhiznennykh form rastenij // Botanicheskij zhurnal, 1973. – T. 58. – №1. – S. 3-10.
20. Grossgejm A.A. Rastitel'nye resursy Kavkaza. – Baku. Izd-vo AN Azerbajdzhanskoj SSR, 1946. – 671 s.
21. Pianka Je.R. Jevoljucionnaja jekologija. – Moskva: «Mir». 1981. – 399.
22. Rodkevich O.N. Sootnoshenie tverdyh i mjagkih tkanej u travjanistykh i polukustarnikovyx galofitov Srednej Azii // Izv. GBS SSSR, 1928. – T. 27. – Vyp. 4.
23. Serebrjakov I.G. Jekologicheskaja morfologija rastenij. M., 1962. – 378 s.
24. Serebrjakov I.G., Serebrjakova T.I. Nekotorye voprosy jevoljucii zhiznennykh form cvetkovykh rastenij // Botanicheskij zhurnal, 1972. – T. 57. – №5. – S. 417-433.
25. Sokolova N.P. Morfoloogo-anatomicheskie struktury vegetativnykh organov ezhevik v svjazi s jevoljuciej roda Rubus L. // Chetvertoe Mosk. soveshh. po filogenii rast. 1971.– 11 s.
26. Tahtadzhjan A.L. Osnovy jevoljucionnoj morfologii pokrytosemennykh M.-L., Nauka, 1964. – 236 s.
27. Cvelev N.N. Nekotorye voprosy jevoljucii zlakov (Roaseae) // Botanicheskij zhurnal, 1969. – T. 54. – № 3. – S. 361-373.
28. Arber A. The tree habit in Angiosperms. Its origin and meaning // New Phytologist. 1928. – V. 27, – № 2. – P. 69-84.
29. Corner E. J. H. The Durian-Theory or the origin of the modern tree // Ann. Bot. Newser., 1949. – V. 3.
30. Raynkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. – 632 p.