

ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

УДК 581.5

МЕЖУРОВНЕВЫЕ СВЯЗИ В АДАПТАЦИЯХ ФИТОГЕННЫХ СИСТЕМ

© 2020 г. В. К. Жиров*, **, @, О. Б. Гонтарь*, В. В. Мегорский**

*Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН,
Академгородок, 18, г. Апатиты, 184209 Россия

**Научно-исследовательский центр медико-биологических проблем адаптации человека в Арктике
КНЦ РАН, Академгородок, 16А, г. Апатиты, 184209 Россия

@E-mail: v_zhirov_1952@mail.ru

Поступила в редакцию 26.08.2019 г.

После доработки 25.10.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

Рассмотрена проблема целостности биологических систем в неблагоприятных условиях. На основе результатов оригинальных исследований проанализированы реакции структур различных уровней организации растительных объектов на экстремальные условия Крайнего Севера с позиций изменений плотности их внутренних связей. С учетом идеи изменений целостности в процессе адаптации введено понятие “шунтирующие связи” для взаимодействий подсистем значительно удаленных друг от друга уровней. Обсуждается роль межуровневого шунтирования в поддержании гомеостаза организмов при действии повреждающих факторов.

DOI: 10.31857/S0002332920020137

Несмотря на то что к настоящему времени накоплен большой объем данных о реакциях растительных систем на действие неблагоприятных факторов среды и в этой области уже много десятков лет назад сделаны крупные теоретические обобщения, пока еще не разработана синтетическая теория адаптаций, которая позволила бы систематизировать многообразие адаптивных реакций, существующее не только на уровне целого организма, и структур более низких иерархий.

По-видимому, сложность создания такой теории во многом обусловлена тем, что для современной биологической науки проблема выбора между редукционизмом и холизмом до сих пор остается нерешенной. Вспоминая дискуссию по этой проблеме (Бучаченко, 2013; Розенберг, 2014), следует отметить, что оппозиция редукционизма—холизма (или дискретности—континуальности в онтологическом выражении) по существу отражает вторую антиномию Канта: “каждая сложная субстанция состоит из простых частей — не существует ничего простого” (Кант, 1963). Так как в границах человеческого разума антиномии по определению не имеют решения, очевидна правота позиции Г.С. Розенберга, который хотя и не ссылается на Канта, но считает, что в научном познании эти подходы равноправны и должны использоваться комплексно.

Вместе с тем, поскольку проблема адаптогенеза имеет непосредственное отношение к сугубо прикладным — медицинской и сельскохозяй-

ственной — отраслям науки, требующим от базовой теории прежде всего практических решений, она должна включать в себя общие принципы взаимоотношений холистического и редукционистского подходов для конкретных типов биологических структур и их состояний. В этой связи прежде всего обращают на себя внимание представления о многоуровневой организации живых организмов и взаимоотношениях между их подсистемами.

Отдельные элементы биосистемы даже одного структурного уровня в большей или меньшей степени специализированы, поэтому при их изучении методологически оправдано различное соотношение между редукционистским и холистическим подходами. Оптимальное сочетание данных подходов достигается в зависимости от степени развития функциональных связей между подсистемами в каждой конкретной области всей биосистемы. В зависимости от того, относятся ли взаимодействующие подсистемы к одному либо к разным уровням организации, связи между ними можно обозначить как горизонтальные или вертикальные. Если вертикальные связи охватывают структуры нескольких иерархических уровней, то по аналогии с известным электротехническим устройством их можно назвать шунтирующими. Очевидно, что межуровневые, особенно шунтирующие, связи по определению в большей степени относятся к области компетенции холистического, а относительно изолированные — редукционистского подходов. Вместе с

тем попытки их разделения методологически некорректны (Розенберг, 2014).

Тема шунтирующих связей может сыграть важную роль в развитии представлений о механизмах адаптации к экстремальным условиям и послужить одним из связующих звеньев для уже существующих теоретических обобщений.

БАЗОВЫЕ ТЕОРИИ

Универсальность мембранных механизмов повреждения и адаптаций. Универсальный план строения биологических мембран как основа структурного единообразия всех живых систем, от бактерий до человека на субклеточных уровнях организации, определяет и неспецифичность механизма их повреждений по отношению к типу вызвавшего их фактора. В кислородной среде ключевое звено этого механизма — активация (восстановление или формирование синглетного состояния) молекулярного кислорода и свободнорадикальное окисление (СРО), в том числе перекисное окисление липидов (ПОЛ), где субстраты — полиненасыщенные жирные кислоты (Владимиров, Арчаков, 1972). Уже более 40 лет назад в литературе были представлены факты, подтверждающие идею об универсальном характере ПОЛ как о молекулярной основе стрессовых состояний биологических систем (Halliwell, 1979) и старения (Harman, 1956).

На ранних стадиях развития повреждающего процесса защита от него также имеет неспецифический характер и направлена на тушение активных форм кислорода специализированными ферментами или низкомолекулярными соединениями, конкурирующими за кислород с защищаемыми от окисления молекулами, а также на элиминирование токсических продуктов их метаболизма (Мерзляк, Жиров, 1990).

В то же время определенный уровень активности СРО — необходимое условие жизнедеятельности клетки, так как эти процессы играют ключевую роль в синтезе ряда гормональных соединений (Firn, Friend, 1972; Yang, 1974; Galliard, Chan, 1980), инактивации токсических соединений и регуляции митотической активности (Журавлев, 1982), а также имеют фундаментальное биологическое значение в качестве биохимической основы старения и возрастных изменений в целом (Прайор, 1979; Канунго, 1982).

Нормальная жизнедеятельность клетки обеспечивается сложным комплексом про- и антиоксидантных факторов, поддерживающим активность СРО на физиологическом уровне. Под действием внешних повреждающих факторов баланс между активностями СРО и его ингибирования может смещаться в сторону окисления, что и является основой так называемых кислородных повреждений (Журавлев, 1982).

Морфофизиологическая роль старения: теория Кренке. Во второй половине XX в. представления о физиологической роли СРО как об основе возрастных изменений и старения (Канунго, 1982) сыграли роль весомого аргумента в пользу классической и к настоящему времени незаслуженно забытой теории циклического старения и омоложения растений (Кренке, 1940), связывающей морфологическое разнообразие растений с возрастной изменчивостью.

По мнению Н.П. Кренке, у растений этот тип изменчивости играет роль главного посредника между изменениями параметров их внешней и внутренней сред. Теория циклического старения и омоложения не была закончена вследствие ранней смерти ее автора, однако дополнения (там же) и более поздние комментарии к ней (Чернов, 1963) свидетельствуют о том, что затронутая Н.П. Кренке проблема может относиться не только к структурам органной и организменной, но и других иерархий, равно как и к организмам нерастительного происхождения, т.е. иметь общебиологическое значение.

С этих позиций классификационная основа существующего разнообразия реакций растительного организма на действие внешних факторов — бинарная оппозиция старение—омоложение, или шкала физиологического возраста (Чернов, 1963). Суммируя представления Н.П. Кренке и Г.Н. Чернова о возрастной зависимости ответных реакций растительного организма на действие экстремальных факторов внешней среды и общепринятое мнение о фундаментальной роли СРО в процессах старения (Канунго, 1982), можно думать, что возрастной статус растения, или его физиологический возраст, играет ведущую роль в доминировании повреждающей или адаптивной активности СРО в каждом конкретном случае.

Две стратегии адаптаций и целостность биосистем. Более 30 лет назад в физиологии растений была сформулирована концепция, подразделяющая все известное разнообразие адаптаций к неблагоприятным условиям на две — активную и пассивную — стратегии, различающиеся по интенсивности метаболизма и энергообмена и, соответственно, скорости роста и развития растений (Зауралов, 1981). Поскольку активация обмена веществ и энергии неизбежно связана с повышением уровня интегрированности, последующее развитие концепции О.А. Зауралова позволило связать данную оппозицию с представлениями о целостности растительного организма как важнейшего фактора его устойчивости (Жиров и др., 2007). Очевидно, что активные и пассивные адаптации — соответственно функции высокого и низкого уровня интегрированности внутренних систем организма.

В зоологии эти взгляды не получили распространения, поскольку объекты физиологии животных в основном относятся к высшим (хордовым) представителям этого царства, отличающимся от растений существенно более высокой целостностью. Это качество обеспечило способность многих животных к активному передвижению.

ПРИЗНАКИ ШУНТИРУЮЩИХ СВЯЗЕЙ У РАСТЕНИЙ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ (ОРИГИНАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ)

Представления об универсальной роли СРО в повреждениях и адаптациях всех клеточных форм жизни (Halliwell, 1979), активной и пассивной стратегий адаптации растений (Зауралов, 1981) и модулирующей функции физиологического возраста (Чернов, 1963) у растений непосредственно не связаны с феноменом межуровневых шунтирующих связей, однако могут послужить теоретической основой их исследований. В частности, с этих позиций могут обсуждаться шунтирующие функции СРО и роль возрастной изменчивости в выборе активной или пассивной адаптационной стратегии, т.е. в активности межуровневых связей и целостности на организменном уровне.

В значительной части исследований, проводившихся в этом направлении Полярно-альпийским ботаническим садом-институтом (ПАБСИ) в 1980–2010-х гг., было изучено участие процессов СРО в формировании шунтирующих связей. Для моделирования переменной нагрузки неблагоприятных факторов среды в основном использовали пространственный градиент ее загрязнения отходами медно-никелевого производства ОАО “Североникель” (Мончегорск, Мурманская обл.) удаленного на 2–36 км от источника загрязнения (Kozlov, 1993). Кроме того, изменения нагрузки повреждающих факторов внешней среды моделировали, создавая градиенты пониженных температур в лабораторных условиях, а также используя высотный градиент в диапазоне 340–750 над у.м. и градиент микрогеографических условий от южных склонов Хибин до Терского побережья Белого моря общей протяженностью >100 км.

Синхронная активация СРО и синтеза его субстратов. До конца 1970-х гг. роль СРО в повреждениях растений низкими температурами и другими неблагоприятными факторами северного климата практически не изучалась. В результате наших исследований низкотемпературного воздействия на соотношение процессов перекисного окисления и синтеза основных его субстратов (полиненасыщенных жирных кислот мембранных липидов) был выявлен новый тип адаптивной реакции. Наряду со стандартным адаптивным эффектом ингибирования первых при активации вторых и типичной повреждающей реакцией роста активности СРО при падении уровня его субстра-

тов была обнаружена новая форма мембранной адаптации, связанной с одновременной активацией синтеза и окисления полиеновых жирных кислот. Позднее было установлено, что этот эффект вообще характерен для адаптивных реакций растений на действие различных повреждающих факторов Севера (высоты мест произрастания, промышленного загрязнения, толщины снежного покрова) и, судя по отсутствию сведений о нем в других регионах, может быть специфичным для высоких широт (Жиров и др., 1990). Выявленный режим синтеза—окисления ненасыщенных липидов очевидно связан с повышенными энергетическими затратами — с признаком более высокой целостности всего растительного организма.

Связь эффекта активации окисления и синтеза с ростом, покоем и старением. Обнаруженный в градиенте низкотемпературного воздействия эффект проявлялся и в процессе индивидуального развития при высоких значениях естественных или искусственно создаваемых градиентов скорости роста, естественных колебаний глубины зимнего покоя, и на ранних стадиях старения фотосинтезирующих тканей. При этом была обнаружена связь данного эффекта с изменениями ультраструктуры хлоропластов — увеличением количества тилакоидов гран по отношению к количеству тилакоидов стромы, т.е. с трансформацией их “световой” формы в “теневую” (Lichthenthaller, *et.al.*, 1982; Halliwell, 1984; Bjorkman, Demmig-Adams, 1995). Поскольку именно “теневые” хлоропласты — потенциальные источники ингибирующих гормонов (ксантоксина и абсцизовой кислоты), а процессы СРО участвуют не только в их синтезе, но и в деградации, эти данные позволили связать характер активности СРО и ультраструктуру хлоропластов с эффектами органного и организменного уровней у растений (Жиров и др., 2001).

Нелинейный характер изменчивости скорости роста в градиенте воздействия. Эксперименты с использованием искусственно выращенных в открытом грунте сельскохозяйственных культур (гороха и овса) и наблюдения за дикорастущими растениями, проведенные в 1990-х гг. в указанном градиенте загрязнения окружающей среды отходами медно-никелевого производства, показали устойчивый эффект стимуляции процессов роста в узких диапазонах видоспецифичных концентраций, превышающих среднеградиентные значения. Эти эффекты сопровождались одновременной стимуляцией процессов СРО (Heath, Parker, 1989) и синтеза их субстратов, обнаруженных ранее в адаптивных реакциях растений (Жиров и др., 1990), равно как переходом ультраструктуры хлоропластов от “световой” в “теневую” форму (Lichthenthaller *et al.*, 1982). У древесных растений (гибридов березы пушистой и березы повислой) в пределах исследованного градиента были обнаружены две зоны локальной стимуля-

ции ростовых процессов — с загрязнением выше и ниже среднеградиентных. Эффекты критических зон, кроме вышеуказанного режима окисления — синтеза полиеновых жирных кислот и размеров листьев, проявлялись в повышенном систематическом разнообразии исследуемых берез, которое оценивалось по значениям их гибридных индексов.

Непосредственные признаки шунтирующих связей при техногенном воздействии. Адаптивный смысл и широкое распространение эффекта одновременной активации синтеза и перекисления мембранных липидов у северных растений, с одной стороны, и его причастность к повышению активности процессов роста и развития, с другой стороны, свидетельствуют о том, что данный эффект — результат активности одного из звеньев шунтирующей связи, локализованного на мембранном уровне и обеспечивающего целостное поведение всего растительного организма в экстремальных условиях. На это указывают также его явно выраженные “вертикальные” отношения со звеном более высокого уровня (ультраструктурой хлоропластов) и со связанным с ней пулом предшественников ингибирующих гормонов (кислородсодержащих каротиноидов) (Firn, Friend, 1972), участвующих в регуляции процессов роста и развития на уровне организма.

В связи с этим особый интерес представляло исследование изменчивости структур (мембранного, пластидного, субклеточного, клеточного, органного, организменного и микропопуляционного уровней организации) в пределах одного техногенного градиента. В результате было обнаружено явное сходство форм исследуемой зависимости у мембранного (содержание пигментов) и субклеточного (число хлоропластов), а также у пластидного (объем хлоропласта), клеточного (объем клетки палисадной паренхимы), органного (площадь листовой пластинки) и микропопуляционного, при умеренном и сильном загрязнении, уровней организации. Однотипность выявленных зависимостей у структур различных, а во втором случае иерархически весьма далеких друг от друга уровней подтверждает существование “шунтирующих” вертикальных связей, причем достаточно сложной пространственной конфигурации.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ ШУНТИРОВАНИЕ КАК ФАКТОР ГОМЕОСТАЗА

Хотя адаптивные реакции структур различных иерархий изучены достаточно подробно, вопрос об их взаимодействии до сих пор практически не анализировался в литературе. Вместе с тем он весьма важен для понимания фундаментальных основ адаптогенеза, поскольку “многоэтажность” конструкции любой биологической системы предполагает и относительную независимость каждого из ее уровней. Степень этой независимости или согласо-

ванности с другими системами в далеких от экологического оптимума условиях определяет основную (пассивную или активную) стратегию адаптивного ответа организма и надорганизменных структур. Комплексное изучение структурной иерархии адаптаций позволяет, кроме того, более четко определять само это понятие. До настоящего времени в существующих представлениях граница между “повреждением” и “адаптацией” выглядит достаточно размыто. Возможно, одна из причин этого — отсутствие “многоуровневого” подхода к восприятию самого процесса адаптации.

Структуры одного организационного уровня могут быть в большей или меньшей степени дифференцированы и, соответственно, функционально специализированы. В зависимости от этого плотность их “горизонтальных” взаимодействий в процессах трансформации энергии и обмена веществ может быть более или менее высокой, равно как и степень интегрированности объединяющей их структуры. Более высокая степень функциональной специализации предполагает и более высокую степень целостности по “горизонтали”.

Пассивная стратегия адаптаций связана с понижением, а активная — с повышением уровня интегрированности. При этом первая из них больше подходит для систем, представленных низкоспециализированными элементами, так как при нарушении горизонтальных связей именно они способны к относительно автономному функционированию.

Трансформация энергии, в частности при фотосинтезе, связана с опасностью повреждения трансформирующих систем при ее избытке. В большинстве случаев повреждения клетки, связанные с экстремальными факторами среды, связаны и с нарушением баланса между мощностью энергетического потока и пропускной способностью преобразующего механизма. С этой точки зрения пассивная стратегия адаптации строится на снижении удельной нагрузки на энергопреобразующие системы путем перераспределения энергии на их большее количество, в результате чего целостность объединяющей структуры снижается.

Выявленный в результате наших исследований синфазный тип изменчивости объема хлоропластов, клеток палисадной паренхимы в градиенте техногенного воздействия свидетельствует о большом сходстве реакций этих структур на неблагоприятное воздействие. По-видимому, это сходство распространяется также на нижележащий (суборганоидный) и вышележащий (органный) уровни фотосинтетического аппарата, поскольку кривые изменчивости площади гран и площади листьев в градиенте промышленного загрязнения повторяют по форме аналогичные кривые для размеров хлоропластов и клеток (Жиров и др., 2007).

Данные по вариабельности этих структур вместе с результатами одновременной оценки активности СРО, характеризующей общую напряженность работы энергопреобразующих систем, дают возможность подойти к пониманию основных принципов организации межуровневых взаимоотношений.

Уменьшение размеров хлоропластов, клеток и листьев при увеличении числа первых двух (аналогичные данные по листьям, к сожалению, отсутствуют) при незначительном загрязнении связано с активизацией фотосинтетической деятельности и роста деревьев вместе с увеличением их систематического разнообразия. При этом заметно возрастает содержание хлорофиллов и каротиноидов на фоне относительно невысокой активности СРО. Эти данные не вполне соответствуют представлениям о строгом разделении реакций всего фитоценотического разнообразия на активные и пассивные, так как при слабом техногенном воздействии отчетливо выраженные активные реакции на организменном и популяционном уровнях и пассивная реакция на фитоценотическом уровне сопряжены с перестройками субклеточного, клеточного и органного уровней пассивного типа. Следовательно, в данном случае налицо чередование адаптационных стратегий “по вертикали”.

При умеренном загрязнении наблюдаются явно выраженные максимумы размеров хлоропластов, клеток палисадной паренхимы, площади листьев, наибольшее разнообразие различных жизненных форм и внутривидовое разнообразие. При этом линейные размеры внутриорганизменных подсистем на всех уровнях, включая и самые “глубокие”, возрастают (начиная от площади гран и ламелл стромы в хлоропластах), а размеры организма уменьшаются, как продолжает уменьшаться и фитоценотическое разнообразие. Существенно, что эти модификации сопровождаются уменьшением содержания всех пигментов и хорошо выраженным ростом окислительной активности.

При максимальном уровне загрязнения уменьшаются значения всех исследуемых характеристик, кроме удельного числа хлоропластов и клеток палисадной паренхимы, а также числа тилакоидов гран в хлоропластах, которое при этом явно возрастает.

Таким образом, характеризуя изменчивость структур различных иерархий в градиенте техногенного воздействия в связи с вариациями их целостности, можно выделить три типа реакций:

снижение целостности структур всех уровней, начиная с суборганного (ультраструктура пластид) по органной (листья) включительно: уменьшение размеров подсистем при увеличении их числа. На организменном уровне данный эффект менее заметен, поскольку увеличение числа под-

систем (стволов у деревьев) сопровождается не уменьшением, а увеличением в среднем их размеров. На уровне микропопуляций целостность возрастает — морфологическое разнообразие увеличивается, т.е. составляющие элементы (отдельные деревья) функционально дифференцируются. Эти реакции носят явно адаптивный характер, так как на биохимическом уровне они сопровождаются заметным увеличением содержания всех пигментов при незначительном росте активности СРО, на субпластидном уровне — уменьшением числа тилакоидов гран, обычным для адаптаций активного типа;

снижение уровня энергообмена при возрастании целостности структур всех уровней, за исключением организменного, и уменьшение (судя по активации СРО) их устойчивости. Реакция организменного уровня в этом случае (уменьшение размеров при увеличении числа подсистем, т.е. снижение целостности) сходна с поведением структур нижележащих уровней в предыдущем случае. Реакции данного типа также следует признавать адаптивными, поскольку в зонах среднего по интенсивности загрязнения исследуемые растения, не отличаясь высокой продуктивностью, способны к длительному существованию;

дальнейшее уменьшение энергообмена при снижении целостности структур всех иерархий. Адаптивные признаки в этом случае усматриваются только на органном и клеточном уровнях, перестройки структур которых аналогичны реакциям первого типа. О деградации надорганизменных структур свидетельствует синфазное уменьшение всех показателей интегрированности по отношению к экосистемам предыдущего класса.

Можно предполагать, что адаптивные перестройки на различных уровнях структурной иерархии представляют собой равнодействующую двух процессов, первый из которых направлен на повышение уровня энергообмена, а второй — на предотвращение повреждений фотосинтезирующего аппарата и других энергопреобразующих систем путем перераспределения нагрузки на большее число их субъединиц. Доминирование первого связано с повышением уровня интегрированности соответствующих структур, второго — с его снижением. Вследствие этого увеличение числа структур по “горизонтали” обуславливается снижением целостности на данном уровне организации, если при этом они не дифференцируются. Последующая дифференциация “горизонтально” развивающихся структур приводит к появлению новых уровней структурной иерархии.

Поддержание целостности биологической системы, особенно в экстремальных условиях, — результат сложных “горизонтальных” и “вертикальных” взаимодействий. Максимальным выражением вто-

рых являются так называемые шунтирующие связи, способные охватывать, как указывалось выше, далекие друг от друга уровни организации.

Судя по результатам данной работы, фитогенные структуры (включающие в себя надорганизменные уровни вплоть до фитоценозов) в процессе адаптации к изменяющимся условиям внешней среды находят оптимальное сочетание различной степени интегрированности на разных уровнях своей организации. Как отмечено выше, структуры организменного уровня (т.е. растения различных жизненных форм) достаточно консервативны по сравнению со структурами выше- и нижележащих уровней. Наибольшую лабильность в этом отношении проявляют те структуры, которые находятся в иерархическом диапазоне от субпластидного до органного уровня, что, по-видимому, обусловлено непродолжительностью их жизни у листопадных растений. Явно выраженная синтонность их изменений на протяжении всего исследованного градиента воздействия свидетельствует о высоком уровне “вертикальной” целостности. Вполне вероятно, что это свойство не относится к другим растениям, обитающим в регионах с менее суровыми климатическими условиями.

Колебания целостности на организменном уровне в исследованном диапазоне техногенного воздействия не столь жестко связаны с вариабельностью структур указанных уровней, а также вышележащего — микропопуляционного уровня. В этом смысле растительный организм представляет собой переходную и достаточно устойчивую структуру. Существование шунтирующих связей, в частности их “дальней” разновидности, обнаруженной между пластидным, клеточным, органным и микропопуляционным уровнями, свидетельствует о важном значении этого феномена для поддержания гомеостаза фитогенных систем в экстремальных северных условиях.

Принимая во внимание общебиологическое значение многоуровневой организации живых систем и важную роль регуляции их целостности в поддержании гомеостаза, можно предполагать, что дальнейшее изучение проблемы шунтирующих связей позволит приблизиться к пониманию его системных механизмов и созданию единой синтетической теории адаптогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бучаченко А.Л. Редукционизм — критерий истины, но не путь к Храму // Вестн. РАН. 2013. Т. 83. № 12. С. 1100–1103.
- Владимиров Ю.А., Арчаков А.И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М.: Наука, 1972. 273 с.
- Жиров В.К. Возрастные модификации растений в связи с адаптациями и стрессом. Апатиты: КНЦ РАН, 1991. 106 с.
- Жиров В.К., Руденко С.М., Жибоедов П.М. Покой и зимостойкость растений на Крайнем Севере. Апатиты: КНЦ РАН, 1990. 111 с.
- Жиров В.К., Голубева Е.И., Говорова А.Ф., Хаитбаев А.Х. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука, 2007. 166 с.
- Жиров В.К., Кузьмин А.В., Руденко С.М., Жибоедов П.М., Костюк В.И., Кашулин П.А., Рапотина И.В., Литвинова С.В. Адаптации и возрастная изменчивость растений на Севере (в 2 частях). Апатиты: КНЦ РАН, 2001. 355 с.
- Журавлев А.И. Развитие идей Б.Н. Тарусова о роли цепных процессов в биологии // Биоантиокислители в регуляции метаболизма в норме и патологии / Под. ред. Журавлева А.И. М.: Наука, 1982. С. 3–36.
- Зауралов О.А. Два типа устойчивости растений // Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. Ч. 1. Л.: ВИР, 1981. С. 9–11.
- Кант И. Критика чистого разума. М.: Мысль, 1963. 799 с.
- Канунго М. Биохимия старения. М.: Мир, 1982. 294 с.
- Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 135 с.
- Мерзляк М.Н., Жиров В.К. Свободнорадикальное окисление в хлоропластах при старении растений // Актуальные проблемы биофизики растительной клетки. М.: ВИНТИ, 1990. С. 101–135.
- Прайор У. Роль свободнорадикальных реакций в биологических системах // Свободные радикалы в биологии. Т. 1 / Ред. Прайор У. М.: Мир, 1979. С. 13–67.
- Розенберг Г.С. Холизм + редукционизм: две дороги к Храму // Вестн. РАН. 2014. Т. 84. № 8. С. 43–46.
- Чернов Г.Н. Кренке и его теория старения и омоложения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 117 с.
- Björkman O., Demmig-Adams B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants // Ecophysiology of Photosynthesis. Berlin; Heidelberg: Springer, 1995. V. 100. P. 17–47.
- Firn R.D., Friend J. Enzymatic production of plant growth inhibitor, xanthoxine // Planta (Berl.). 1972. V. 103. № 2. P. 263–266.
- Galliard T., Chan H.W.-S. Lipoxygenases // Biochemistry of Plants. V. 4. Lipids: Structure and Functions / Ed. Stumpf P.K. New York; London; Toronto; Sydney; St-Francisco: Acad. Press, 1980. P. 131–161.
- Halliwel B. Oxygen-free radicals in living systems: dangerous but useful. — Strategies of microbial life in extreme environments // Life Sci. Res. Rep. V. 13. Berlin: Verlag Chemie, 1979. P. 195–221.
- Halliwel B. Chloroplast metabolism // The structure and functions of chloroplasts in green leaf cell. Oxford: Clarendon Press, 1984. P. 30–35.
- Harman D. Ageing: A theory based on free radicals and radiation chemistry // J. Gerontol. 1956. V. 11(3). P. 298–312.

- Heath R.L., Parker L. Biochemical mechanisms of pollutant stress // *Assessment of Crop Loss from Air Pollutants* / Ed. Heck W.W. London; New York: Acad. Press, 1989. P. 214–232.
- Kozlov M.V. Pollution related environmental gradients around “Severonikel” smelter complex at the Kola Peninsula // *The Contaminants in the Nordic ecosystems: Dynamics, Processes and Fate*. Amsterdam: Kugler Publ., 1993. P. 59–69.
- Lichthenthaller H.K., Kuhn G., Prenzel U., Buschmann C., Meier D. Adaptation of chloroplast-ultrastructure and chlorophyll-protein levels to high-light and low-light growth conditions // *Physiol. Plant.* 1982. V. 37. P. 464–475.
- Yang S.P. The chemistry and biochemistry of plant hormones // *Recent advances in phytochemistry* / Eds. Runecles V.C., Soundheimer E., Watton P.C. New York; London: Acad. Press, 1974. P. 131–164.

Inter-Level Communications in Adaptations of Phytogenic Systems

V. K. Zhirov^{1,2,#}, O. B. Gontar¹, and V. V. Megorsky²

¹*Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Akademgorodok 18, Apatity, 184209 Russia*

²*Research Centre for Human Adaptation in the Arctic, Akademgorodok 16A, Apatity, 184209 Russia*

[#]*e-mail: v_zhirov_1952@mail.ru*

The problem of the integrity of biological systems in adverse conditions is considered. Based on the results of original studies, the reactions of structures of various levels of organization of plant objects to extreme conditions of the Far North from the standpoint of changes in the density of their internal connections are analyzed. Taking into account the idea of integrity changes in the process of adaptation, the authors introduced the concept of “shunting” connections for interactions of subsystems of levels that are significantly remote from each other. The role of inter-level shunting in maintaining the homeostasis of organisms under the influence of damaging factors is discussed.