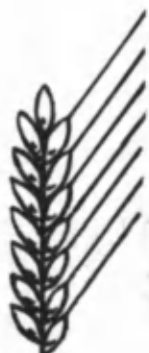


ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА  
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК ИМЕНИ В. И. ЛЕНИНА

**Н.Ф. Батбигун**

# **ОНТОГЕНЕЗ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**



МОСКВА АГРОПРОМИЗДАТ 1986

УДК 581.14

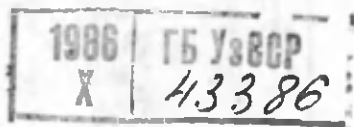
Батыгин Н. Ф. Онтогенез высших растений / Всесоюз. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина. — М.: Агропромиздат, 1986, с. 100

В монографии рассматриваются индивидуальное развитие растений, соотношение роста и развития. Последнее представляется как результат формирования обратных связей в процессе роста и функционирования. Анализируется система приспособительных форм организации растений, обеспечивающая надежность онтогенеза в меняющихся условиях, взаимодействие особей в составе популяций. Один из разделов книги посвящен возможности использования учения об онтогенезе для решения практических задач.

Таблиц — 9, иллюстраций — 35, библиографии — 138 названий.

Одобрена и рекомендована к печати бюро Отделения растениеводства и селекции ВАСХНИЛ.

3803010300 — 428  
Б 035 (01) — 86 9—86



VI  
300739

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Одно из требований ускорения научно-технического прогресса в растениеводстве — разработка теоретически обоснованных агротехнических приемов, позволяющих контролировать продукционный процесс, сделать его менее зависимым от погодных условий. В этой связи особое значение имеет вопрос о природе и особенностях индивидуального развития растений, влиянии экзо- и эндогенных факторов на онто- и органогенез. Действительно, эффективное применение разного рода химических препаратов (удобрений, пестицидов, регуляторов роста и т. д.), осуществление ирригационно-мелиоративных мероприятий, создание моделей сортов принципиально нового типа, обеспечивающих высокую хозяйственную продуктивность и высокую устойчивость к неблагоприятным факторам, невозможно без знания и учета закономерностей онтогенеза. Кроме того, с проблемой надежности растительного организма в онтогенезе связана проблема антропогенных нагрузок.

История обсуждаемого вопроса довольно длительная, но наиболее существенные результаты в изучении онтогенеза высших растений были достигнуты за последнее столетие. Накопление экспериментальных фактов привело к пониманию ограниченности познания по принципу "природа частей определяет природу целого" и необходимости рассматривать живой организм не как простую сумму элементов, а как функциональную систему. В настоящее время правомерность и плодотворность концепции системного подхода не вызывает сомнения. Анализ полученного фактического материала на основе такого подхода позволяет оценить возможность управления развитием растений на разных уровнях организации — от рекомбиногенеза до внутривидовых взаимодействий.

С этих позиций в данной книге обсуждаются рост и регуляция развития у высших растений, реакция на воздействие внешних факторов в связи с практическими задачами растениеводства и селекции.

Автор выражает благодарность О. М. Турбину, принимавшему участие в разработке блок-схемы индивидуального развития.

## РОСТ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

### ОСОБЬ КАК ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИНАМИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

В 1932 году Л. Берталанфи сформулировал организменную теорию, подчеркнув важность системного подхода в изучении биологии развития. Основным положением теоретических построений Берталанфи явилось представление о том, что организм как система, отличается иерархичностью строения и функционирования. Такой подход позволяет разграничить события, происходящие на разных уровнях организации, и, самое главное, оценить значение процессов, протекающих на каждом уровне, для следующих и всего организма в целом. В общем виде взаимодействие разных уровней организации растения можно проиллюстрировать схемой, где влияние какого-либо уровня на систему в целом осуществляется через соответствующие промежуточные уровни (рис. 1).

Системы какого типа наиболее подходят для описания интересующих нас процессов? Во-первых, динамические (осцилляторные) системы, в которых равновесное состояние сопровождается колебаниями относительно некоторого среднего положения, что и дает основание именовать их динамическими. Существует несколько типов таких систем, различающихся совокупностью признаков (Пахомов, Большаков, 1983). Частично их характеристики приведены в таблице 1. Во-вторых, поскольку речь идет о растительном организме, его росте и развитии (онтогенезе), то нас в первую очередь интересуют динамические системы с функциональными связями. Важным условием стабильности такого рода систем является функциональная полнота связей, то есть наличие всех элементов, обеспечивающих функционирование каждого компонента и системы в целом. Очевидно, этим обстоятельством ограничивается число элементов. Системы с функциональными связями отличаются от других динамических систем функциональной целостностью: как правило, ни добавить, ни исключить какие-либо их элементы невозможно, поскольку функциональные зависимости образуют замкнутые цепи связей, совмещающие различные процессы, в том числе противоположные. Примером может быть живой организм, экосистема, биосфера и т. п.

В функциональных системах с управлением устойчивость обеспечивается управляющей подсистемой (УП), которая должна отвечать некоторым требованиям: во-первых, ее состояние должно соответствовать состоянию основной системы; во-вторых, при даже незначительном нарушении равновесия в основной системе в УП должны быстро возникать более существенные изменения, которые служат сигналом для изменения всей системы; наконец, энергия управляющего воздействия должна быть значительно меньше энергии управляемых процессов. При-

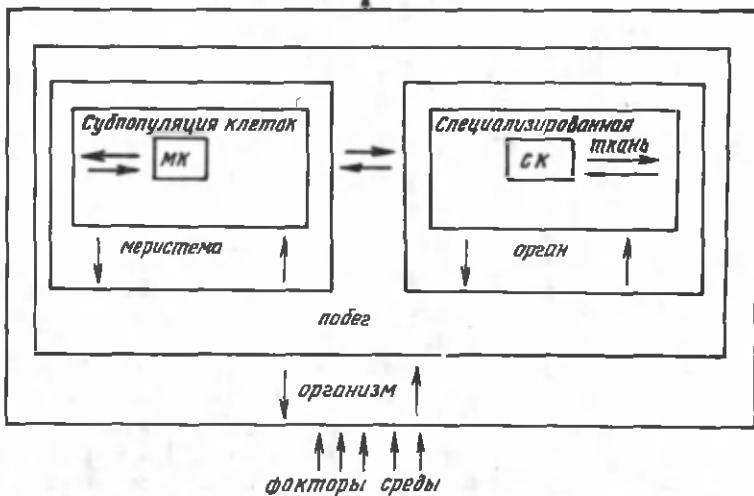


Рис. 1. Взаимодействие разных уровней организации растительного организма (с учетом влияния факторов среды).

МК — меристематическая клетка, СК — специализированная клетка.

мером таких систем могут быть системы, в которых осуществляется коррекция в соответствии с заданной программой.

Очевидно, что системы с функциональными связями должны обладать организацией, которая предполагает специализацию в соответствии с ролевыми функциями, разную степень "жесткости" связей между элементами (Малиновский, 1960) и, копей скоро речь идет об управлении, наличие прямых и обратных связей.

Отсюда следует, что попытка описать систему по признакам составляющих ее элементов без учета их взаимодействия обречена на провал. В этом отношении интересен вывод Б. М. Медникова, анализирующего проблему генома как целого, что любая модель, не учитывающая взаимодействия генов, в конце концов неизбежно приходит к противоречиям с реальной действительностью и в итоге с дарвиновской теорией эволюции (Медников, 1983). Предпосылкой для подобного заключения автора служит тот факт, что эффект любого гена в определенной степени зависит от других генов и каждый ген может обладать плейотропией. Иными словами, это функциональная полнота и функциональная целостность генома, а в более широком смысле — всего организма (Шмальгаузен, 1968).

Необходимо отметить еще одно свойство функциональных систем — их способность к самоизменению и саморазвитию, что в принципе является следствием тех же процессов, которые обуславливают самодетерминацию в сложных динамических системах (Паховов, Большаков, 1983).

## 1. Характеристика динамических систем

Системы	Отличительные черты	Число элементов
Динамические внутренне связанные	Свойства системы могут быть выведены из свойств ее элементов	Не ограничено
С функциональными (ролевыми) связями	Свойство элементов и характер их взаимосвязей детерминируются самой системой	Ограничивается функциональной полнотой
Функциональные с управлением (самоуправляющие)	Функциональные системы с управляющей подсистемой (УП)	То же

Обеспечение устойчивости	Возможность спонтанных изменений	Возможность развития
--------------------------	----------------------------------	----------------------

Внутренняя самодетерминация (гомеостаз по Эшби)

Исключается, так как это приводит к распаду системы

Не развиваются

Саморегулирование, функциональная целостность организации

Последовательные стадии спонтанного самоизменения образуют процесс эволюции

Возможны изменения внутренних связей и усложнения структуры, т. е. развитие

Энергия управляющего воздействия много меньше энергии управляемых процессов; на малейшую неустойчивость УП реагирует более быстро и более значительным изменением; структура и состояние УП отражают состояние основной системы

То же

То же

Таким образом, растительные организмы — это динамические системы с функциональными связями, и для описания их роста и развития (онтогенеза), как ряда последовательных, внутренне детерминированных взаимосвязанных процессов, протекающих в конкретных условиях среды, могут быть применены только модели, соответствующие таким системам.

Для понятия "онтогенез растений" предложено несколько определений. Так, по мнению В. В. Скрипчинского (1977), онтогенез семенного растения представляет собой упорядоченную систему последовательно протекающих явлений. В их основе лежат физиолого-биохимические процессы метаболизма, обусловленные наследственной информацией и приводящие к созданию специфических морфоструктур, становящихся предпосылкой для новых комплексов физиолого-биохимических процессов, дающих следующую морфоструктуру. Онтогенез имеет две стороны: собственную жизнь и воспроизведение новой особи. Собственная жизнь особи, состоящая из ряда возрастных состояний, или жизненных фаз, протекает от зиготы до естественной смерти кормуса, а воспроизведение новой особи, начинаясь с той же зиготы, завершается формированием гамет. Онтогенез осуществляется в связи с внешней средой, из-под влияния которой отдельные его звенья периодически могут выходить и развиваться автономно, по наследственно выработанной программе. Очевидно, что, давая это определение, автор учитывает не только характерные свойства особи, но и зависимость онтогенеза от условий внешней среды. М. Х. Чайлахян (1983) считает, что онтогенез, или индивидуальное развитие, — это весь комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растения от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки и до естественной смерти, которые являются реализацией наследственной программы развития организма в конкретных условиях внешней среды.

При сравнении приведенных определений выявляется ряд общих положений: отмечается последовательность процессов метаболизма, изменений структуры, реализации наследственной информации; за продолжительность онтогенеза принято время от образования зиготы (или вегетативной почки) до естественной смерти; онтогенез соотносится с условиями, в которых он протекает.

Что же касается вопроса непосредственно о роли внешних условий в онтогенезе, то может показаться, что мнения авторов на этот счет не совпадают. В действительности такие различия объясняются тем, что первый автор имеет в виду возможность осуществления развития в процессе роста за счет накопленных метаболитов в органах запасаания (геофиты), а второй, говоря о конкретных условиях, подразумевает термо- и фотопериоды. Мы полагаем, что наиболее существенны временные границы онтогенеза, и в общем виде определение должно быть следующим: онтогенез — это жизнь особи от появления ее зачатка в результате оплодотворения (зигота), апогамии, партеногенеза и т. д. до естественной смерти.



Эволюция онтогенеза на примере разных таксонов высших растений достаточно полно описана В. В. Скрипчинским (1977), поэтому нет необходимости обсуждать этот вопрос подробно. Остановимся только на его модели циклов онтогенеза, демонстрирующей, с одной стороны, единообразие процесса жизнедеятельности особи у разных групп высших растений, с другой — произошедшие в нем изменения по гомологическим рядам. В ходе эволюции онтогенеза сложилась хорошо прослеживаемая метамерия на всех уровнях организации и произошло совмещение галло- и диплофазы в одном организме, то есть женский гаметофит оказался "под защитой" спорофита.

Говоря об онтогенезе высших растений, необходимо обратить внимание на одну их особенность, обычно не привлекающую внимания как нечто само собой разумеющееся: почти все высшие растения ведут прикрепленный образ жизни. Это обстоятельство, с одной стороны, подчеркивает их значительную зависимость от колебаний внешней среды, с другой — наводит на мысль о существовании механизмов, которые обеспечивают динамическое равновесие, гарантирующее устойчивость растительного организма как системы. Еще одна особенность состоит в том, что у высших растений в отличие, например, от позвоночных животных онтогенез не ограничивается эмбриональным периодом, а протекает в течение всей жизни. Это возможно благодаря наличию меристем — очагов недифференцированных, способных к самовоспроизведению клеток — на протяжении всего онтогенеза. Наконец, специализированные клетки растений при определенных условиях способны в той или иной степени к дедифференцировке с последующей регенерацией целого организма; животные клетки, как правило, таким свойством не обладают.

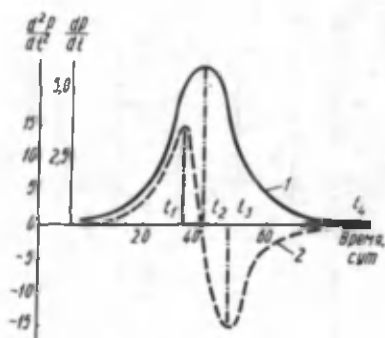
#### НЕРАВНОМЕРНОСТЬ РОСТА В ОНТОГЕНЕЗЕ

Обычно накопление массы в процессе роста организма описывают S-образной кривой, получившей название кривой Сакса, или кривой большого роста; в принципе такой кривой описывается течение завершающегося процесса во времени (например, химической реакции). Если временные интервалы между экспериментальными точками малы, то кривая приобретает ступенчатый характер.

Основываясь на законе большого периода роста, открытом Саксом, В. П. Горячкин (1924) высказал предположение, что всякое явление можно рассматривать как изменение количества, а всякое изменение как движение. Поэтому по аналогии с движением количественную сторону явления необходимо характеризовать в каждый момент тремя показателями: накоплением, скоростью накопления и ускорением изменения анализируемой величины. Развивая принципы В. П. Горячкина, В. А. Желиговский (1946) отмечал значение экстремальных и нулевых точек кривой ускорения и самой этой кривой как наиболее важной характеристики явления. Действие основных факторов, управляющих явлением (процессом) или влияющих на его ход, на кривой ускорения проявляется практически сразу и в наиболее показательной форме, в

Рис. 2. Количественные изменения в процессе роста растения, описанные как движение:

1 — кривая скорости; 2 — кривая ускорения;  $t_1, t_2, t_3, t_4$  — экстремальные и нулевые характеристические точки.



то время как на кривой скорости — только спустя некоторое время, и с еще большим запозданием — на суммарной кривой. Это положение иллюстрирует рисунок 2. Здесь  $t_1$  — момент времени, в который сумма факторов, способствующих росту, достигает максимума. При  $t > t_1$  рост продолжается, его скорость возрастает, и только кривая  $\frac{d^2 P}{dt^2}$  показывает, что силы, способствующие процессу, стали затухать. Однако до момента  $t_2$  они остаются положительными и все еще обеспечивают не только усиление роста, но и увеличение скорости роста (прироста). К этому моменту скорость процесса достигает максимума, и только переход кривой  $\frac{d^2 P}{dt^2}$  через нулевое значение в сторону отрицательных координат обозначает начало доминирования отрицательных факторов.

При  $t_2$  действие факторов, задерживающих рост, становится преобладающим, достигая максимума в момент времени  $t_3$ . Отрезок  $t_3 - t_4$  описывает затухание роста по всем параметрам. Падает и интенсивность действия отрицательных факторов, задерживающих рост, пока в момент  $t_4$  он не прекращается совсем.

Симметричные кривые, подобные той, что приведена на рисунке 2, применимы для описания роста не во всех случаях. Рост может проте-

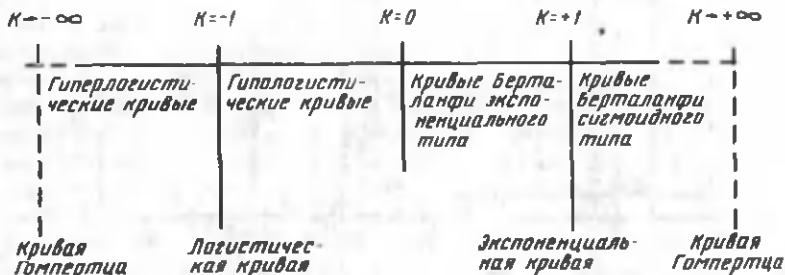
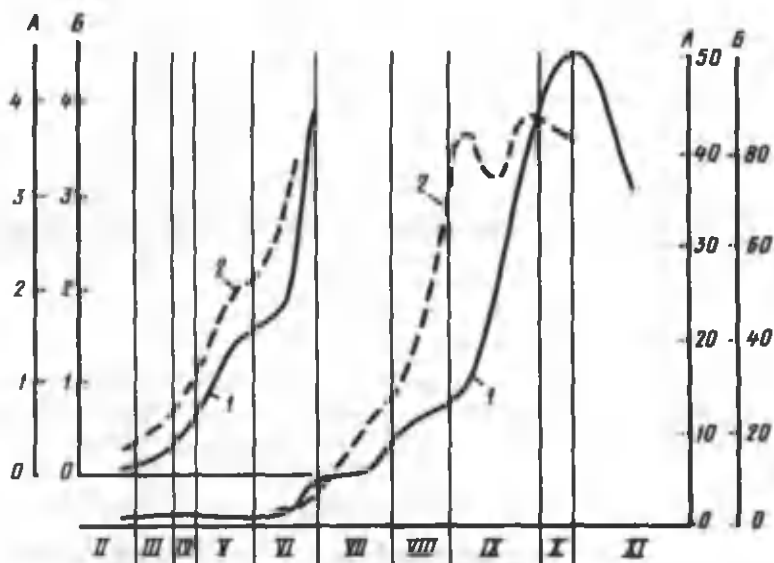
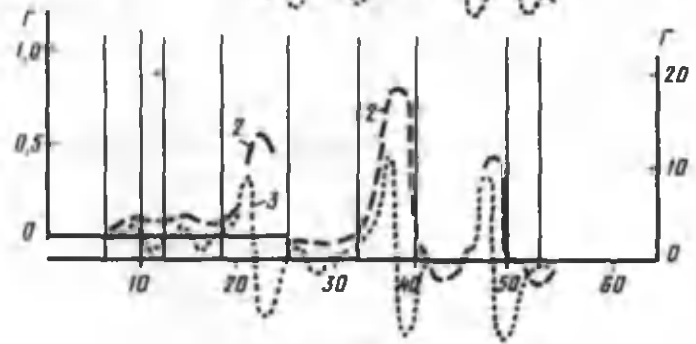
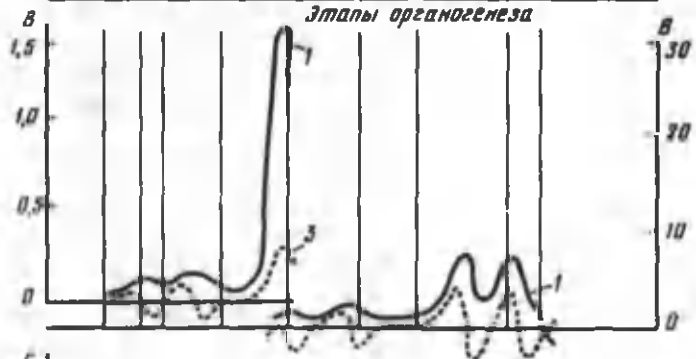


Рис. 3. Тип кривых роста при разных значениях параметра  $K$  в пределах установленного класса функций.



Этапы органогенеза



Время от появления всходов по этапам органогенеза, сут

кать замедленно в начальный или завершающий период; соответственно меняется и форма кривых. В. М. Шмидт и М. Д. Дибиров (1979) приводят единую формулу для описания роста:

$$Y_K(x) = A \left( 1 - \frac{e^{a+bx}}{K} \right) K,$$

где  $A$  — окончательный размер растения или органа;  $x$  — время с начала роста;  $a$  и  $b$  — константы, определяющие угол наклона, форму и точку перегиба кривой роста; при этом  $b < 0$ ;  $K$  — любое вещественное число.

Тип кривой зависит от величины параметра  $K$ . При  $K = -1$  и  $K = 1$  функция принимает вид соответственно логистической и экспоненциальной кривой;  $-1 < K < 1$ ,  $K > 1$ ,  $K < -1$  — области существования кривых других типов (рис. 3).

Есть примеры такого рода описаний накопления биомассы в онтогенезе или роста вегетативных органов растений. В то же время очевидно, что в этом отношении большой интерес представила бы прежде всего описание количественных процессов в конусах нарастания, поскольку изменения в стеблевых апексах отражают процесс развития.

Нетрудно заметить, что рост конуса нарастания, по нашим данным, также отличается неравномерностью (рис. 4); подобный факт отмечала ранее Ф. М. Куперман (1950).

Анализ кривой скорости роста конуса нарастания показывает, что замедление роста совпадает с началом очередного этапа органогенеза, то есть с дифференцировкой (рис. 4).

Вопрос о неравномерности роста обсуждается давно. Еще Сакс (цит. по Шмальгаузену, 1935) отмечал, что рост неравномерен на протяжении всей жизни организма и должен быть расчленен на отдельные периоды. Периодичность и ритмичность — характерные черты ростовых процессов (Сабинин, 1957), благодаря чему рост можно рассматривать как колебательный процесс, протекающий во времени (Шевелуха, 1973).

Относительно причин периодичности роста была высказана гипотеза (Сабинин, 1957), согласно которой рост организма как процесс новообразования клеточных структур регулируется синтезом нуклеиновых кислот. Так как синтез нуклеиновых кислот может происходить медленнее, чем синтез других клеточных метаболитов, предполагается существование некоторого критического уровня содержания нуклеиновых кислот, при котором рост прекращается. Д. А. Сабинин (1963) считает, что есть макроритмы роста, выражаемые кривой Сакса, и микро-

---

Рис. 4. Накопление, скорость и ускорения роста надземной массы растения и конусов нарастания:

$A$  — длина конуса нарастания, мм;  $B$  — масса надземных органов, г;  $V$  — скорость (г/сут) и ускорение (г/сут<sup>2</sup>) роста надземной массы;  $\Gamma$  — скорость (мм/сут) и ускорение (мм/сут<sup>2</sup>) роста конусов нарастания; 1, 2 — соответственно кривые изменения соответствующих показателей для надземной массы и колеоптиля; 3 — кривые ускорения.

ритмы, которые проявляются на уровне клетки. Многие авторы рассматривают колебания скорости роста растения, как следствие изменений внутренних факторов (Шмальгаузен, 1935; Скрипчинский, 1977; Корнилов, Всеволожская, 1970; Шевелуха, 1980 и др.).

#### РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА

Давая определение роста, В. С. Шевелуха (1977) рассматривает его как процесс дифференцировки организма за счет образования новых и увеличения старых элементов его структуры (молекул, клеток, тканей и органов), оказывающий решающее влияние на распределение, перераспределение и использование образующихся при фотосинтезе и метаболизме органических веществ, а также поглощение минеральных солей и воды, идущих на образование новых органов и тканей, их регенерацию и на запасные отложения. При этом основными особенностями ростовых процессов можно считать следующие: 1) интегральность, или суммирующий характер роста; 2) параболический ход изменения интенсивности и S-образное изменение интегральных показателей роста растений и их органов в онтогенезе; 3) генетическая и экологическая обусловленность интенсивности, масштабности, пространственной локализации и направленности роста; 4) высокая степень чувствительности ростовых процессов к колебаниям внутренних и внешних факторов; 5) большая лабильность основных показателей роста; 6) относительно широкий диапазон приспособительных ростовых процессов во времени и пространстве; 7) саморегуляция роста; 8) неравномерность временного хода, периодичность и аperiodичность роста; 9) регуляторная функция роста в морфогенезе растений.

Как уже отмечалось, сопоставление кривой скорости роста массы органов с границами этапов органогенеза выявляет совпадение замедления роста с началом нового этапа, то есть дифференцировкой (рис. 4). Дело в том, что в конкретных условиях рост — количественная, а дифференцировка — качественная стороны развития, рассматриваемого как формативный процесс, которые неразрывно связаны между собой (Светлов, 1972).

Связь роста клеток, их деления и дифференцировки имеет важное значение для понимания механизмов формативных процессов (Ивановская, 1983). Так, на определенном этапе роста клетки происходит поляризация цитоплазмы, причиной которой может быть влияние индукторов, например гормонов. Поляризация цитоплазмы перед делением, то есть характер расположения вещества, имеющих морфогенетическое значение, определяет судьбу дочерних клеток. Поляризация, безусловно, подчинена генному контролю и, в свою очередь, влияет на матричную активность ДНК. Результат этого — практически непрерывная дифференцировка клеток на фоне роста ткани.

Существует ряд форм дифференцирующих и воспроизводящих делений. В последнем случае метаболизм исходной и дочерних клеток идентичен. "Инициали тканей закладываются дифференцирующими

делениями, увеличение массы ткани идет воспроизводящими делениями" (Ивановская, 1983).

При обсуждении связи между ростом и дифференцировкой в онтогенезе необходимо рассматривать эти процессы с точки зрения иерархичности такой системы, как организм. Это позволяет различно рассматривать события на разных уровнях организации и оценивать их значимость в пределах системы. Например, анализируя соотношение роста и дифференцировки на уровне организма, можно для простоты принять, что на уровне ткани дифференцировка не происходит и возможны лишь простые воспроизводящие деления, обеспечивающие накопление структур, то есть рост. Собственно, так разграничивают жизненные фазы, или этапы онтогенеза: отмечают кардинальные события для организма в целом, хотя не отрицается очевидный факт новообразования структур и дифференцировки на тканевом уровне в пределах этапа. Действительно, на ювенильном этапе формирование вегетативных органов осуществляется путем новообразования и дифференцировки клеток вплоть до их узкой специализации, но все эти процессы касаются построения только ткани вегетативных органов. Очевидно, аналогичным образом можно рассматривать рост и дифференцировку на уровне клеток в разных участках ткани. При этом важно учитывать, что поведение клетки будет определяться ее местоположением в составе дифференцирующейся ткани, а специфичность ткани, в свою очередь, — характером процессов, их кооперацией в системе.

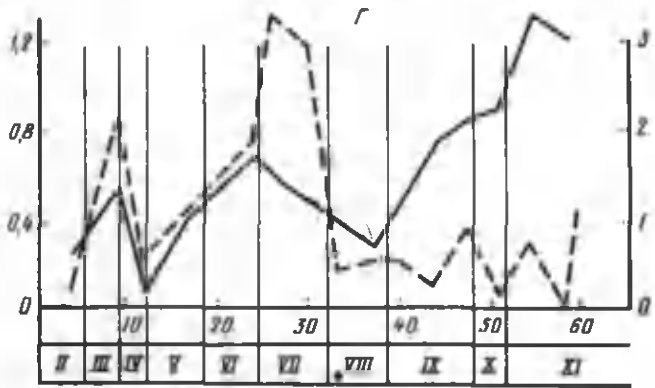
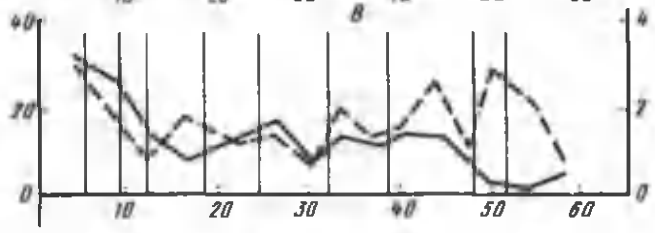
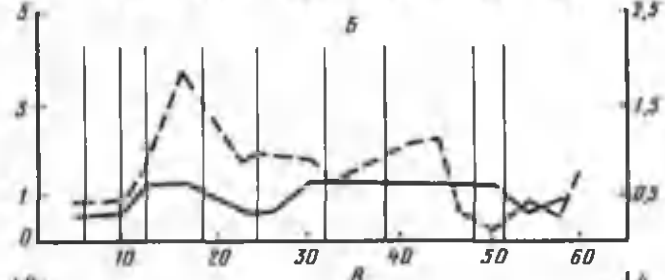
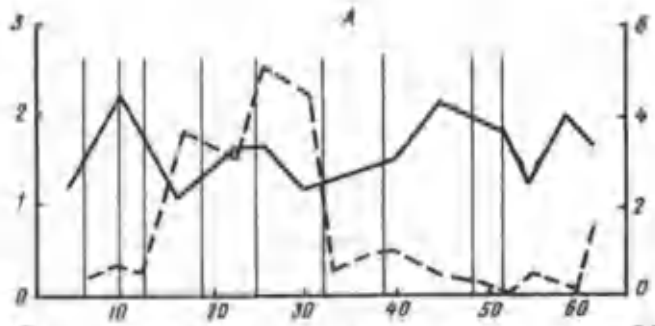
Из всего этого следует, что рост и дифференцировка — взаимосвязанные, но не антагонистические процессы, и весь процесс развития растения можно рассматривать как последовательную смену разных форм роста — собственно роста и дифференцировки.

#### **ДИНАМИКА МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И РЕГУЛИРУЮЩИЙ ЭФФЕКТ МЕТАБОЛИТОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ**

В ходе онтогенеза происходит изменение интенсивности и направленности обменных процессов, активности ферментов. Большой интерес представляет тот факт, что наблюдаемые изменения хорошо соотносятся с фазами развития растения.

На рисунке 5 представлены кривые, описывающие содержание сахаров и фракций азота в вегетативных органах растений ярового ячменя сорта Мари. Наблюдаемая периодичность указывает на связь между динамикой содержания этих веществ и морфологическими изменениями. Сопоставление показателей содержания ряда веществ в конусах нарастания, определенного гистохимическими методами на микрофотометре, с границами этапов органогенеза позволяет выявить корреляцию между биохимическими изменениями и происходящей дифференцировкой. Наиболее четко эта закономерность проявляется у растений, выращиваемых в регулируемых условиях, когда колебания факторов среды не нарушают ритм реализации генетической программы.

Весьма интересные данные приводят С. С. Венгер и В. А. Сурков



II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
----	-----	----	---	----	-----	------	----	---	----

*Время от появления всходов по этапам органогенеза, сут*

(1976, 1981). В опытах с пшеницей ими установлено, что максимумы содержания свободных аминокислот в конусах нарастания приходятся на середину, а максимумы содержания белков — на границы тех же этапов органогенеза. Соответствующий анализ ткани вегетативных органов и конуса нарастания через достаточно короткие промежутки времени позволяет определить соотношение белкового азота и азота свободных аминокислот или общих сахаров с моносахарами и на этом основании судить об интенсивности процессов гидролиза. Сопоставление содержания продуктов обмена в вегетативной массе и конусах нарастания с границами этапов органогенеза свидетельствует о резервировании необходимых метаболитов в вегетативной массе и быстром использовании этих запасов в конусе нарастания перед началом очередного этапа дифференцировки. Это же указывает на регулируемую роль продуктов метаболизма при подготовке и переходе к дифференцировке в пределах конуса нарастания.

Мы уже отмечали, что, останавливаясь на вопросе о связи метаболических процессов с развитием, Д. А. Сабинин (1957, 1963) высказал гипотезу, которая предполагала наличие регулирующего влияния нуклеиновых кислот на процесс новообразования структур. Эта идея в дальнейшем получила экспериментальное подтверждение (Цельникер, 1950). На связь морфологических признаков с физиологическими и биохимическими характеристиками растения и отдельных его органов указывал Н. П. Кренке (1940).

По современным представлениям, существенная роль в регуляции метаболических процессов в растении отводится фитогормонам. Анализ многочисленных данных о влиянии фитогормонов на синтез метаболитов, например нуклеиновых кислот и белка, показывает, что существует более чем один механизм действия каждого фитогормона на разных клеточных уровнях (Кораблева, 1978). Действие фитогормонов включает несколько этапов и предполагает участие различных клеточных структур и компонентов, в том числе соединений белковой природы, выступающих в роли посредников. На начальных этапах роста картина еще сложнее, так как эффективность каждого регулятора зависит от концентрации другого.

Вопрос о метаболитах — регуляторах роста и развития ставился на повестку дня неоднократно. Краус и Крэйбл сообщили, что переход растений томатов в репродуктивную фазу связан с изменением соотношения углеводов и азотистых веществ (С/Н), что, однако, было затем опровергнуто в экспериментах на цветущих растениях разных видов (Чайлахян, 1937). Н. Г. Холодный (1939), опираясь на имеющиеся экспериментальные данные, высказал предположение, что заложение органов полового размножения определяется действием на эмбриональ-

Рис. 5. Динамика содержания сахаров (А), аминокислот (Б), белка (В) и соотношения С/Н (Г) в онтогенезе ярового ячменя сорта Мари в надземной массе (сплошная линия, правая ордината) и в конусе нарастания (прерывистая линия, левая ордината).



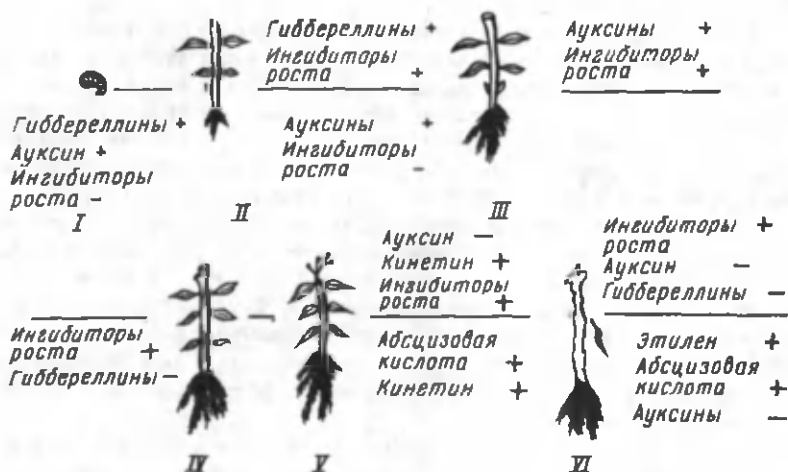


Рис. 6. Смена основных регуляторных систем по этапам роста (по В. И. Кефели, 1973):

I — прорастание; II — рост стебля и корня; III — рост листьев; IV — задержка роста стебля, переход к цветению; V — цветение, плодоношение, старение листьев; VI — опадения листьев, покой семян. "+" — наличие природного регулятора; "-" — его минимальное содержание или отсутствие.

ные ткани не одного специфического "цветообразующего вещества" (Чайлахан, 1937), а некоторого комплекса фитогормонов (ауксина, витамина B и др.). О регулирующей роли соотношения ауксин — ингибитор писали Wareing и Seth (1967), а В. И. Кефели (1973, 1974) предложил схему онтогенеза с учетом специфического соотношения стимуляторов и ингибиторов роста для каждой стадии (рис. 6).

В экспериментах с каллусными тканями было показано, что зачатки органов закладываются после внесения в питательную среду соединений нуклеиновой природы и увеличения дозы гидролизата казеина (Бутенко, 1964). При этом в каллусах повышается содержание РНК, активность ауксиноксидазы и, следовательно, изменяется баланс нуклеиново-ауксиновых соединений в пользу первых. Переход заложенных зачатков к активному росту возможен только при резком смещении равновесия в сторону ауксинов, что достигается введением в среду либо антиметаболитов нуклеиновых кислот, либо собственно ауксинов.

Если речь идет об индивидуальном развитии, изменения соотношений веществ, участвующих в регуляции роста и дифференцировки, должны происходить в меристеме. Учитывая это, мы сопоставили показатели соотношения ряда метаболитов в конусах нарастания с наступлением этапов органогенеза. Оказалось, что существенное увеличение соотношений нуклеиновые кислоты (НК)/ауксин, белок/ауксин, белок/НК, C/N совпадает с началом перехода к формированию новых структур и резким увеличением скорости роста (рис. 7). Более того, скорость роста

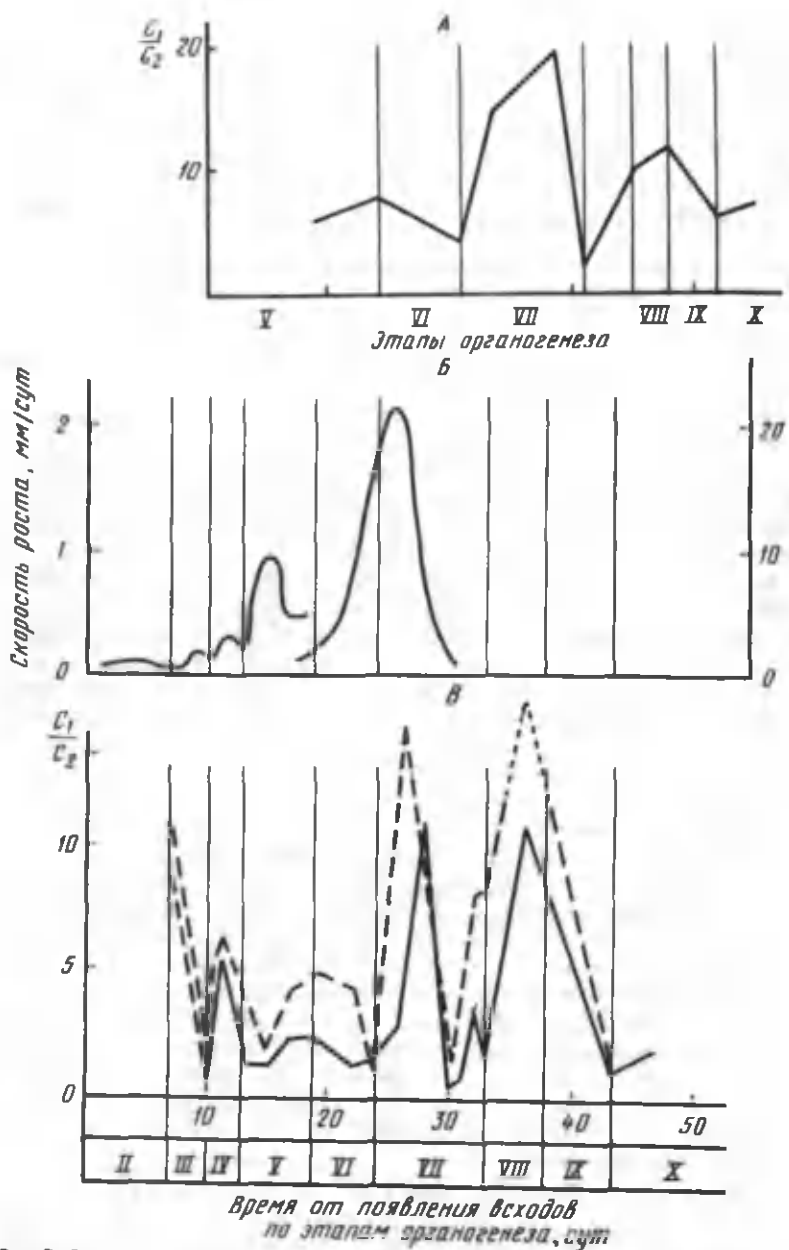


Рис. 7. Скорость роста конусов нарастания правого ячменя сорта Мари (Б) и количественное соотношение нуклеиновых кислот (А, В; сплошные линии) и белков (В; прерывистая линия) с момента появления всходов.

1986 ГС Удмурт  
43386

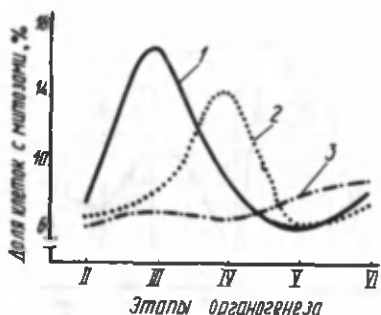


Рис. 8. Суточный периодизм митозов у яровой пшеницы по этапам органогенеза:

1, 2, 3 — соответствующие показатели на 10, 14 и 18 часов.

конусов в длину коррелирует с увеличением числа митозов (рис. 8). Разумеется, указанные соотношения складываются на фоне обеспечения питательными веществами и благоприятных условий роста и развития.

Обобщая разнообразный экспериментальный материал относительно сходства и различий обменных процессов при переходе от вегетативного к генеративному развитию в результате фотопериодической индукции, М. Х. Чайлахян пришел к выводу о наличии четырех сопряженных систем метаболических факторов, участвующих в фотопериодических реакциях, — трех, определяющих их подготовительные, и четвертой (гормональной), регулирующей завершающий этап. Имеется в виду соотношение углеводов и азотистых соединений; соотношение активности металлсодержащих оксидаз (фенолаза, цитохромоксидаза, пероксидаза, аскорбиноксидаза) и оксидаз остаточного дыхания (желтый флавиновый фермент и др.); соотношение ауксинов и продуктов обмена нуклеиновых кислот, соотношение гиббереллинов и антезинов.

Приведенные графики (рис. 7) свидетельствуют о том, что, по крайней мере, отношениями C/N, НК/ауксины, а также белок/НК могут характеризоваться все случаи перехода к новому этапу органогенеза, то есть дифференцировки. Показано, что каждый раз, когда начинается дифференцировка, изменяется ряд физико-химических и биохимических характеристик клеток. Например, изоэлектрическая точка (ИЭТ) ядра возрастает, а цитоплазмы — снижается (Чельцова, 1980). По существу отмечается изменение соотношения показателей ИЭТ ядра и цитоплазмы. Происходит увеличение содержания нуклеиновых кислот и белка, возрастает проницаемость мембран, изменяется характер окрашивания прижизненными красителями, сосущая сила и митотическая активность. Нередко количественные значения изменений при переходе на разные этапы органогенеза одинаковы, то есть изменения, о которых идет речь, носят неспецифический характер.

Таким образом, пульсирующий рост и переход к дифференцировке связаны не только с увеличением содержания отдельных метаболитов, но и с их соотношением. Естественно, что синтез и накопление того или иного продукта происходят в значительной степени автономно, поэтому введение одного компонента, количество которого в данный момент

ниже требуемого для формирования регуляторного сигнала, может оказаться достаточным для инициации очередной фазы развития, но признание этого вещества регулятором ошибочно.

В отношении фитогормонов однозначно показано, что эффективность каждого из них зависит от действия других. Имеются данные, что изменение содержания ауксина в одном органе влечет за собой накопления этилена и абсцизовой кислоты в других частях растения. Важным является то, что торможение роста одних органов — необходимое условие нормального функционирования других (Чкаников, 1979). Повидимому, набор гормонов во всех случаях может быть одинаковым, и жизнедеятельность клетки, ткани и организма регулируется не столько сменой действующих факторов, сколько изменением их количественного соотношения (Кулаева, 1979).

Очевидно, в простейшем случае эффект взаимодействия двух комплементарных регуляторов, взятых в разных концентрациях, будет описываться поверхностью отклика. Если все прочие условия роста выполняются, система компетентна, то есть способна воспринять регуляторный импульс, и только один фактор является лимитирующим, то такой функцией могут быть описаны все случаи синергизма от сверхаддитивности до антагонизма и системная реакция на действие лимитирующих факторов вообще.

#### ДЕТЕРМИНАЦИЯ И ПРОЦЕССЫ РАЗВИТИЯ

Эффект детерминации был установлен у животных и заключается в том, что отдельные участки эмбриональной ткани еще на стадии зародышевых листков имеют различные потенции: характер предшествующего морфогенеза и взаимодействия между различными частями зародыша предопределяет способность к дальнейшему формированию совершенно определенных структур. По мере развития происходит постепенное ограничение потенций, и зародыш разделяется на все большее число зачатков с все более узкими возможностями для дальнейшей дифференцировки. Понятие "детерминация", таким образом, включает представление о локализации накапливающихся изменений в определенных участках эмбриональной ткани и о необратимости произошедших с этими участками изменений по крайней мере для тех случаев, когда речь идет о развивающейся системе, каковой является зародыш. Детерминацию развития по месту расположения можно рассматривать как один из уровней детерминации.

Переход от одной стадии развития организма к другой сопряжен с изменением синтеза ДНК и различных классов РНК, что рассматривается как дифференциальное проявление активности генов в ходе онтогенеза. Показано, в частности, что стимуляция или подавление функциональной активности тех или иных участков генома происходит поэтапно и приводит к количественным и качественным изменениям пула белков в процессе развития не только целого эмбриона, но и отдельных его частей. Таковы молекулярно-биологические механизмы дифферен-

цировки, составляющие основу остальных — биохимических, физиологических, морфологических — изменений (Нейфах, Тимофеева, 1977).

Вопрос о том, каким образом осуществляется репрессия и дерепрессия участков генома у высших организмов, остается пока открытым. Гипотеза Жакоба и Моно о генах-регуляторах и репрессировании оперона с участием субстрата хорошо объясняет эти события у прокариот. Однако для эукариот подобный механизм специфической индукции со стороны субстрата описан лишь для нескольких ферментов. Известны также случаи, когда группа ферментов регулируется совместно, образуя генетически функциональную единицу. Наконец, существенные коррективы вносит тот факт, что у эукариот транскрипция и трансляция пространственно разделены. Анализируя различные варианты возможной регуляции, пришли к заключению, что с учетом современных представлений о регуляции генной активности у высших организмов геном можно условно разделить на две системы — локусы, детерминирующие процессы, необходимые только для данной клетки, и гены, контролирующие многоклеточную дифференцированную систему в целом. Исходя из этого, у высших организмов можно предположить существование регуляторных процессов трех типов: 1) контролирующих стабильность основной жизнедеятельности клетки в изменяющихся условиях (индукция и ингибирование конечными продуктами аналогично прокариотам); 2) обеспечивающих постоянство дифференцировки по типу длительной репрессии или активации определенных групп генов; 3) определяющих последовательную реализацию запрограммированных и морфогенетических специализаций и дифференцировок при действии различных эндогенных индукторов. Конечно, каждый тип регуляции имеет свой молекулярный механизм (Константинов, 1978). Сейчас становится все более очевидно, что при морфогенезе важны межклеточные (тканевые) взаимодействия. В частности, в пользу этого свидетельствует тот факт, что у клеток, имевших до этого одинаковую структуру, характер дальнейшей дифференцировки зависит от местоположения и скорости деления.

#### **КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ РЕАЛИЗАЦИИ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

Перейдем к рассмотрению конкретных примеров роста и развития растений с учетом обсуждавшихся выше механизмов этих процессов и их регуляции, допустимых внешних воздействий, а также попытаемся с этих позиций выявить и охарактеризовать критические периоды онтогенеза.

Мы сопоставили результаты различных гистохимических реакций с морфологическими изменениями в конусах нарастания у злаков. Содержание сахаров, масел, аскорбиновой кислоты не коррелировало с морфогенетическими процессами. В то же время отмечались четкие изменения содержания гетероауксина, основных белков и нуклеиновых кислот, сопряженные с характером морфогенеза, причем кривые, описы-

вающие содержание гетероауксина, оказались дополнительными к кривым для белков и нуклеиновых кислот. Оценка соотношения нуклеиновых кислот и белков с гетероауксином показала, что каждое качественно новое морфогенетическое преобразование в конусе нарастания сопровождалось резким увеличением этого показателя.

Предполагается, что периоды изменения соотношений гетероауксина, белков и нуклеиновых кислот являются также критическими периодами реализации морфогенетической информации (Бутенко, 1964; Feltenberg, 1982). В настоящее время у злаков выделено пять таких периодов: 1) начало органогенеза у зародыша; 2) прорастание семян (начало формирования стеблевых органов); 3) переход конуса нарастания от формирования вегетативных органов к формированию соцветий; 4) начало формирования элементов цветка; 5) начало спорогенеза. Такое разделение проведено путем анализа упомянутых биохимических показателей, потребности в элементах минерального питания, воде и свете, а также радиочувствительности соответствующих процессов. Эти данные приведены на рисунке 8, и на их основании можно судить о наличии критических периодов в онтогенезе растений.

Наиболее полно изучены процессы онтогенеза после прорастания семян. В этот период соотношения белки/гетероауксин и нуклеиновые кислоты/гетероауксин (соответственно Б/Га и НК/Га) резко возрастают, отмечаются повышенная радио- и хемочувствительность (Батыгин, Савин, 1966; Зезюлинский, Гольдшмидт, 1974), увеличивается вероятность гибели гибридных семян в результате несбалансированности обменных процессов. Интересно также то, что удаление эндосперма перед прорастанием не только приводит к росту числа морфозов, но и является причиной усиленной генетической изменчивости. При наступлении II этапа органогенеза и переходе на аутоτροφное питание содержание гетероауксина снижается до количеств, не регистрируемых в опытах, а вредоносность радиации и гербицидов в тех же дозах, что и на предыдущем этапе, становится ниже. При переходе от формирования вегетативных органов к заложению соцветия (III этап органогенеза), когда конус нарастания начинает вытягиваться, отношения Б/Га и НК/Га при ничтожно малом содержании гетероауксина достигают значений 60—68. После заложения оси соцветия происходит быстрое формирование лопастей соцветия (IV этап); перед началом этого этапа наблюдается увеличение отношений Б/Га и НК/Га. В это же время имеет место четко выраженное повышение радио- и хемочувствительности, а также чувствительности к дефициту азота и фосфора (Демиденко, Попов, 1937; Заиграев, 1967). Установлено, что удаляя из питательной среды эти элементы, необходимые для построения белков и нуклеиновых кислот, можно частично или полностью исключить возможность получения семян.

Обращает внимание наличие двух четко выраженных пиков отношения белок/нуклеиновые кислоты: один, наибольший, приходится на момент быстрого вытягивания оси соцветия, второй — на заложение лопастей соцветия. В другие периоды соотношение в пользу белков столь резко не изменяется. Как полагают, отмеченное изменение соотношения

Фазы онтогенеза											
Этапы органогенеза											

Соотношение основных делов и ветвораукулина		+++		+++ +++
Соотношение нуклеиновых кислот и ветвораукулина		+++		+++ +++ ++
Потребность в азоте				+++ +++ ++
Потребность в фосфоре		++		+++ ++ ++
Потребность в боре (нуклеиновый обмен)				+++
Потребность в воде (критический период)				++ +++
Потребность в интенсивном освещении				+++
Роль эндосперма (сбалансированные питательные вещества)		+++		
Степень радиочувствительности	+++		+++	+++ ++ +++
Гибель при отдаленной гибридизации	+++		+++	
Степень хемочувствительности		+++		+++ +++

Рис. 9. Критические периоды в реализации морфогенетической информации по этапам органогенеза и фазам онтогенеза растений яровой пшеницы сорта Диамант. Знаком "+" отмечены этапы, соответствующие максимумам анализируемых биохимических и физиологических показателей.

связано с дифференцировкой клеток. Можно допустить, что такие изменения в конусе нарастания свидетельствуют о синхронном вступлении клеток в процесс дифференцировки. Это согласуется с фактом одновременного повышения митотической активности (рис. 9). По-видимому, III и IV этапы органогенеза следует рассматривать как два подэтапа одного этапа.

Перед заложением элементов цветка (V этап) отношения Б/Га и НК/Га опять возрастают. Процесс формирования цветков радиочувствителен — возможны разнообразные морфозы. Начиная с заложения археспория, проходит VI этап органогенеза, во время которого протекает и мейоз. Этот этап весьма чувствителен к ряду факторов, в частности к недостатку воды (Сказкин, 1938; Заблуда, 1938), а также бора, дефицит которого влечет за собой нарушение нуклеинового обмена (Батыгина, Троицкая, Алимова, 1966). Снижение освещенности приводит

к появлению наследуемых изменений (Новиков, Филиппов, 1950), а облучение — к нарушению мейоза (Yamagawa, Sparrow, 1966) и резкому возрастанию стерильности (Питиримова, 1970).

Сложнее обстоит дело с изучением критических периодов формирования зародыша. Защищенность эмбриогенеза со стороны материнского организма затрудняет выявление периодов изменения реакции на воздействие внешней среды. Однако с помощью рентгеновского облучения установлено, что в конце бластомеризации — начале заложения органов зародыша происходит переключение генной активности, после чего в несколько раз возрастает радиочувствительность, определяемая по числу полулетаей (Campbell, 1966), в случае отдаленной гибридизации отмечаются всевозможные отклонения в органогенезе, вплоть до гибели (Батыгина, 1974). Прошедшие этот этап развития семени можно сеять, получая нормальные растения, хотя зародыш еще полностью не сформирован (Модилавский, 1953). По аналогии с другими критическими периодами можно допустить, что и в этот возрастают отношения Б/Га и НК/Га, но прямые наблюдения с помощью гистохимических методов невозможны, поскольку на фиксированных препаратах гетероауксин не выявляется.

Кроме перечисленных параметров было также проанализировано соотношение С/Н, привлекавшее внимание исследователей еще в 20—30-е годы. Отбирая пробы через малые промежутки времени, можно построить кривую, дающую представление о сопоставимости этого показателя с процессами дифференцировки (рис. 10). Каждому переходу

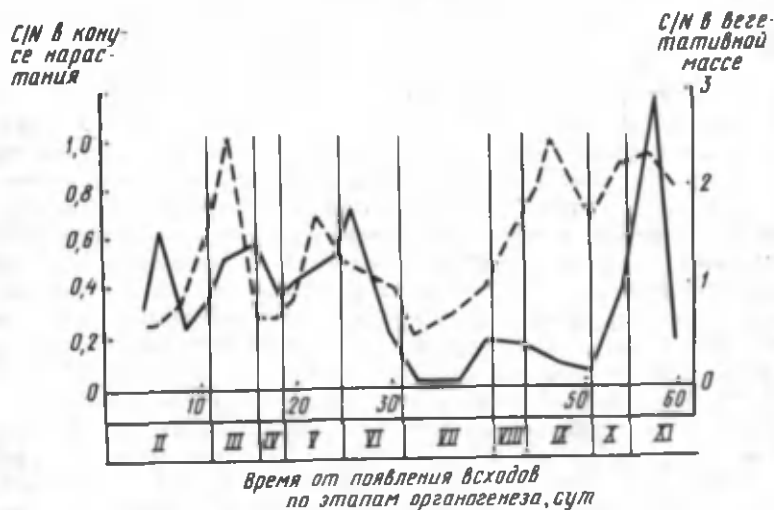


Рис. 10. Изменение соотношения С/Н в онтогенезе ярового ячменя в конусе нарастания (сплошная) и в вегетативной массе (прерывистая линия).



на новый этап органогенеза соответствуют пики отношения C/N, хотя они неодинаковы по величине. Этот факт указывает на разную биологическую значимость этапов органогенеза и разницу в механизмах, регулирующих формообразовательные процессы. Вероятно, во-первых, для ряда этапов морфогенеза, отличающихся своей повышенной биологической значимостью, необходимо сочетание пиков по нескольким соотношениям, во-вторых, для реализации морфогенетических потенций на очередном этапе органогенеза важно абсолютное содержание одного или нескольких веществ, образующих соответствующие соотношения.

Например, если величина C/N уменьшается, то есть при повышении обеспеченности азотом, растение на перейдет к формированию соцветия и будет накапливаться вегетативная масса; при недостатке этого элемента осуществится переход к формированию генеративных органов. Более того, абсолютное содержание углеводов и азотистых соединений в вегетативной массе будет определять размер формирующихся органов. Важную роль играет также абсолютное содержание нуклеиновых кислот и регуляторов роста: при быстром накоплении первых рост более интенсивен. Таким образом, при относительной автономности функционирования меристем и вегетативных органов в пределах этапа органогенеза существует и их взаимосвязь, которая проявляется в обеспечении меристем продуктами метаболизма со стороны вегетативных органов, а также в перераспределении и дальнейшем преобразовании ассимилятов вследствие дифференцировки (репрессия—дерепрессия кода в клетках по местоположению, то есть на тканевом уровне, формирование обратных связей, вторичный синтез).

#### МОДЕЛИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

М. Х. Чайлахян (1975), исходя из положения, что целостность организма находит свое выражение во взаимодействии органов, обеспечивающих переход от вегетативного роста к генеративному развитию, описывает листовую, корневую и стеблевую модели цветения растений (последнюю — в трех вариантах: апикальную, почковую и каллусную). Все они призваны выявить роль каждого органа и вскрыть интимные механизмы перехода от формирования вегетативных органов к заложению генеративных. В частности, такие модели помогают обнаружить зоны синтеза гормонов и других метаболитов, подтвердить факт градиента детерминации и компетентности, а также проанализировать события в апексе под влиянием экзогенной индукции.

Отражая уровень теоретических разработок и методических возможностей в период, когда эти модели были предложены, они позволяли установить поведение частей системы и на этом основании судить о поведении системы в целом. По мнению самого автора этих моделей, они только морфогенетические каркасы целостного организма и подлежат дальнейшему физиологическому исследованию с помощью биохимических, биофизических и структурных методов.



Рис. 11. Схема преобразования информации в ходе индивидуального развития:

А — регулирующий аппарат клетки; Б — регуляторный аппарат формообразовательной системы; В — регуляторный аппарат организма (по Шмальгаузену, 1968).

По-видимому, возможности этих моделей ограничиваются еще и тем, что в пределах системы (растения) число степеней свободы будет иным, чем в отдельных органах или тканях, поскольку изменяются сами функциональные связи. В то же время в естественных условиях количество вариантов взаимодействия больше (поливариантность развития), и набор внешних факторов часто не соответствует задаваемому в эксперименте.

И. И. Шмальгаузен предложил решать вопросы индивидуального

развития с позиций кибернетики. Рассматривая контроль и регуляцию в связи с эволюцией, он проанализировал преобразование информации в индивидуальном развитии. Преобразование информации строится на биохимической основе. Наследственная информация реализуется через обмен веществ в виде развивающейся особи — фенотипа. Фенотип — выражение генотипа и вместе с тем активный руководитель обмена веществ между организмом и внешней средой (Шмальгаузен, 1968) (рис. 11). Следует подчеркнуть, что фенотип — это не только совокупность морфологических признаков, но и продукты обмена веществ. Не останавливаясь на разборе всех теоретических построений И. И. Шмальгаузена, отметим, что определение прямых и обратных связей, установление их материальной природы дает возможность по-новому понять индивидуальное развитие высших растений.

В настоящее время полученных данных достаточно для построения модели индивидуального развития. В основу предлагаемой нами блок-схемы индивидуального развития положены следующие концепции: развитие рассматривается как свойство, как одна из результативных сторон роста, а весь онтогенез, разбитый на ряд этапов, — как целевое функционирование на базе роста меристематических клеток, развивающихся до некоторой критической массы, при которой, во-первых, формируются иницирующие участки для последующего этапа и, во-вторых, через дальнейшую специализацию осуществляется морфогенез. Обе концепции не противоречивы: вторая вытекает из первой и является ее обобщением — этапной конкретизацией. Для удобства допускается также, что питание меристем оптимально, то есть растения находится в условиях, соответствующих генотипу (фотосинтез, минеральное питание, водобеспеченность, длина дня, температура и т. п. в норме).

При построении блок-схемы приняты некоторые допущения и введены рабочие определения. Под ростом подразумевается увеличение количества и массы структурных элементов для каждого уровня организации и, в частности, меристемы, под функционированием — синтез, накопление или расходование продуктов метаболизма в меристемах. Развитие — ответ системы на нарушение функционального равновесия между числом структур (критическая масса) и продуктами их метаболизма. Дифференцировка — внешнее проявление развития, в основе которого лежит изменение соотношений морфогенетических и метаболических процессов. Определением "критическая масса" описывается некоторое число структур, достаточное для накопления продуктов метаболизма в количествах, превышающих в несколько раз таковые в начале этапа развития. Соотношение веществ рассматривается как некая стабильная величина для данного состояния ткани. В изменении процессов метаболизма в ходе клеточных превращений важная роль отводится периодичности репрессии — дерепрессии генетического кода. Наконец, следует учитывать, что онтогенез цветковых растений включает гапло- ( $n$ ) и диплофазу ( $2n$ ) и совпадает с циклом развития.

Первый этап индивидуального развития растения начинается с функционирования двух инициалей — полярных ядер и зиготы, являющихся

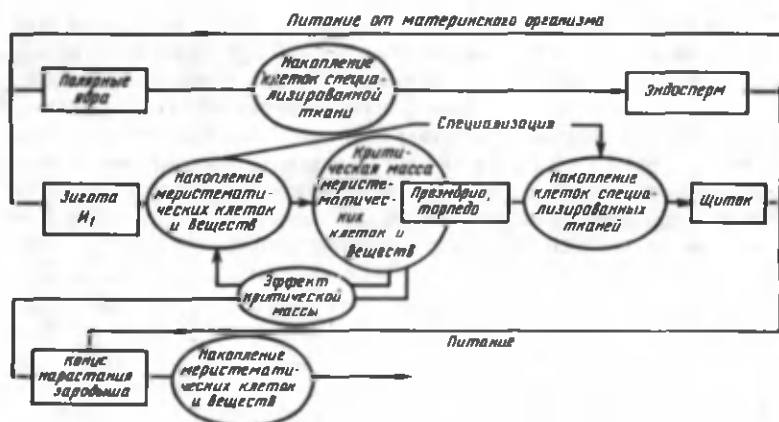


Рис. 12. Блок-схема роста и развития на I и II этапах онтогенеза растений.

продуктом двойного оплодотворения (рис. 12). Их питание осуществляется материнским организмом (эффект массы материнского организма). То, что в данном случае понимается под массой материнского организма, очевидно, будет меняться в онтогенезе. Некоторое представление могут дать эксперименты *in vitro*: например, кусочек ткани ("нянька") при индуцировании морфогенеза (Бутенко, 1964), плацента в опытах по культивированию зародышей (Понтович, 1978). Очевидно, при прорастании и соответствующем морфогенезе эффект массы будет определяться объемом и качеством запасных веществ, а при переходе к аутотрофному питанию — массой вегетативных органов. Рост и деление оплодотворенных полярных ядер приводит к образованию эндосперма, который, питаясь от материнского организма, находится в режиме ожидания до образования инициали второго этапа, когда питательные вещества эндосперма начнут использоваться при прорастании семени.

Преобразования, протекающие на основе зиготы, более сложны. Используя питательные вещества из полости зародышевого мешка, полученные от материнского организма и вследствие лизиса дополнительных пыльцевых трубок, в соответствующих условиях внешней среды зигота начинает делиться. Деление и рост образовавшихся клеток выделяются в функциональный блок модели онтогенеза. Одновременная дифференцировка клеток по местоположению приводит к образованию проэмбрио, он растет, и накапливаются меристематизированные клетки. Функционирование же их в процессе накопления (то есть роста) создает предпосылки, во-первых, для формирования отрицательной обратной связи, ингибирующей процессы метаболизма таких клеток; во-вторых, для перехода на новую ступень развития; в-третьих, для формирования на основе первых двух процессов положительной обратной связи, которая "включает" очередную инициаль (триггерный механизм) и является сигналом для специализации накопившейся до этого массы меристематических клеток.

Таким образом, рост зомбрио продолжается до накопления критической массы (КМ) меристематических клеток. КМ меристематических клеток и продуктов их жизнедеятельности через отрицательную обратную связь подавляет накопление массы меристематических клеток, в результате чего формируется положительная обратная связь, служащая сигналом начала специализации всех клеток, за исключением составляющих инициаль второго этапа. Одновременно образуется вторая положительная обратная связь, активирующая инициаль второго этапа — инициальную клетку зародышевого конуса нарастания.

Функционирование специализированной ткани создает условия для ее дифференцировки, в результате чего на первом этапе развития формируется щиток, который в дальнейшем (в период прорастания семени) принимает участие в питании инициали II и образующихся из нее тканей и органов.

Важно подчеркнуть, что на первом этапе развития формируются два типа меристематизированной ткани: сохраняющая признаки меристемы и приступающая к специализации, которая, превращаясь в орган, обеспечивает ткань первого типа питательными веществами. Нет необходимости анализировать все пути специализации клеток, включающие удвоение структур и определенное число последовательных делений клетки. Это достаточно хорошо описано как для сформированных апексов (Иванов, 1975), так и для процессов эмбриогенеза (Ивановская, 1983).

То, что заложение точки роста зародыша является переломным этапом в индивидуальном развитии, кроме прямых экспериментальных параметров (кривая роста, морфоанатомические показатели и т. п.), подтверждают косвенные, характеризующие появление новых функциональных особенностей. В этот период, например, семена злаков приобретают способность прорастать (ячменя — на 7-8, пшеницы — на 8-е сутки после опыления). По данным Я. М. Модилевского (1953), всхожесть таких семян может достигать 60%. Другим косвенным показателем является то, что при отдаленной гибридизации именно в этот период возможна гибель зародыша, развитие которого прекращается.

Последовательность событий на начальных этапах эмбриогенеза может быть проиллюстрирована схемой, построенной на основании опытов *in vitro* (рис. 13). Обращает на себя внимание регуляторная роль эндосперма в период, предшествующий началу дифференцировки, когда закладывается инициаль второго этапа. Столь подробная внутризатлпная детерминация, выявленная в морфофизиологических исследованиях (Понтович, 1978), подтверждается в опытах по индуцированному мутагенезу в разные периоды формирования зародышей (Усманов, Мюллер, 1970; Mericle, Mericle, 1962). Она не противоречит предлагаемой модели и свидетельствует о периодичности в формировании компетентности меристемы по мере роста. Подобное явление на более поздних этапах, наблюдаемое в экспериментах, привело к выводу, что для дифференцировки характерно наличие подготовительных фаз и фаз реализации генетического потенциала.

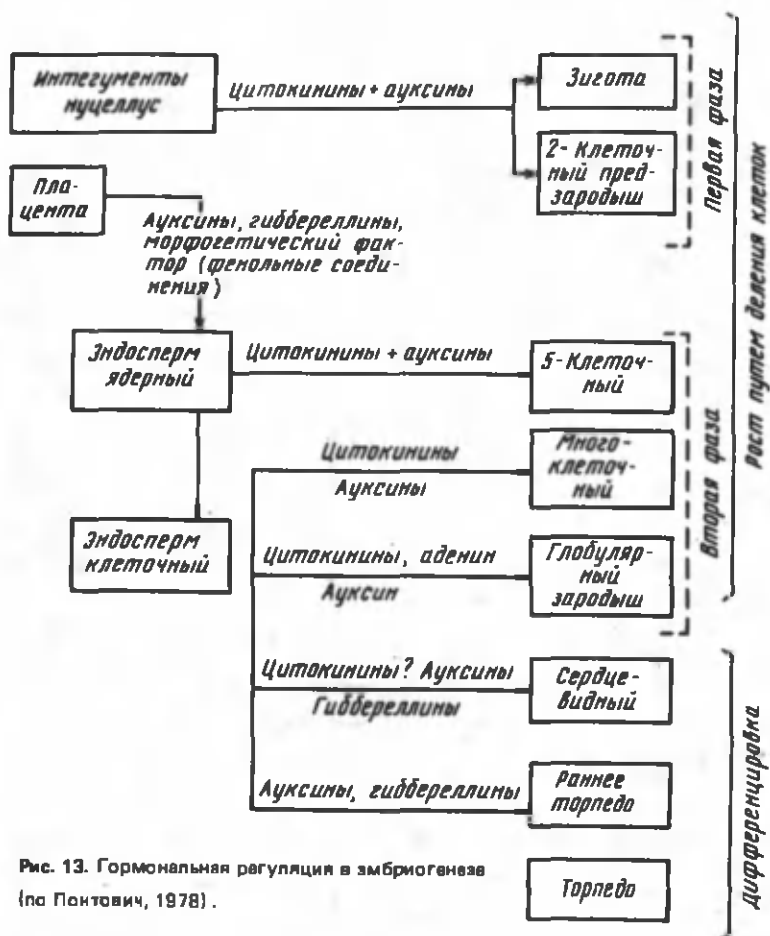
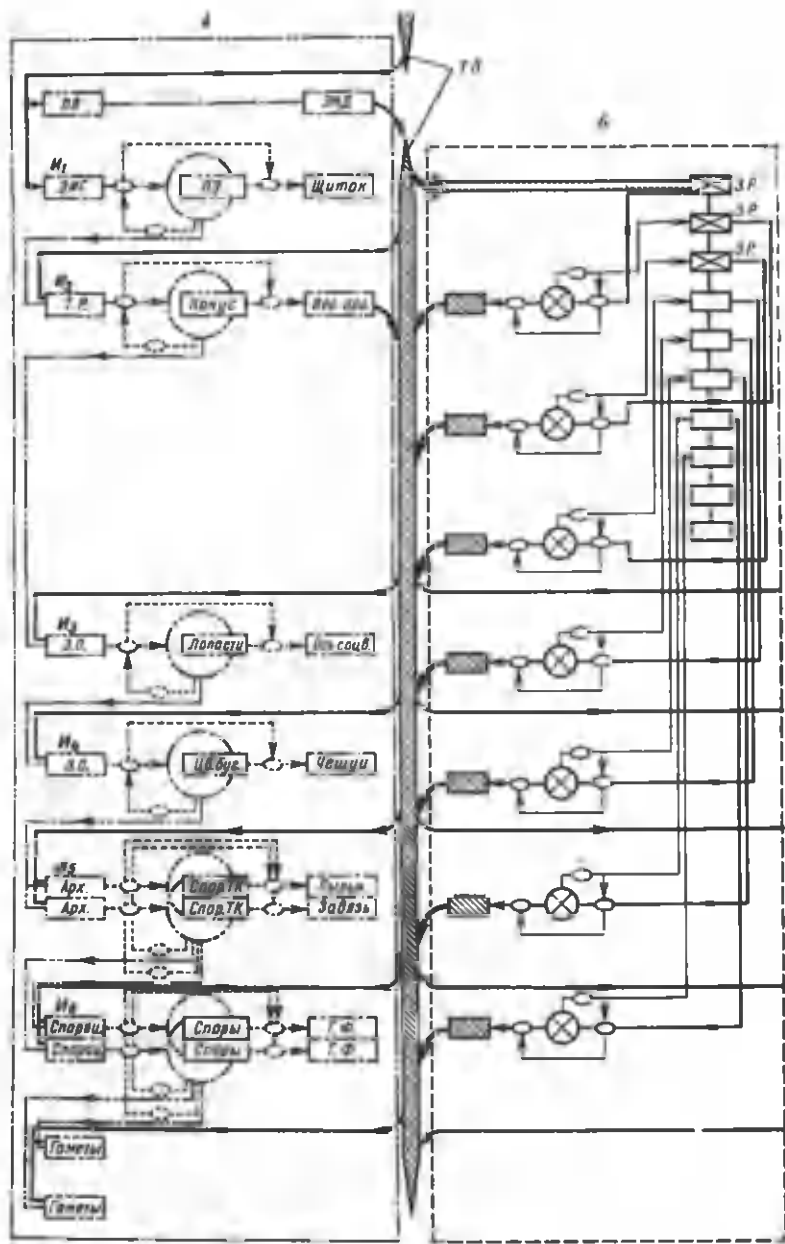


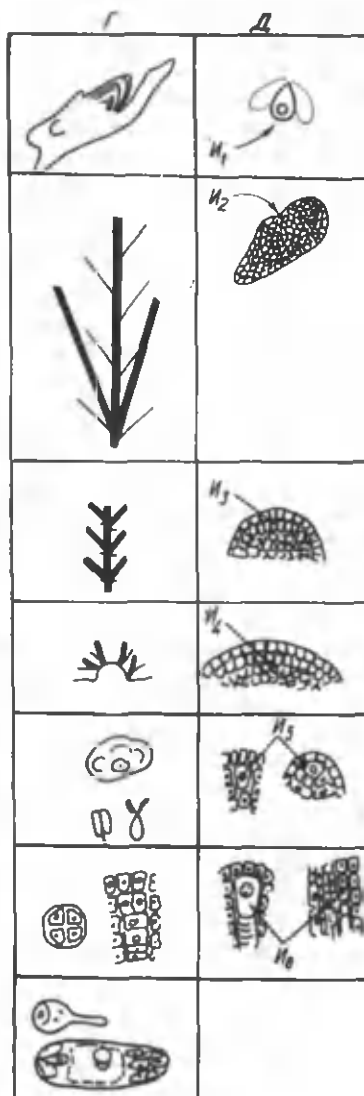
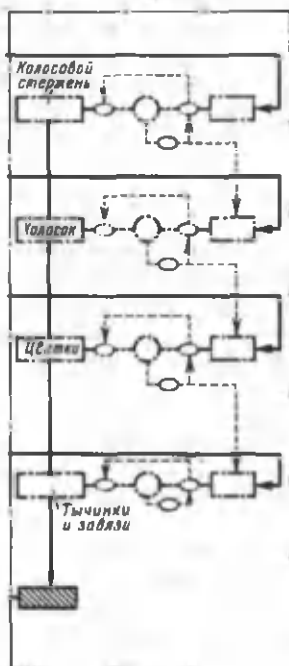
Рис. 13. Гормональная регуляция в эмбриогенезе (по Пантович, 1978).

Как уже отмечалось, с активации инициали второго этапа и образования зародышевой точки роста начинается очередная стадия онтогенеза: формируется конус нарастания (рис. 14). У злаков из трибы ячmeneвых конус нарастания имеет вид полушария; на продольных срезах видно, что он состоит из дерматогена, плеромы и периблемы (Ростовцева, 1963). У основания конуса в результате изменения направления деления клеток в плероме образуются примордии — валики, превращающиеся в листья. У ячменя или пшеницы в зародыше к концу формирования зерновки имеется почечка с тремя листьями. В таком состоянии (вместе со всей зерновкой) конус нарастания переживает период покоя. После прорастания на конусе продолжают закладываться листья, а также элементы стебля — узлы будущей соломины. В пазухах листьев закладываются пазушные конусы нарастания; из них в дальнейшем



**Рис. 14.** Совмещенная блок-схема развития (А), роста листьев (Б) и формирования колоса (В) у ярового ячменя; Г — типы морфологических структур, образующихся в результате специализации; Д — типичные последовательных инициалей.

Принятые сокращения: зиг. — зигота, пя — полярные ядра, энд. — эндосперм, пз — проэмбрио, тр — точка роста зародыша, вег. орг. — вегетативные органы, конус — конус нарастания, з. о. — зона ожидания, лопасти — колосковые лопасти, ось соц. — ось соцветия, цв. буг. — цветочные бугорки, арх. — археспорий, спор. тк. — спорогенная ткань, спороц. — спороциты, г. ф. — гаметофит, тп — трофический пул, з. р. — зародышевые листья.





формируются боковые побеги. При наличии благоприятных условий может заложиться до 11 листьев, из которых, однако, полностью сформируются 6—7 (Куперман, 1977). Верхняя часть конуса состоит из меристематических клеток, в нижней же части происходит дифференциация — образуются элементы стебля. Рост конуса в длину пульсирующий: при заложении очередного листового валика скорость роста падает. Следует отметить, что в этот период ауксин не выявляется с помощью применяемых методов — его обнаруживают только к концу этапа. Тогда же резко возрастают показатели соотношений С/Н, белок/НК, НК/Га, белок/Га, закладка листьев прекращается, останавливается дальнейший рост конуса в длину и активизируется инициаль третьего этапа развития, формирующая зону покоя (Ростовцева, 1963; Нугаред, 1976; Чельцова, 1980).

Смена второго этапа третьим характеризуется переходом от формирования вегетативных органов к заложению генеративных. Как и на предшествующем этапе развития, из одной меристематизированной ткани — потомка инициали II — образуется два типа ткани — меристематическая (инициаль III) и формирующая вегетативные органы — листья, стебель, боковые побеги.

После начала функционирования инициали III возрастает скорость клеточного деления (рис. 14) и в течение 7—8 сут формируются ось соцветия и оси второго порядка (лопасти соцветия по Куперман). Создается впечатление, что клетки инициали III в результате быстрого деления входят в состав колосковых лопастей. Это важно отметить, так как там закладываются инициали четвертого этапа развития, дающие начало осям третьего порядка — цветочным бугоркам (рис. 14).

Вопрос о преобразовании меристемы верхушечного апекса подробно анализируется Э. Л. Миляевой (1975). Мы отметим только, что при переходе к формированию соцветий отмечаются гистохимические изменения в клетках и, как следствие, повышение митотической активности в центральной зоне апекса, куда входит "зона ожидания" (Чайлахян, 1975). Решающую роль приобретают изменения нуклеиново-белкового метаболизма в тканях, в особенности повышение скорости репликации ДНК, увеличение содержания ядрышковой и цитоплазматической РНК, общего белка (Гуксян, Миляева, 1983).

Превращения инициали IV с участием описанной выше системы прямых и обратных связей дают начало элементам цветка: цветочным чешуям, тычиночным и пестичным бугоркам. В бугорках активируются инициали V — клетки археспория. По данным В. А. Суркова (1961), тычиночные и пестичные бугорки являются осями четвертого порядка и закладываются так же, как оси третьего порядка. Клетка археспория многократно делится и образует различные слои ткани пыльника, в пестичном бугорке образуются интегументы и проводящая система. Археспориальная клетка пестичного бугорка после ряда делений дает начало макроспоре. В микроспоре, как известно, после деления образуются два ядра — вегетативное и генеративное, в макроспоре — полярные ядра и яйцеклетка, а также специализированные клетки — синергиды и анти-

поды. Для спорофита (диплофаза) цикл заканчивается формированием микро- и макроспор. Далее происходит развитие на уровне гаплофазы, завершающееся образованием гамет.

В основу моделей индивидуального развития, разработанных разными авторами, положены принципы, предполагающие неодинаковую степень детализации анализируемых процессов. Обсуждалась связь периодов онтогенеза, фенофаз, стадий развития и этапов органогенеза, сопряженность стадий и морфологических изменений. Было сделано анатомо-морфологическое обоснование границ этапов органогенеза (Кудрявцев, 1974); для деления онтогенеза на этапы, связанные с формированием определенных структур, привлекаются генетические представления (Образцов, 1981).

Предполагается, что основным принципом организменного уровня регуляции развития растений является наличие центров организации — доминирующих центров (Полевой, 1981), или очагов меристем, при этом онтогенез рассматривается как результат их взаимодействия (Porter, 1983). Именно процессы в апексах, по современным представлениям, служат причинами изменения темпов роста, чувствительности к ростовым веществам и дифференциации (Thornley, Cockshull, 1980; Trewavas, 1982).

При построении своей модели мы использовали те же подходы с той лишь разницей, что попытались учесть причины перехода к очередному этапу развития и органогенеза. Введение новых ограничений привело к изменению границ переломных моментов в онтогенезе, но, естественно, не нарушило порядок событий, описанных ранее другими исследователями. Так, для злаков, по нашему мнению, целесообразно объединить I и II, а также III и IV этапы органогенеза (по Ф. М. Куперман), началом онтогенеза считать IX этап, когда происходит образование зиготы и т. д. Естественно, периоды между активацией инициалей следует рассматривать как стадии развития, поскольку им свойственны определенные физиологические особенности и норма реакции. Учитывая адаптивный характер каждой стадии, а также поливариантность процессов на каждой из них, которая будет рассмотрена ниже, нет необходимости сохранять старые названия — стадия яровизации, световая стадия и т. п., которые исторически связаны с факторами, действия которых анализировали в ранних экспериментах. Как известно, это привело к ряду недоразумений. Вместе с тем необходимо еще раз подчеркнуть, что отдельные фазы онтогенеза связаны с определенным комплексом факторов среды, без которых не может быть реализована генетическая программа онтогенеза во всех ее адапционных вариантах.

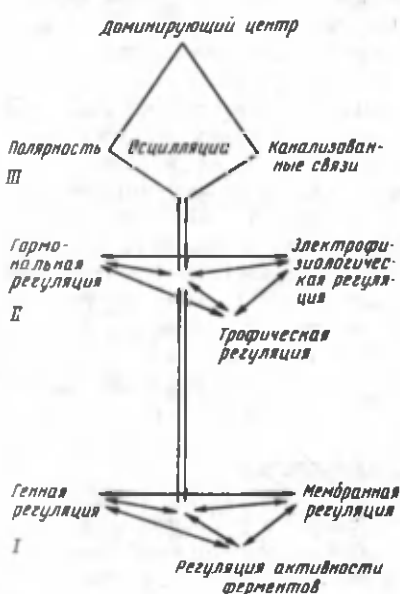
## СИСТЕМА РЕГУЛЯЦИИ РАЗВИТИЯ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Рост и дифференцировка растений настолько упорядочены, что позволяют говорить об онтогенезе, как целенаправленном процессе (Светлов, 1972), при этом обращается внимание на постоянство конечного результата развития (детерминация) по сравнению с многообразием путей, при помощи которых он достигается (пластичность).

Такая детерминация, как это отметил Г. М. Чайлд (1948), проявляется уже на самых ранних стадиях. Например, полярность яйцеклеток у водоросли *Fucus* определяется односторонней освещенностью: плоскость первого деления проходит перпендикулярно падающему свету, и из менее освещенного конца образуется ризоид. Аналогичную поляризацию в системе может вызвать акт прикрепления яйцеклетки к субстрату. У высших растений плоскость первого деления перпендикулярна градиенту распределения белков и осмотически активных веществ. В результате такого деления формируются апикальная и базальная клетки проэмбрио. Из апикальной клетки в дальнейшем образуется щиток, а из базальной — все остальные структуры зародыша. В результате двухчетырех ориентированных делений базальной клетки в проэмбрио закладываются зоны последующего формирования стеблевого и корневого апексов.

Таким образом, наличие физиологического градиента еще в зиготе детерминирует положение отдельных доминирующих очагов в системе, и весь дальнейший морфогенез будет обеспечиваться взаимодействием этих центров, приобретающих характер управляющих подсистем. Естественно, возникает вопрос: как по мере роста и усложнения структур осуществляется регуляция на уровне организма, обуславливающая постоянство конечного результата?

В этом отношении представляет интерес схема регуляции, разработанная В. В. Полевым с позиций системного подхода (1981). Автор в соответствии с иерархичностью строения организма выделяет три уровня взаимодействия: внутриклеточный, межклеточный, или тканевой,



и организменный (рис. 15). Внутриклеточный включает генную, мембранную регуляцию и регуляцию активности ферментов. Они тесно связаны и основаны на едином рецепторно-конформационном принципе. Межклеточные взаимодействия контролируются по крайней мере трофической, гормональной и электрофизиологической системами регуляции. Эти системы определяют функциональную активность ткани, а также воздействуют на клетки через внутриклеточные системы регуляции. Регуляция на организменном уровне осуществляется через центры орга-

Рис. 15. Общая схема систем регуляции у растений на внутриклеточном (I), межклеточном (II), организменном (III) уровнях (по Полевому, 1981).

низации, или доминирующие центры. В силу биполярного строения растения такими центрами являются апексы побега и корня. Это участки ткане- и органообразования, сенсорные и аттрагирующие зоны. Доминирующие центры контролируют формирование физиологических градиентов и каналы связи для передачи сигналов регуляции, что обеспечивает пространственную организацию этой системы.

Временная организация осуществляется через систему взаимосвязанных осцилляций. Предполагается, что осцилляции одного порядка входят как составная часть в осцилляции с большей амплитудой и т. д., образуя таким образом иерархию осцилляций в пределах системы. Отражением физиологических и морфогенетических осцилляций, имеющих место в апексе стебля, является правильная очередность заложения листьев, пазушных почек и междоузлий, то есть пластохрон.

По-видимому, элементарной единицей осцилляции является время удвоения массы и структур меристематической клетки при оптимальном притоке необходимых веществ и энергии. Не исключено также, что изначальная амплитуда осцилляций будущего организма задается резонансно амплитудой материнского организма. В этом плане и раздражение можно рассматривать как наложение амплитуд воспринимающей системы и внешнего раздражителя.

Разумеется, схема, разработанная В. В. Полевым, только в самых общих чертах отражает события, протекающие в организме. В то же время она ценна тем, что демонстрирует иерархичность регуляторных связей в системе, позволяет оценить значимость конкретных регуляций для каждого уровня и то, что функциональная роль каждого типа взаимодействия определяется самой системой через наличие доминирующих центров.

Введение в регуляторную систему осцилляций не только подчеркивает временной характер всех процессов, но, самое главное, отражает тот факт, что противоположные процессы с одинаковой напряженностью не могут идти одновременно. Формирование прямых и обратных связей в системе и создает тот колебательный контур, который "удерживает в рамках" всю совокупность разнообразных процессов.

## **СИСТЕМЫ НАДЕЖНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА**

Известный агроэколог Ацци (1932) отмечал, что формирование урожая в конечном счете является результатом устойчивости к изменяющимся внешним условиям в процессе вегетации. Выживаемость организмов, их способность сохранять продуктивность в экстремальных условиях, несомненно, зависят от надежности всех молекулярных, клеточных и тканевых систем. В последнее время биологи начали детальное исследование систем надежности. Оказалось, что в органическом мире элементы, обеспечивающие надежность, значительно разнообразнее, чем можно было предполагать. Так, большая часть физиологических и биохимических процессов в растительном организме на разных уровнях в конечном счете обеспечивает реализацию стратегии вида — его

сохранение, расширение ареала или удержание занимаемой им экологической ниши. В основе этой стратегии лежит выживаемость и плодовитость особей, у которых приспособляемость к определенным интервалам колебаний факторов среды обеспечивается физиологически.

Организм должен обладать известной надежностью в том смысле, что спонтанно возникающие или индуцированные экстремальными воздействиями повреждения могут быть ликвидированы или преобразованы таким образом, что они уже не ставят под угрозу выживаемость организма или его репродукцию (Гродзинский, 1977, 1983).

Формы проявления и функционирования систем надежности в онтогенезе можно наблюдать, помещая растения в отдельные периоды развития в экстремальные условия. Наблюдения показывают, что растения при каком-либо воздействии, выходящем за пределы физиологической нормы, стремятся восстановить нормальную уравновешенность процессов (гомеостаз).

Способность к восстановлению зависит от диапазона варьирования действующего фактора, при котором система не выводится за пределы нормы реакции; в конечном счете это проявляется в осуществлении процессов жизнедеятельности и обеспечении потомством в варьирующих условиях. Например, какой-либо сорт считают пластичным, если он занимает большие площади и дает устойчивые урожаи. Естественно считать, что такой сорт обладает высокой способностью к репарации.

Широта нормы реакции определяется порогами физиологических реакций, количеством дублирующих механизмов (резервов), гетерогенностью структур на всех уровнях системы, поливариантностью решения задачи в системе. Перечисленные категории имеют существенное значение лишь во взаимодействии, и в зависимости от ситуации ведущая роль от одной может переходить к другой.

Высотой порога физиологических реакций определяется чувствительность растений (или отдельного процесса) к действию каких-либо значений фактора: обычно принято говорить о чувствительности к понижению или повышению температуры, дефициту воды в почве, повышенной концентрации солей или кислотности и т. д. Разумеется, величина порогов изменяется в онтогенезе и является эволюционно закрепленной.

#### **РЕЗЕРВИРОВАНИЕ СТРУКТУР И МЕТАБОЛИТОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ. РАЗМНОЖЕНИЕ РЕЗЕРВОВ**

В понятие объема дублирующих механизмов в первую очередь обычно вкладывают генетический смысл. Например, повышение радиостойчивости при увеличении плоидности объясняют именно большим числом одних и тех же аллелей. По-видимому, к этой категории дублирования относятся все случаи метамерии — как физиологической, так и морфологической.

Разумеется, на разных уровнях организации растения (иерархичность системы) резервирование проявляется в различной форме и пред-

## 2. Резервирование структур и гетероганность по этому признаку в системах надежности высших растений

Уровень организации	Резервирование структур	Проявление гетероганности	Последствия повреждения по уровням организации
Клетка	Дубликация кодов, множественность органоидов, метаболические компартменты	Гетерозиготность аллелей, полярность клетки, распределения биопотенциалов	Повреждение, элиминация или повреждение отдельной клетки для ткани значения не имеет; отмирание меристемы происходит после гибели критической массы клеток
Меристемы	I—IX типы клеток	Зонельность функционирования клеток, неравномерность митотической активности	Репопуляция, способствующая восстановлению функций, возможность которой определяется местоположением
Специализированные ткани и органы	Метамерия, расширенные границы образования морфозов без потери функции	Соотношения скорости роста отдельных участков, тканей и органов	При выпадении метамера следующий за ним по возрасту может его заменить без ущерба для побега
Побеги	Метамерия в пределах побега, соцветия и цветков	Время и условия формирования разных побегов и элементов соцветий	Потеря побега компенсируется усиленным образованием побегов второго и последующих порядков
Организмы	Тип ветвления, количество разновозрастных побегов, наличие спящих почек	Относительная автономность, соотношение скорости роста отдельных побегов, замена апикального доминирования множеством побегов	Гибель отдельных организмов (до критического количества) не сказывается отрицательно на жизнеспособности популяции
Популяция	Целые организмы, количество соцветий и цветков, обилие пыльцы	Разнокачественность семян и организмов, составляющих популяцию	Изменение структуры популяции в направлении выживания (или отбора) определенных биотипов (генотипов), установление динамического равновесия

ставлено весьма широко. В таблицах 2 и 3 приведены примеры дублирующих механизмов структурного характера.

В пределах каждого уровня организации автономность составляющих элементов определяется степенью жесткости связей между ними — от достаточно жестких (в пределах меристемы) до слабых (отдельные организмы, семена, пыльца, то есть популяционный уровень). Вследствие этого обстоятельства, а также морфобиологического разнообразия дублирующих механизмов создаются системы с весьма высокой степенью надежности, обеспечивающие гомеостаз в онтогенезе расте-

### 3. Формы резервирования на разных уровнях организации растительного организма

Уровень организации	Тип резервов		
	структурные	метаболические	функциональные
Меристематические клетки	Множественность кодонов, множественность органоидов		Множественность компартов
Меристемы	Четыре типа клеток, в том числе "зона ожидания"		Реполуляция
Специализированные ткани	Множественность клеток, множественность тканей	Запас метаболитов, полимеризация, переход одних метаболитов в другие	Поливариантность решения задач, тотипотентность клеток и тканей
Вегетативные органы	Метамерия	То же	То же Возможность замены предыдущего органа последующим
Генеративные органы	Закладывается больше колосков и цветков, чем формируется Формируется пыльцы больше, чем необходимо Многоклеточность зародышевого мешка  антиподы нуцеллярная эмбриония вивипария  цанецит		Избирательность оплодотворения, тотипотентность Возможность замены яйцеклетки или формирования дополнительных зародышей  Возможность формирования потомства без оплодотворения "Нянька" с последующей мультипликацией
Побеги	Множественность	Перераспределение запаса метаболитов	Относительная автономность, возможность замены предыдущего побега последующим

ний. Действительно, растения подвергаются воздействию резких колебаний теплового режима, повреждению вредителями и болезнями, механическому повреждению и т. д., но сохраняют жизнеспособность и дают потомство со стабильными генетическими характеристиками.

Наряду со структурными резервами важное значение имеют резервы обменные (метаболические). Изучение динамики содержания ряда продуктов метаболизма в вегетативных органах и конусах нарастания позволило установить, что растение способно накапливать углеводы и аминокислоты и перемещать их в верхушечные апексы в момент пере-

хода от одного этапа органогенеза к другому (Батыгин и др., 1979, 1980). Представляют интерес данные по накоплению фракций белка в межэтапные периоды (Батыгин и др., 1976, Сурков и др., 1981). Такое накопление метаболитов становится понятным, если иметь в виду, что, как отмечалось выше, после изменения направления морфогенеза скорость роста резко возрастает, а это требует такого количества продуктов ("строительного материала"), для синтеза которого требуется время, поэтому резервирование соответствующих веществ является единственным вариантом решения задачи.

Перераспределение резервов привлекло внимание исследователей в связи с формированием зерна. Было установлено, что половина ассимилятов, несмотря на интенсивную работу верхних листьев и колосковых чешуй, поступает из ранее образовавшихся органов.

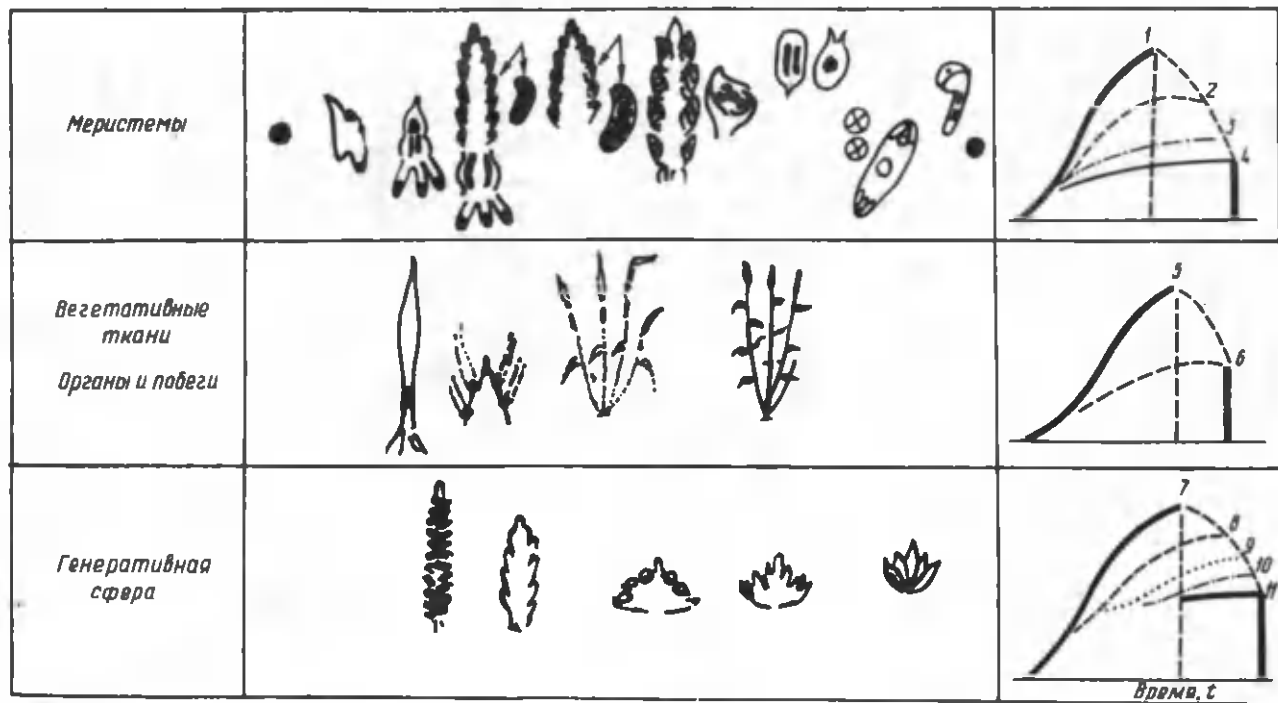
Общезвестны формы резервирования метаболитов путем полимеризации и отложения в вегетативных органах при последующем использовании на формирование генеративных органов. Этот путь широко представлен у многолетних растений.

Одной из важных особенностей растений следует признать размножение (мультипликацию) резервов, в основе которого лежит у высших растений непрерывность морфогенеза на протяжении всего онтогенеза. В процессе мультипликации структурных резервов всегда закладывает-ся больше зачатков будущих элементов, чем реализуется в дальнейшем. На рисунке 16 представлены пути размножения резервов на уровне меристем, вегетативных тканей и генеративной сферы. Наиболее активно этот процесс протекает в меристемах. Из зиготы путем размножения клеток образуется огромное количество очагов меристематических клеток, принимающих участие во всех формообразовательных процессах верхушечного апекса; к этому следует добавить меристемы стебля и корней. О масштабах явления можно судить по следующему примеру: если принять, что растение пшеницы формирует только один колос со 100 зернами, то одна зигота реально воспроизвела 100 зигот.

Растение формирует необычайно большое число меристематических клеток, которые в основном используются для построения вегетативных частей колоса или редуцируются в процессе морфогенеза. Следовательно, количество формируемых меристематических клеток на несколько порядков больше, чем необходимо непосредственно для образования 100 зигот.

При формировании вегетативных органов, в частности побегов, механизмы мультипликации не столь разнообразны, однако мы весьма часто встречаемся с тем, что общая кустистость бывает больше продуктивной, то есть наблюдается размножение резерва. В регулируемых условиях процесс побегообразования может быть интенсифицирован. Известны примеры, когда одно растение образовывало до 400 побегов. Уместно вспомнить, что недоразвитые побеги не являются только резервными: при определенных условиях они способны снабжать колосоносные побеги метаболитами и таким путем участвовать в образовании зачатков будущих органов (Муравьев, 1973). В любом случае важно то, что растение обладает способностью формировать довольно большое число





**Рис. 16.** Мультипликация резервов в онтогенезе на разных уровнях организации:

1–3 – соответственно меристема заложившихся колосовых лопастей, колосков, сформированных цветков; 4 – сформированные семена; 5, 6 – соответственно общая и продуктивная кустистость, 7–11 – соответственно число валяков, колосков, цветков, яйцеклеток, зерен.

зачатков будущих побегов, которые при благоприятных условиях могут превратиться в цветоносные побеги.

Более широко представлена мультипликация резервов при образовании соцветий и их элементов. Обычно при формировании колоса закладывается значительно больше колосковых валиков или цветочных бугорков по сравнению с количеством сформированных колосков, цветков и созревших зерен. Часть заложившихся зачатков перечисленных структур в процессе морфогенеза редуцируется, причем объем и скорость редукции являются сортовым показателем (Купарман, 1977).

#### ГЕТЕРОГЕННОСТЬ СТРУКТУР И ЕЕ ПРИЧИНЫ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ОРГАНИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Гетерогенность структур на всех уровнях организации — один из факторов в системе надежности и обязательное условие существования всего живого, в частности растительных организмов. Степень гетерогенности определяется местом и временем заложения, формирования и функционирования структур в общей системе растения. В случае меристемы это девять групп клеток с различным местоположением и функциональной активностью (Гудков, 1979). Меристема представляет собой асинхронно делящуюся популяцию, где в любой момент имеются клетки, которые находятся в различных фазах митотического цикла, неодинаковые, например, по чувствительности к действию излучений. Наблюдения показали, что меристема представляет собой достаточно совершенную самоподдерживающую и самовосстанавливающую систему, гомеостаз которой обеспечивается по принципу обратной связи между числом клеток и скоростью их деления. Установлено, что в составе меристем существуют субпопуляции клеток-резервов, устойчивых к повреждениям, которые могут вовлекаться в процессы восстановления; обычно они находятся в состоянии покоя, но в случае необходимости начинается их активная пролиферация (Гудков, 1977, 1979, 1980).

Гетерогенность, если судить по результатам гибридизации, свойственна зиготам, компонентам клетки, семенам, отдельным побегам и особям. Компоненты такой системы, не подвергаясь действию какого-либо фактора, оказываются по-разному чувствительны к нему, так как находятся на разных стадиях формирования. Примером может служить чувствительность клеток в  $G_1$ ,  $S$  и  $G_2$  периоды клеточного цикла к действию радиации. Использование мутагенов позволяет выявить гетерогенность компонентов верхушечного апекса по индуцированной химерности.

Внимание исследователей давно привлекает биологическая разнокачественность семян, связанная с разным расположением их на материнском растении. Ее принято называть матроклинной (Строна, 1966). Известно, что семена пшеницы со средней части колоса дают более урожайные растения. Это связано с неодновременностью прохождения морфогенеза в разных частях колоса и неоднородностью цветков. Установлено, что семена, собранные с главных побегов, обладают лучшими уро-

жайными качествами, если сравнивать с семенами с боковых побегов. Поэтому существует мнение, что стремление увеличить коэффициент размножения путем уменьшения нормы высева приводит к усиленному кущению, то есть к увеличению доли семян, собранных с боковых побегов, а значит, и к ухудшению их урожайных качеств (Кумаков, 1980).

Вопрос о гетерогенности семян имеет важное значение, поскольку она приводит к неоднородности будущих организмов, которые в свою очередь дадут разнокачественные семена и т. д. Нетрудно заметить, что такое положение всегда будет реализовываться через разнообразие путей онтогенеза растений в популяции. В норме это разнообразие не выходит за пределы, определяемые генотипом, но создает предпосылки для повышения надежности популяции.

### МНОЖЕСТВЕННОСТЬ ПУТЕЙ МЕТАБОЛИЗМА (ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧИ)

Вопросу поливариантности решения задач, то есть наличия нескольких путей метаболизма, позволяющих достигнуть один и тот же результат, до сих пор придавалось слишком мало внимания, хотя это необходимо для объяснения многих явлений, например, для понимания механизмов, определяющих норму реакции у растений.

Поливариантность решения задачи в организме обусловлена широкими возможностями комбинаторики функционирования различных компартментов, существованием пулов и депо, а также трех различающихся по своей значимости групп процессов — передачи генетической информации, обеспечения стабильности этой информации и мутирования.

Поливариантность характерна для живого организма, начиная с молекулярного уровня. Речь идет о поливариантности матричных процес-

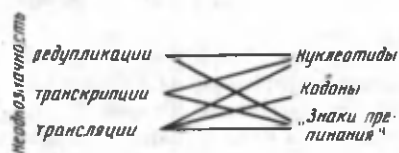
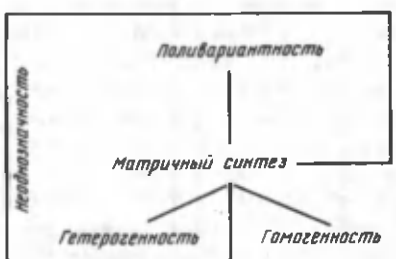


Рис. 17. Поливариантность матричных процессов (по Инге-Вечтомову, 1977).

сов (Инге-Вечтомов, 1977), при этом подчеркивается, что один из универсальных способов обеспечения надежности живых систем на клеточном уровне связан с неоднозначностью матричных элементов. Высказывается мнение, что элементарными актами, при которых проявляется поливариантность, служат реакции включения мономеров в биологические полимеры, синтезируемые матричным способом. В случае редупликации и транскрипции неоднозначность может проявляться при считывании отдельных нуклеотидов, а в случае трансляции — как при считывании отдельных нуклеотидов, так и при считывании целых кодонов.

Кроме того, при редупликации, транскрипции и трансляции неоднозначно могут считываться "знаки препинания" (рис. 17).

Неоднозначность репликации лежит в основе поддержания гетерогенности клеточной популяции, чем обеспечиваются ее преадаптивные реакции на изменяющиеся условия. Неоднозначность же транскрипции и трансляции при считывании наследственной информации играет существенную роль в неспецифических адаптивных реакциях. Для поддержания оптимальной гетерогенности популяции важна взаимосвязь проявлений неоднозначности матричных процессов на популяционном уровне.

Следует добавить, что стабилизация генетического аппарата обеспечивается репарационными процессами двух типов: это регулярная репарация, происходящая в каждом митотическом цикле, и "аварийная", индуцируемая на любой стадии митотического цикла при мутagenных воздействиях (Лучник, 1977). Таким образом, генетическая гетерогенность популяции на определенном уровне достигается несколькими путями.

Изучение процессов самосборки и молекулярного узнавания выявило многоуровневый характер процесса, именуемого ликвидацией отказов (Гродзинский, Коломиец, 1980). Он проявляется в том, что на каждом уровне организации клетки на основе "опознавания" специфических молекул — ДНК, РНК, полипептидов или надмолекулярных образований со стороны соответствующих ферментов происходит отбор соединений с измененной структурой. Такой многоуровневый характер ликвидации отказов представляет, по существу, одну из форм поливариантного решения задачи, направленного на практическое исключение возникновения мутаций. В том случае, если на этом этапе мутации все же сохранились, происходит последовательная элиминация генетических повреждений на следующих уровнях организации (рис. 18) (Батыгин, Питиримова, 1980). Все мутации подвергаются нормализующему отбору, однако это не исключает постоянного возникновения и накопления "малых" мутаций, не вступающих в противоречие с исходным ("диким") типом и обеспечивающих эволюционную пластичность и приспособленность популяции к условиям внешней среды.

Одно из наиболее интересных явлений — поливариантное прохождение отдельных этапов развития. Например, известно, что озимые злаки могут проходить и завершать яровизацию в состоянии наклюнувшихся семян при температуре около 2°С. В природе у вегетирующих растений яровизация происходит при более высоких температурах, но в этом случае существенную роль начинает играть длина дня (Никифоров, 1974). В то же время известны факты, что озимая пшеница, выращиваемая при интенсивном освещении и температуре не ниже 15°С, также подвергается яровизации (Федоров, 1961; Мошков, 1961), причем это свойство сильнее выражено у сортов с более продолжительным периодом яровизации. Следовательно, допустимо весьма широкое варьирование температуры и освещенности. Это обстоятельство свидетельствует о явно приспособительном характере процессов, протекающих при яровизации.

2171

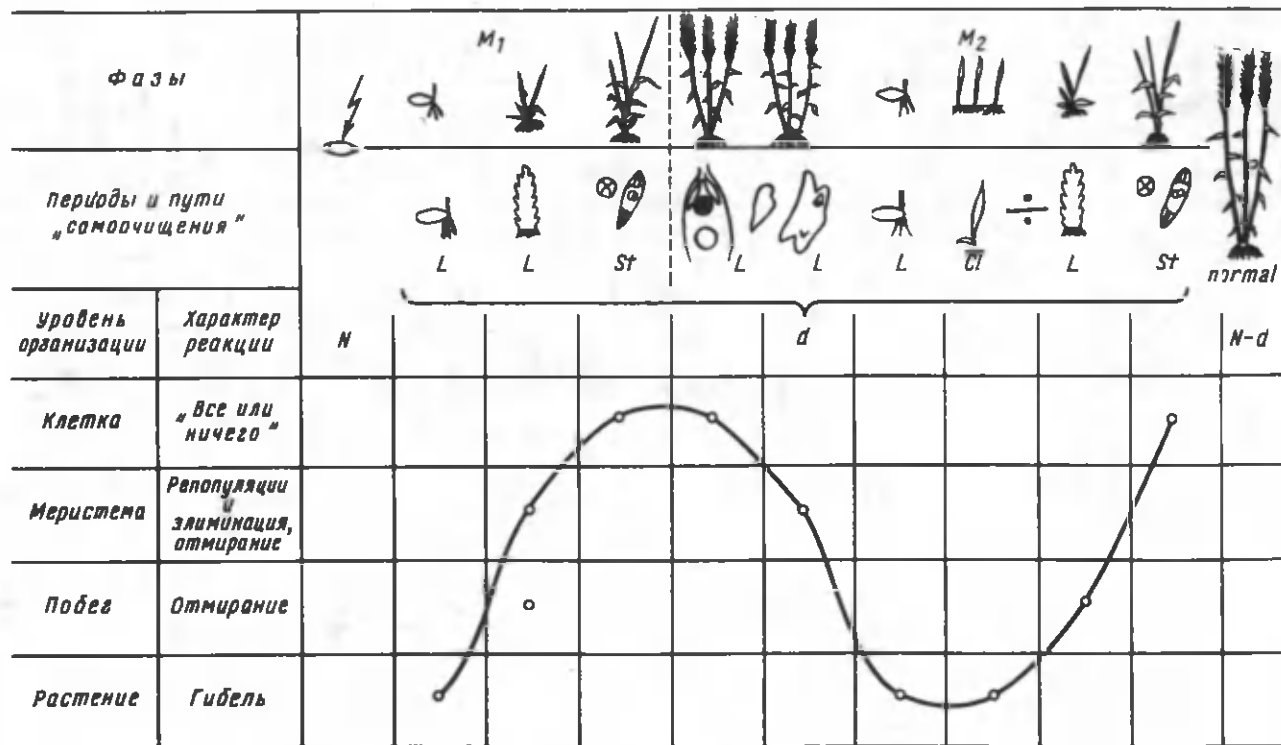


Рис. 18. Схема последовательной элиминации генетических повреждений в семенах в первом и втором поколениях растений:

$N$  — число особей в исходной популяции;  $L$  — летали;  $St$  — стерильные особи;  $Cl$  — хлорофильные мутанты;  $d$  — элиминированные особи;  $N - d$  — нормальные особи.

Аналогичная картина складывается и в отношении световой стадии. Интересны, например, результаты опытов с периллой. Это растение известно как короткодневное, очень чутко реагирующее на незначительное увеличение длины дня. В то же время полученные данные, показывающие, что при определенных условиях перилла способна формировать соцветия на длинном дне. Так, задержка роста периллы масличной 0,1%-ным раствором гидразида малеиновой кислоты вызывала цветение ее на длинном дне (Козлова, Ермолаева, Бацка, 1963). Аналогичный эффект был получен при воздействии на растение  $\gamma$ -лучами (Савин, 1964).

В том и другом случаях исследователи отмечали торможение роста. Можно полагать, что при задержке роста растения продолжали накапливать продукты обмена, которые необходимы для осуществления процесса, известного как фотопериодическая индукция. К отмеченным фактам следует добавить результаты, свидетельствующие о возможности зацветания другого короткодневного растения — хризантемы — при непрерывном освещении (Володарский, 1957). Приведенные факты позволяют констатировать наличие у короткодневных растений нескольких путей протекания фотопериодической реакции. Это подтверждается и другими данными. Так, в течение ряда лет под руководством Ф. М. Куперман (1972, 1978) проводились эксперименты по выращиванию коротко- и длиннодневных растений в условиях освещения разного спектрального состава. При оптимальных фотопериодах различий не наблюдалось, однако в крайних условиях южные экотипы лучше развивались на синем освещении, а северные формы короткодневных растений — на красном. Короткодневные по происхождению виды вообще отзывчивее на синее освещение, а длиннодневные (пшеница, ячмень), наоборот, развиваются быстрее на красном свете, хотя могут развиваться и в условиях синего освещения. Интересно отметить, что пшеницы из Абиссинского центра происхождения, эволюционно сформировавшиеся в условиях 12-часового дня, или индийские сорта могут нормально расти на широте Ленинграда и даже в Заполярье: на родине они произрастают в горных районах, где при высоте стояния солнца порядка  $70-80^\circ$  в лучистом потоке велика доля сине-фиолетового излучения и даже ультрафиолетовых лучей при значительном колебании температуры в течение суток. В то же время на широте  $60^\circ$  и более в период вегетации имеет место длинный и даже непрерывный день при умеренной температуре. Более того, в экспериментах по выращиванию в условиях короткого дня у абиссинских пшениц развитие задерживается в большей степени, чем у образцов северного происхождения (Разумов, 1954). Эти факты свидетельствуют о поливариантности метаболических процессов на световой стадии, о большом разнообразии механизмов, обеспечивающих развитие растений.

Поливариантность хорошо прослеживается и при анализе причин устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Сравнивая образцы с одинаковыми результатами перезимовки, например, можно видеть, что в процессе закаливания они характеризуются разным содержанием запасных веществ, интенсивностью фотосинтеза, дыхания

и активностью ферментов, а также скоростью накопления биомассы (Пузакова, Батыгин, 1981). Разумеется, в эксперименте условия задаются, однако вполне правомочно допустить, что и в естественных условиях у тех или иных особей закаливание будет осуществляться по одному из описанных путей. Таким образом, в пределах популяции можно наблюдать некое распределение особей по механизму закаливания. По-видимому, генотип обеспечивает самые разнообразные сочетания обменных процессов, приводящие к одному и тому же результату, что вполне правдоподобно, если учесть генетическую гетерогенность особей, входящих в состав популяции. Подобная метаболическая поливариантность лежит в основе пластичности сорта и широты нормы реакции.

### ТОТИПОТЕНТНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

Обращает на себя внимание широко распространенная у растений способность специализированных тканей и клеток давать начало новому организму. Такое свойство, получившее название тотипотентности, широко используется для решения практических задач и в фундаментальных исследованиях. Здесь нет необходимости подробно излагать данные многочисленных исследований этого явления в культурах клеток и тканей *in vitro*, поскольку им, так же как истории вопроса, посвящены отдельные монографии (Бутенко, 1964). Однако, несомненно, культура *in vitro* позволила исследователям обнаружить значительно больше, чем можно наблюдать в естественных условиях. В среде обитания растения эволюционно сложившийся набор средств реализации потенциальных возможностей ограничен и не выходит за пределы какого-то стандарта. Только в крайних условиях можно выявить нечто, описываемое как отклонение от нормы (например, морфозы или тераты), поэтому экспериментальные подходы в этом смысле весьма перспективны (рис. 19).

Нас интересуют факты тотипотентности, иллюстрирующие обеспечение стабильности особи как системы.

Частичная или полная дерепрессия кода, лежащая в основе тотипотентности, встречается в природе не так уж редко. Примеры этого — регенерация целого растения из листа у бегонии или из отрезка корня у одуванчика, развитие корней на черенках; морфологические превращения: формирование у белой лилии лепестков из тычинок или пыльников на лепестках, у злаков — колосьев II порядка вместо колосков, у многих видов цветковых — махровость. Нуцеллярная эмбриония, когда индуцируется образование зародыша из специализированных кле-



Рис. 19. Пути морфогенеза в системе воспроизведения покрытосеменных растений (по Батыгиной и Бутенко, 1981).

ток, тоже иллюстрирует тотипотентность. Несомненно, сюда же следует отнести процессы репопуляции, когда активизируются клетки, находящиеся в глубоком покое. Очевидно, тотипотентность растительных клеток и тканей — один из важных элементов надежности особи в экстремальных условиях. Интересно и то обстоятельство, что *in vitro* выявляется значительно более широкий круг потенций, чем в естественных условиях, и можно только удивляться, каким образом эта способность в скрытом виде сохранилась в ходе естественного отбора.

## СИСТЕМЫ НАДЕЖНОСТИ В ОНТОГЕНЕЗЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Переходя собственно к обсуждению систем надежности применительно к онтогенезу, еще раз напомним те его особенности, которые необходимо при этом учитывать: он связан с изменением соотношения процессов в метаболизме, депрессией отдельных участков кода, сменной морфогенетических процессов; отмечается наличие переломных моментов органогенеза побега и растения в целом, а также чередование асинхронности функционирования клеток в апикальной меристеме с временной синхронизацией. Синхронизация, даже быстро завершающаяся, является противоположностью гетерогенности и резко сужает восстановительные возможности организма, чем, вероятно, и объясняется повышение чувствительности к действию разнообразных факторов в эти периоды.

В онтогенезе можно вычленил ряд фаз, различающихся по уровням систем обеспечения (рис. 20). Например, в период образования зиготы вплоть до окончательного формирования семени основные защитные функции выполняет материнский организм, в период прорастания — эндосперм или семядоли. Механизм двойного оплодотворения генетически обеспечивает соответствие между зародышем и требуемым для его развития сбалансированным запасом питательных веществ. Насколько велика стабилизирующая роль эндосперма (или семядолей), показывают эксперименты по выращиванию отделенных зародышей: в этом случае резко возрастает изменчивость, выходящая за пределы сорта и разновидности.

После прорастания функции генетической и физиологической стабилизации переходят к зародышевым листьям. Следует подчеркнуть, что у злаков эти листья закладываются еще на стадии материнского организма. В период функционирования зародышевых листьев закладываются побеги II порядка и листья на побегах. При переходе к аутоτροφному образу жизни именно эти листья осуществляют режим стабилизации. Каждый лист в побеге выполняет свою функцию, однако в случае потери листа его функции берет на себя следующий лист. В целом функция листового аппарата, как и прицветников, направлена на обеспечение потомства.

Что касается гетерогенности (разнокачественности), то ее нельзя рассматривать только в пределах онтогенеза: жизнь особи необходимо изучать на фоне популяции. Любая выборка семян будет представлена



<i>Фазы онтогенеза</i>																		
<i>Стадии органо-генеза</i>																		
<i>Системы обеспечения надежности</i>	<i>Материнский организм</i>						<i>Эндосперм</i>	<i>Автотрофный образ жизни</i>										
<i>Фотосинтетический аппарат</i>	<i>Лист, в пазухе которого находятся соцветия, прицветники, ости</i>						<i>Эндосперм</i>	<i>Зародышевые листья</i>	<i>Листья побега</i>									
<i>Обеспечение ветро-генности</i>	<i>Местоположение и условия формирования в плоде и соцветии</i>						<i>Физиологическая разноразнокачественность семян</i>		<i>Условия и время заложения и формирования побегов второго и последующих порядков</i>				<i>Условия и время оплодотворения</i>					
<i>Дубликации</i>	<i>Количество формирующихся плодов и семян</i>						<i>Количество растений на площади</i>		<i>Количество побегов, количество и размер листьев</i>									
									<i>Количество колосков</i>	<i>Количество цветков</i>	<i>Количество спор и гамет</i>							

Рис. 20. Периоды онтогенеза, различающиеся по уровням надежности.

экземплярами, различающимися между собой не только размерами или химическим составом. Семена прорастают неодновременно, с разной скоростью накопления биомассы. Даже одновременно проросшие семена дают растения разной жизнеспособности. Это характерно для культурных злаков, а среди семян клевера, например, есть быстро прорастающие, в то время как другие приобретают способность прорастать спустя много лет. В пределах особи гетерогенность достигается в результате одновременного заложения побегов, и как следствие, — соцветий, колосков и цветков. Кроме сроков заложения, большое значение имеет место формирования того или иного элемента, включая макро- и микроспоры. Следует отметить, что формирование последних также разобщено во времени и пространстве. Наконец, одним из способов создания гетерогенности является варьирование времени опыления и оплодотворения, изменение расположения цветков в соцветии, что приводит к разнокачественности семян. Всевозможные типы дублирования (избыточности, резервы) представлены в онтогенезе весьма широко. Во-первых, число посаженных на площади семян значительно больше, чем полученных растений. В пределах особи дублирующими оказываются побеги. Насколько эффективен механизм побегообразования, можно видеть на примере повреждения центральных конусов нарастания личинками шведской мухи. Замещающие побеги второго порядка развиваются настолько быстро, что их можно принять за главный побег. В колосе так же, как и в колосках, всегда закладывается значительно больше элементов, чем полностью формируется. Например, даже у пшеницы однозернянки (*Tr. monococcum* L.) в колоске закладывается до восьми цветков, полностью же развивается один, редко два. При всей "экономности" природы у растений образуется, как правило, обилие пыльцы (даже у самоопылителей), что обеспечивает не только большую вероятность, но и селективность оплодотворения. Наконец, на растении всегда формируется больше семян, чем требуется для нормального травостоя (количество растений на площади, необходимое для удержания территории видом).

Любопытны факты наличия апикального доминирования и смены его многовершинностью в онтогенезе. Отчетливо выраженное апикальное доминирование в норме наблюдается при прорастании и в начале онтогенеза. Как только апекс главного побега начинает преобразовываться в соцветие, идут в рост побеги второго порядка. При формировании колоса заложение колосков всегда опережает рост верхушки, которая дегенерирует. Так происходит у видов с моноподиальным ветвлением, но еще в большей степени это свойственно видам с симподиальным ветвлением. Высказывают предположение, что симподий является явно прогрессивной ступенью эволюции. Нетрудно заметить, что описанный механизм целиком направлен на создание дубликации и, как следствие, — на обеспечение гетерогенности структур.

Особо следует отметить наличие депо метаболитов. В онтогенезе наблюдается чередование замедленного и интенсивного протекания обменных процессов в конусах нарастания, что связано с органомобразова-

нием. Растения способны создавать и накапливать избыток метаболитов, который в случае необходимости весьма быстро мобилизуется и транспортируется в конусы нарастания. Накопление метаболитов в зависимости от фазы развития растений происходит в узлах кущения, старых листьях и стеблях, а также в эндосперме и семядолях. Наблюдения показывают, что в полевых условиях содержание веществ колеблется в онтогенезе незначительно, а при выращивании растений в фитотроне можно зафиксировать четко выраженные максимумы. В последнем случае контролируемый режим провоцирует синтез лишь необходимого количества веществ в зависимости от потребностей. В полевых условиях на фоне колебаний температуры, освещенности и водообеспечения растение, накапливая избыток метаболитов, как бы "страхует" себя от всевозможных неожиданностей.

Отмечается чередование асинхронности с синхронизацией жизнедеятельности клеток в конусе нарастания. В момент кратковременной синхронизации меристема весьма чувствительна к стрессу. Если бы побег формировался в одно и то же время, то в случае неожиданно сложившейся неблагоприятной ситуации погибла бы вся популяция. Этого не происходит благодаря гетерогенности, резервированию и депонированию метаболитов, которые имеют место в онтогенезе.

Важную роль в обеспечении надежности системы играют отказы. Отказ и последующее выключение отказавшего элемента на более низком уровне иерархии биосистемы имеют важное значение для осуществления гомеостаза на более высоком уровне. Эти процессы протекают по принципу "все или ничего". Например, в случае возникновения ошибки на уровне генетического кода они могут быть или репарированы или доведены ферментами до формирования aberrаций. В последнем случае клетка, естественно, элиминируется. Такой отбор на клеточном уровне способствует поддержанию генетической и физиологической чистоты ткани, а в дальнейшем — популяции. Если число aberrантных клеток становится критическим, выключается вся меристема апекса, побег погибает, но такой отказ способствует поддержанию нормы. Следовательно, то, что на данном уровне организации может быть расценено как потеря надежности, на более высоком уровне биоиерархии проявляется как высокая степень надежности.

В заключение необходимо отметить, что все указанные механизмы широко представлены у диких форм растений. Человек в процессе селекции лишил растения многих преимуществ, которыми наделила их природа. В растениеводстве ценятся дружно прорастающие семена, дружно протекающее кущение, одинаково развитые соцветия и семена, одинаковый химический состав семян и плодов, прочная неполегающая соломина. Более того, у таких "максимальных рецессивов" проводится сортировка семян и клубней по размерам и массе. При использовании в селекции высокого агрофона стихийно отбирают формы, не приспособленные к "поиску" питательных веществ в почве; вместе с нежелательными или нейтральными с точки зрения хозяйственной ценности свойствами может теряться сцепленная с ними устойчивость. Все это

приводит к тому, что многие культурные сорта практически не могут произрастать без помощи человека. Человек готовит им питательную среду, выбирает сроки посева и районы возделывания, ведет борьбу с видами-антагонистами, вредителями и болезнями, обеспечивает влагой и даже обмолачивает. Без обмолота растения не могут рассеять семена из-под прочных чешуй или створок плода. Следовательно, соблюдение агротехнических норм и требований становится одним из уровней системы обеспечения надежности культурных растений.

## **ХАРАКТЕР РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ВОЗДЕЙСТВИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ**

В конечном счете ту или иную продуктивность или скорость развития можно рассматривать как интегральную реакцию на воздействие внешних условий. Вместе с тем в системе "организм — среда" условия нельзя признать ведущим фактором хотя бы потому, что характер реакции организма на один и тот же фактор будет определяться его генотипической и онтогенетической спецификой.

Строго говоря, при исследовании реакции необходимо учитывать три обстоятельства: состояние объекта, режим действия фактора (или факторов) и условия после воздействия. Важно также ясно представлять биологическую значимость показателя, по которому оценивается реакция, его место в иерархии биосистемы. В противном случае можно составить ложное представление о значимости полученных результатов.

## **ПРОЦЕССЫ УСТОЙЧИВЫЕ И ЛАБИЛЬНЫЕ**

Как уже отмечалось, в организме четко прослеживаются две группы процессов: передача генетической информации и "защита" этой информации. Конъюгация гамет — это момент целевой передачи и сохранения информации, затем происходит реализация этой информации, когда функционально геном служит средством накопления биомассы и метаболитов, которые, в свою очередь, необходимы для реализации следующего этапа развития — передачи и сохранения генетического фонда. Таким образом, имеет место цикличность целевого функционирования генома. Отсюда различие в устойчивости протекающих на этих этапах процессов. Матричные процессы передачи генетической информации достаточно стабильны, какие-либо отклонения находятся под жестким контролем системы. Все другие процессы — фотосинтез, биосинтез, энергетические и т. д., особенно, если речь идет о приспособительных реакциях, — весьма лабильны, чем и обеспечивается физиологический гомеостаз биосистемы, а через него и генетическая стабильность.

Необходимо уточнить, что о стабильности одних рассмотренных процессов и повышенной лабильности (вариабельности) других обычно судят по результирующим эффектам. На самом же деле в том и другом случае имеет место стохастичность протекания отдельных актов в последовательной цепи событий с большим числом вариантов решения

задачи и отказов. Различие состоит лишь в том, что в случае генетической детерминации признаков и свойств контроль более жесткий (принцип "все или ничего"), а метаболические процессы, по существу, являясь фенотипическими, в данном случае связи значительно менее жесткие и допускают большую, чем в случае генетических событий, поливариантность решений задачи. Если вариабельность разнообразных обменных процессов достигнет такого уровня, когда будет исключена сама возможность формирования организма с гармоничностью, обеспечивающей выполнение основных функций индивидуума, то возможны два варианта: или гибель, или изменение с выходом за пределы нормы реакции дикого типа. В том и другом случае речь идет о возможности выполнения генетических программ. Таким образом, мы встречаемся с последовательной сменой степени жесткости контроля на разных уровнях системы: при передаче генетической информации — это строгий, при ее реализации в форме метаболизма — ослабленный, при формировании организма как носителя морфологических и генетических потенций вида — опять жесткий контроль.

Вариабельность обменных процессов выглядит как некая система обеспечения стабильности воспроизводства генетической программы в онтогенезе и, естественно, в ряду поколений. Степень поливариантности решения задачи на уровне метаболических процессов обеспечивает широту нормы реакции, о которой принято судить по стабильности продуктивности при большом разнообразии складывающихся условий среды. Биомасса в ту или иную фазу развития или же количество образовавшихся семян (зачатков) служит интегральным показателем отсутствия сколь-либо значительных отклонений от гармоничного протекания обменных процессов.

#### **СПЕЦИФИЧНОСТЬ И УНИВЕРСАЛЬНОСТЬ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ РАЗНОЙ ПРИРОДЫ**

Длительное время в литературе по физиологии растений господствовало мнение о специфическом характере устойчивости растений к неблагоприятным условиям. В то же время сравнительное изучение реакции живого на действие разнообразных факторов четко свидетельствовало о неспецифичности адаптационных изменений (Насонов, Александров, 1940). Справедливость выводов о неспецифичности реакции растений подтверждается данными, свидетельствующими о том, что воздействие одним фактором вызывает повышение устойчивости к другим.

Сопоставление результатов многолетних экспериментов позволило констатировать однотипность реакции растений на стрессовые условия (Удовенко, 1973; 1979). При этом подчеркивается, что у разных сортов и видов растений изменения физиологических функций в ответ на одинаковое стрессовое воздействие качественно сходны, но количественно различаются. То же самое имеет место в реакции одних и тех же видов растений на разные типы стрессов (табл. 4). Иными словами, у сорта

4. Изменения физиологических параметров у растений в условиях стрессов (по Удовенко, 1979)

Параметр	Характер изменения параметров в условиях			
	засухи	засоления	высокой температуры	низкой температуры
Концентрация ионов в тканях	Растет	Растет	Растет	Растет
Активность воды в клетка	Резко снижается	Резко снижается	Резко снижается	Резко снижается
Осмотический потенциал клеток	Растет	Растет	Растет	Растет
Водоудерживающая способность	"	"	"	"
Водный дефицит	"	"	"	"
Проницаемость протоплазмы	"	"	"	"
Интенсивность транспирации	Резко снижается	Резко снижается	"	Резко снижается
Эффективность транспирации	То же	То же	Резко снижено	Резко снижено
Энергоэффект дыхания	"	"	"	"
Интенсивность дыхания	Растет	Растет	Растет	—
Фотофосфорилирование	Снижается	Снижается	—	Снижается
Стабилизация ядерной ДНК	Растет	Растет	—	Растет
Функциональная активность ДНК	Снижается	Снижается	Снижается	Снижается
Концентрация пролина	Растет	Растет	Растет	—
Содержание водорастворимых белков	"	"	"	—
Синтетические реакции	Подавлены	Подавлены	Подавлены	Подавлены
Поглощение ионов корнями	"	"	"	"
Транспорт вещества	"	"	"	"
Концентрация пигментов	Резко снижена	Резко снижена	Резко снижена	Резко снижена
Давление клеток	Тормозится	Тормозится	—	—
Растяжение клеток	Подавлено	Подавлено	Подавлено	—
Число плодоземлементов	Снижено	Снижено	Снижено	Снижено
Старение органов	Ускорено	Ускорено	Ускорено	—
Биологический урожай	Понижен	Понижен	Понижен	Понижен

с низкой устойчивостью при стрессе происходят те же изменения, что и у устойчивого; различие заключается лишь в величине допустимой стрессовой нагрузки для первого по сравнению со вторым.

При стабильном и длительном экстремальном воздействии выделяется несколько фаз развития реакции (Удовенко, 1979) (рис. 21).

Для первой фазы (фаза раздражения) характерно быстрое и резкое отклонение наблюдаемых параметров от нормы в колебательном режиме. Такой эффект наблюдается через несколько минут после начала

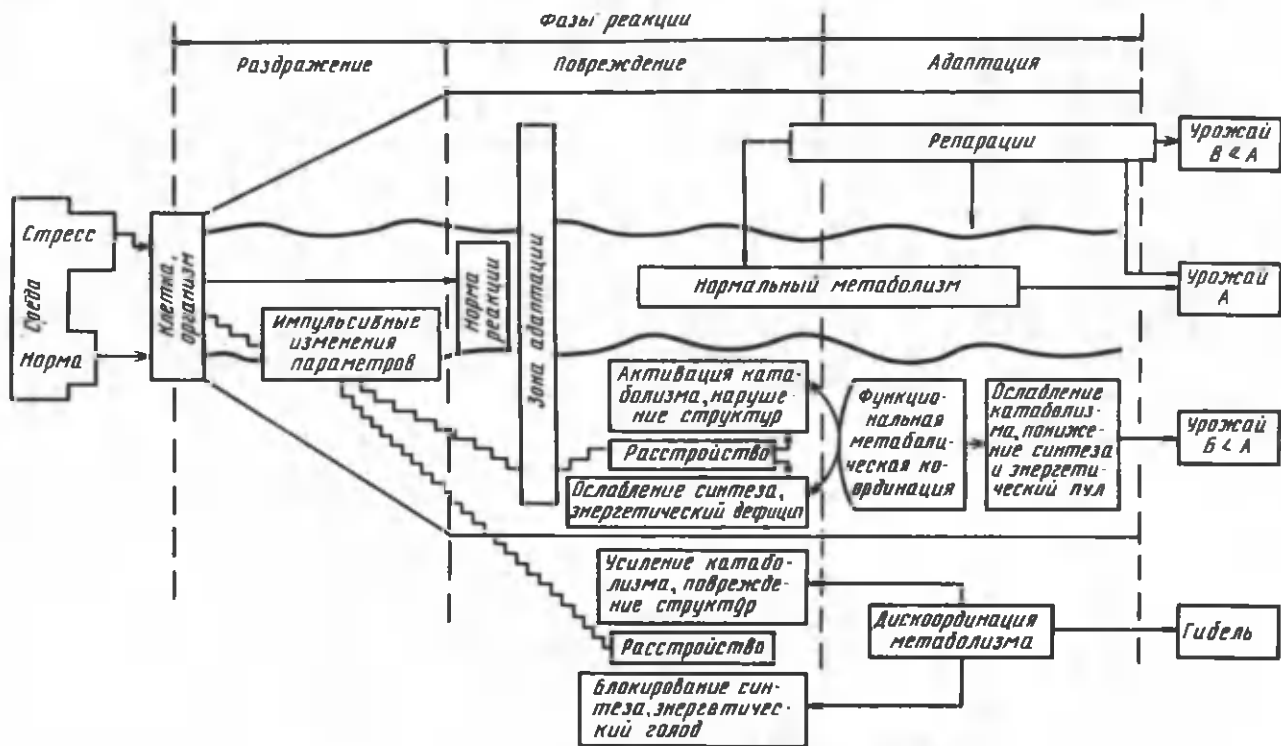


Рис. 21. Общая схема фазовых изменений метаболизма растений в условиях стресса (по Удовенко, 1979).

стрессового воздействия и продолжается в течение десятков минут. Вторая фаза длится несколько суток и характеризуется подавлением синтетических процессов и дискоординацией разных звеньев метаболизма. При достаточно сильной напряженности стресса дискоординация усиливается и растение погибает. Если экстремальный фактор не достигает летальных значений, то через некоторое время начинается нормализация обменных процессов — наступает фаза адаптации. При длительном воздействии экстремальных условий интенсивность метаболизма сохраняется на уровне фазы повреждения, хотя четко прослеживается снижение гидролитической и катаболической активности.

Описанная фазовость выявляется лишь при резком, стабильном по уровню и постоянном (или достаточно длительном) действии экстремального фактора. При постепенном нарастании воздействия амплитуды изменений разных процессов сдвигаются во времени, накладываются друг на друга, что затрудняет четкое вычленение фаз. В случае непродолжительного действия стресса в организме включаются многочисленные механизмы репарации. В зависимости от степени повреждения эффективность их может быть различной, что в конечном счете отразится на накоплении биомассы и семенной продуктивности.

Любопытно, что при воздействии на растения какими-либо физическими и химическими факторами в дозах, которые не встречаются в природе, наблюдается картина, сходная с описанной выше фазовостью реакций на природные стрессы (Батыгин, Потапова, Кортава, Алиев, 1978). Известные трудности при сравнении заключаются в том, что действию указанных факторов растения, как правило, подвергаются в течение ограниченного времени, после чего их помещают в оптимальные условия. Это обеспечивает развертывание репарационных систем, и картина динамики реакции становится расплывчатой. С подобным воздействием в какой-то степени можно сравнить резкий перепад температуры. В остальных случаях природные факторы характеризуются постепенным нарастанием интенсивности с последующим выходом на стационарный режим. Для того чтобы все же сопоставить характер реакции растительных объектов на стрессы, по нашему мнению, целесообразно объединить наиболее типичные явления в девять групп (табл. 5). Большинство показателей касается случаев, когда использовались небольшие дозы воздействий, перечисленных в таблице.

В результате сравнительного анализа растительных объектов по ряду обобщенных биологических тестов можно отметить сходство эффектов при действии разнообразных физических и химических факторов. Разница в степени воздействия определяется проникающей способностью, количеством оставляемой в объеме энергии, быстротой дезактивации агента и т. п. Данные таблицы подтверждают универсальность реакции растений; этот термин представляется нам более удачным по сравнению с понятием "неспецифичность".

Явление универсальности реакции в биологии не является исключительным. Достаточно вспомнить об универсальности кода, строения мембран, состава аминокислот и сахаров и т. п. Однако нет никаких



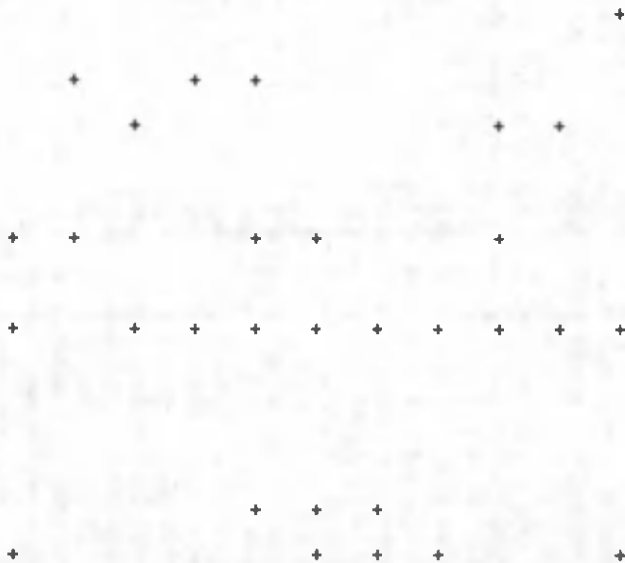
**Б. Реакции растительных объектов на действие различных физических и химических агентов по ряду обобщенных биологических показателей**

Показатель	Воздействующий агент																		
	γ-и рентгеновские лучи	ультрафиолетовое излучение	импульсный инфракрасный свет	коротковолновое излучение	нейтроны	протоны	ускоренные электроны	Электромагнитные поля					ультразвук	дегазированная вода	регуляторы метаболизма	гербициды	естественные стимуляторы роста	химические мутагены	ретарданты
								постоянный ток	переменный ток 50 Гц	высокочастотный ток	коротковолновый ряд	магнитное поле							
Активация ростовых процессов (темпы клеточного деления, наkolление сухого вещества и т. п.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Изменения физико-химического состояния клетки (проницаемость, вязкость, рН и т.п.)	+	+	+	+			+		+	+		+	+	+	+	+			+
Изменение энергетики (дыхание, окислительно-восста-																			

Активация ростовых процессов (темпы клеточного деления, накопление сухого вещества и т. п.)

Изменения физико-химического состояния клетки (проницаемость, вязкость, рН и т.п.)

Изменение энергетики (дыхание, окислительно-восста-



новительных процессы и т. п)	+	+	+	+		+	
Усиление фотосинтеза	+	+	+	+		+	+
Активация метаболизма (нуклеиновые кислоты, белки, аминокислоты, углеводы, регуляторы метаболизма и роста)	+	+	+	+		+	+
Возможность модификации реакции другими факторами	+	+			+		
Наличие нескольких максимумов на кривой "доза-эффект"	+					+	+
Появления морфозов	+	+			+	+	
Появление свободных радикалов	+		+	+			+

П р и м а ч а н и я. "+" — проявление реакции.

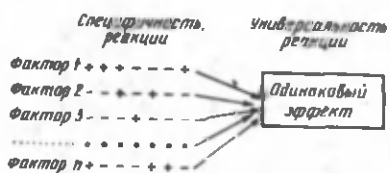


Рис. 22. Специфичность и универсальность устойчивости растительного организма при действии стрессовых факторов:

"+" — звенья в цепи метаболических процессов, чувствительные к воздействию; "-" — процессы, на которые агент не влияет.

иллюстрирует рисунок 22. Каждый из факторов взаимодействует с соответствующими элементами субклеточной структуры (специфичность), однако независимо от расположения зоны поражения клетка как система будет выведена из нормального режима. Реакция, таким образом, происходит на уровне клетки по принципу "все или ничего" (универсальность).

Сопоставление различных показателей свидетельствует, с одной стороны, о сопряженности обменных и ростовых процессов, с другой, — о возможности предсказывать характер реакции без прямых экспериментов путем сравнения течения процессов при действии разных факторов, пользуясь правилом большой аналогии, принятым в логике.

Особый интерес представляет явление повышения устойчивости растений к стрессам вообще под действием какого-либо одного агента. В принципе такое положение свидетельствует о вероятной корреляции между устойчивостью к различным экстремальным факторам, которую, однако, не выявили при изучении около 20 000 сортов культурных растений из мировой коллекции (Удовенко, 1979). По-видимому, связь следует искать в пределах одной экологической группы. Нам удалось, используя именно такой подход, установить корреляцию между засухоустойчивостью и радиоустойчивостью ( $r = 1,0$ ), а также между морозостойкостью и радиоустойчивостью ( $r = 1,0$ ) пшеницы (Преображенская, Батыгин, 1981).

#### УСТОЙЧИВОСТЬ К СТРЕССУ В ОНТОГЕНЕЗЕ

##### Некоторые понятия, связанные с изучением реакции растений на стресс

При изучении реакции растений на действие какого-либо фактора, очевидно, необходимо различать чувствительность и устойчивость организма как системы. Чувствительность — это уровень физиологического порога, ниже которого система не реагирует на изменение фактора в

оснований отвергать наличие специфичности взаимодействия фактора с веществом на определенных уровнях организации. Такая специфичность обнаруживается в начале фазы повреждения, однако почти одновременно проявляются многочисленные неспецифические изменения, функциональная значимость которых сразу же становится решающей по сравнению со специфическими изменениями (Удовенко 1979). Соотношение специфичности и универсальности в реакциях устойчивости

конкретных условиях, устойчивость — способность сохранять без изменения определенный показатель (ростовой — биомассу — или продуктивный — урожай семян или число зачатков) при увеличении дозы агента. В последнем случае речь может идти о мобилизации всех механизмов, связанных с восстановлением (запуск резервов, шунтирование и т. п.). Понятие нормы реакции, то есть количественного выражения соответствия пороговых условий генотипу, определяемое по заданному признаку, применяют при сравнении реакции различных генотипов или при изучении однофакторной зависимости, например зависимости интенсивности фотосинтеза от температуры и т. п. Стабильность характеризуется шириной нормы реакции — количественным выражением степени проявления признака в интервалах условий среды. Формы, отличающиеся значительной шириной нормы реакции, можно рассматривать как устойчивые; ширина нормы реакции коррелирует с размерами ареала.

Обычно о норме реакции судят на основании анализа поведения совокупности особей, оперируя средними величинами, что связано с невозможностью поместить одну и ту же особь в разные условия. Говоря о норме реакции особи, мы встречаемся не только с ограничениями соответствия в системе "генотип — среда", но и с ограничениями, связанными с детерминацией. В последнем случае степень реализации генетической программы в зависимости от "комфортности" условий на предыдущем этапе будет ограничивать реализацию потенций на последующем даже при наличии необходимых условий. Можно представить, что существуют границы условий среды, нарушение которых влечет за собой повреждение или даже гибель организма, то есть они зафиксированы генетически.

Изменение нормы реакции в онтогенезе можно представить системой конусов, основание которых дает представление о широте возможностей генетических потенций на последующем этапе онтогенеза. В таком случае вершина конуса — это состояние объекта на очередном этапе раз-

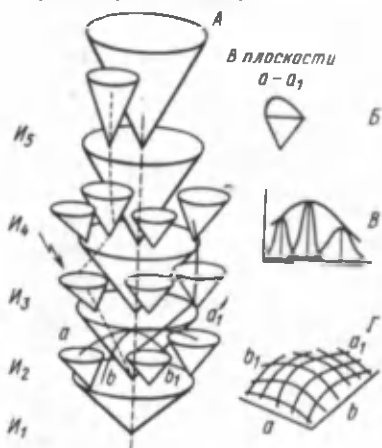


Рис. 23. Модель сочетания явлений детерминации, поливариантности процессов развития и ширины нормы реакции в онтогенезе:

А — изменение нормы реакции; Б — реализация потенций, описанная кривой с одним максимумом; В — точка кривой как отражение средней с ошибкой и коэффициентом вариации; Г — зависимость реализации потенций от двух факторов как поверхность отклика; I<sub>1</sub> — I<sub>5</sub> — инициалы.

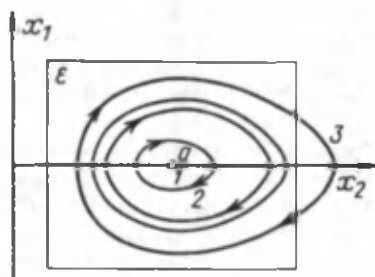


Рис. 24. Определение устойчивости (Ляпунов, 1950).

1-3 — соответственно площади различных отклонений от  $a$ .

вития системы, которое, с одной стороны, определяется специфическими для этого этапа процессами, а с другой, — детерминирует процессы, реализуемые на следующем этапе (рис. 23).

В зависимости от условий равные возможности генотипа реализуются по-разному. Неполная реализация может быть изображена конусами меньших размеров. Зависимость реализации потенциалов от внешних факторов описывается кривой с одним максимумом (рис. 23), каждая точка которой соответствует некоторой средней величине со своей ошибкой и своим коэффициентом вариации (рис. 23). Зависимость от двух факторов ограничивается поверхностью отклика также с одним максимумом (рис. 23). Можно полагать, что привлечение большого числа переменных мало повлияет на форму графика, поскольку характер процесса лимитируют факторы, находящиеся в минимуме или пессимуме.

Говоря об устойчивости растения как системы, вспомним определение устойчивости применительно к состоянию равновесия, сформулированное А. М. Ляпуновым (1950). На рисунке 24 приведена область  $\epsilon$  допустимых отклонений от неподвижной точки  $a$  в фазовом пространстве  $x_1, x_2$ . Равновесие устойчиво, если какие-либо отклонения от  $a$  не выходят за пределы области  $\epsilon$ . В нашем случае любые площади в пределах области  $\epsilon$  будут основаниями конусов на рисунке 23. Нетрудно заметить, что мы должны оперировать понятиями экспрессивности и пенетрантности, коль скоро речь идет о степени выраженности изучаемого признака или свойства в границах, определяемых наличием или отсутствием необходимых факторов среды.

Была предпринята попытка описать некую общую границу нормы реакции для совокупности особей на конкретном этапе развития при допущении, что в общем случае индивидуальная продуктивность растений является вариабельным признаком и характеризует однородность популяции, и несходство между отдельными особями, выращенными в одинаковых условиях, еще не указывает на различную реакцию растительного организма. Зависимость площади листьев от температуры и интенсивности света, которую изучали авторы этой работы, описывалась поверхностью отклика, имеющей форму конуса (Усъяров, Селицкая, 1982).

Перечисленные понятия в основном используются при характеристике сорта, то есть большой совокупности особей. Однако необходимо

иметь в виду, что генетической программой "вообще" обладает именно сорт, а у отдельных особей она варьирует по разным причинам. Поэтому описывать поведение особи часто приходится некими средними величинами, при этом всегда возникает вопрос о репрезентативности выборки. Более информативен анализ распределения особей с той или иной степенью проявления реакции. Существует еще один способ выражения устойчивости — как доли погибших организмов относительно введенных в эксперимент, который применяется, например, для оценки морозостойкости или радиостойкости. Такой показатель, очевидно, скорее характеризует состав популяции, чем реакцию особи, а точнее — зависимость реакции популяции от некоторой средней характеристики составляющих ее особей.

Пока, учитывая современные теоретические представления по этому вопросу и экспериментальные возможности, разумнее говорить о широте нормы реакции популяции или сорта в целом. Тем не менее, опираясь на усредненные показатели (средняя по выборке), мы судим с определенными допущениями о широте нормы реакции представителей популяции, то есть особей.

При изучении реакции растения на стресс необходимо иметь в виду три обстоятельства: состояние объекта, режим воздействия и условия после воздействия.

Характер реакции объекта прежде всего зависит от его состояния. Состояние объекта в конечном счете определяется условиями выращивания и генетическим потенциалом. На примере выборки данного сорта это состояние, точнее степень реализации генетической программы, может быть описано как качество сформировавшихся семян или растений в данную фазу. Для простоты этот результат взаимодействия генотипа и среды можно определить по такому интегральному тесту, как накопление биомассы. Более детальное рассмотрение включает оценку наличия структурных и метаболических резервов, степени сбалансированности деятельности ферментов, физико-химического состояния клетки и т. п. Иными словами, состояние объекта характеризуется состоянием его элементов и процессов и имеет достаточно четкую градацию.

В процессе индивидуального развития состояние объекта меняется. Каждому этапу свойственны процессы, имеющие главенствующее значение, и определенное соотношение остальных, то есть фоновых процессов. Это приводит к появлению критических периодов по какому-либо фактору. Степень "критичности" определяется опять же по такому интегральному показателю, как накопление биомассы или урожай семян.

Режим воздействия имеет большое значение в силу ряда причин. Во-первых, в разряд стрессовых попадают факторы, необходимые для жизнедеятельности (температура, свет, влажность, элементы минерального питания и т. п.), в случае превышения значений, допускаемых физиологической нормой системы. Во-вторых, следует помнить, что выход за пределы нормы может произойти внезапно (например, перепад температуры) или постепенно, что бывает чаще, но особенно остро сказаться

ся в соответствующий критический период. Например, недостаток бора, заданный с начала вегетации, проявится в период спорогенеза.

В природе чаще встречаются именно такие ситуации, когда лимитирующий фактор действует непрерывно (холодная погода, недостаток азота, кислотность и т. п.), но особенно остро дает о себе знать в критический период. Обычно ликвидация лимитирующего фактора позволяет исключить ситуацию, грозящую снижением урожая. Гораздо опаснее резкая смена напряженности фактора: резкое похолодание (вплоть до заморозков), резкое снижение влажности воздуха (суховеи), резкое увеличение количества осадков со снижением температуры и т. п. В таком случае эффект действия целиком определяется состоянием объекта и быстротой смены фактора. Происходящие при этом процессы легко моделируются на примере действия  $\gamma$ -излучения.

Постоянный дефицит по какому-либо фактору формирует определенное состояние объекта. При этом стресс по другому фактору приобретает иное значение, и приходится говорить о зависимости реакции от состояния, созданного дефицитом какого-либо элемента, и напряженности (режима) фактора, вызывающего стресс.

В связи с обсуждением вопроса о роли режима следует вспомнить, что при кратковременном, но сильном воздействии, например  $\gamma$ -облучении, эффект наблюдается на протяжении двух этапов органогенеза.

Другой важный момент касается последовательного действия двух стрессовых факторов. Достаточно распространенная картина, когда после непогоды проводят обработку гербицидами или подкормки и т. п. Это, если учитывать универсальность реакции, в значительной степени усложняет оценку ее характера: второй фактор может действовать в фазу повреждения первым или в фазу адаптации. Естественно, в этих случаях суммарный эффект будет разным.

Известен закон количества раздражения (Либберт, 1976): эффект раздражения ( $R$ ) есть функция количества раздражения, то есть произведения интенсивности раздражения ( $i$ ) на его продолжительность ( $t$ ):  $R = f(i \cdot t)$ . Уменьшение интенсивности раздражения может компенсироваться удлинением срока воздействия и наоборот. Этот закон применим для пороговых значений воздействия. Количество раздражения отражает количество энергии, необходимое для того, чтобы привести в действие пусковой механизм реакции. Вне этих границ данный закон приложим лишь в ограниченной степени, потому что раздражение со временем может вызвать закаливание и повысить порог реакции (снижение чувствительности) или же, коль скоро система функционирует, привести к расходу резервов (истощение).

Условиями после воздействия определяются либо восстановление после поражения (если оно было), либо усиление эффекта предыдущего фактора за счет дополнения последующим.

Обсуждаемый вопрос имеет важное значение, так как быстрое изменение условий (например, улучшение погоды) будет действовать как стресс. Вообще при любой резкой смене напряженности фактора, который в определенный период формирует состояние объекта, он начинает



играть роль стрессора. При постепенном изменении размерности фактора состояние организма также постепенно изменяется (адаптация). Если фактор изменяется с определенной периодичностью, то организм адаптируется к таким условиям, и в этом случае эффект отличается от обычных последствий резкого перепада условий.

#### **Изменение реакции растений на внешние условия в онтогенезе**

Многочисленные наблюдения и эксперименты позволили сделать вывод, что реакции растений на действие факторов среды неодинаковы на разных этапах органогенеза (Куперман, 1977). П. И. Броунов (1951) первым сформулировал положение о критических периодах в онтогенезе сельскохозяйственных растений. Его работы стимулировали многочисленные исследования реакции растений на действие температурного и водного факторов, которые позволили не только подтвердить существование соответствующих критических периодов, но и установить различия между культурами и сортами по этому признаку (Заблуда, 1948; Сказкин, 1971). Обычно реакцию оценивают снижением урожая биомассы и семян, фиксируя изменения в структуре растений (урожая). Следует подчеркнуть, что анализ результатов в конце вегетационного периода все же в большей степени свидетельствует об устойчивости (об эффективности восстановительных систем), нежели о чувствительности (отзывчивости) растений.

Неоднозначность реакции на один и то же фактор в онтогенезе побудила изучить отношение растений к содержанию элементов минерального питания: методика переноса растений в водной культуре на питательные среды с контролируемым составом позволяет вычленить периоды повышенной чувствительности к дефициту ряда элементов (критические периоды).

В то же время методом подвижной шкалы (Авдонин, 1954) удалось не только подтвердить наличие критических периодов, но и выявить периоды так называемой максимальной эффективности, когда внесение подкормок дает наилучший результат. Важно отметить, что для элементов минерального питания критические периоды и периоды максимальной эффективности в онтогенезе не совпадают по времени. Это обстоятельство несколько настораживало, поскольку для температурного фактора и водного режима оба периода совпадают, и усугублялось тем, что к этому времени было четко сформулировано положение о равнозначности света, тепла, воды и питания в жизни растений (Вильямс, 1947).

Последствия показали, что, несмотря на равноценность этих факторов, механизм их использования растением и, следовательно, отношение к ним, различаются. При более детальном рассмотрении стали очевидны и различия между перечисленными факторами, которыми обусловлена их роль в жизнедеятельности растений. Теплом определяется интенсивность и скорость реакций; роль воды в основном связывают

с представлениями о транспирации, с терморегуляцией через испарение, с полутным транспортом элементов корневого питания и, в последнюю очередь, с участием в морфогенезе. Во всяком случае, дефицит воды в определенные периоды онтогенеза может привести к снижению продуктивности. Свет и элементы минерального питания оказываются в несколько ином положении. Энергия света запасается в виде продуктов фотосинтеза, и дефицит освещенности может компенсироваться наличием резервов, хотя имеются данные, что в период образования тетрад растения четко реагируют на снижение интенсивности освещения (Новиков, 1956). Трудно допустить, что к этому времени растения не обладает общим запасом углеводов и иных метаболитов. Скорее речь может идти или о синтезе специфических для данного периода веществ, или о формативной роли света.

Элементы минерального питания в онтогенезе также резервируются в виде соединений азота и фосфора в период перед дифференцировкой. Кроме того, установлено, что максимум накопления приходится на переход к формированию генеративных органов (Журбицкий, 1964). Важно также и то, что в онтогенезе наблюдается закономерное изменение соотношения азота, фосфора и калия, не зависящее от соотношения этих элементов в среде (Арбузова, Ниловская, Силецкая, 1978; Осипова, 1979).

Сопоставление данных по критическому периоду и периоду максимальной эффективности подкормок (Авдонин, 1954) с данными по максимуму накопления и, самое главное, с фазами развития и этапами органогенеза позволяет отметить следующее. "Критичность" периода, фиксируемая по снижению урожая (отдаленный эффект), наблюдается в тот отрезок жизни растения, когда накапливается резерв, направляемый в дальнейшем на формирование соцветия. В случае отсутствия резерва процесс формирования нормального соцветия будет приостановлен, хотя именно переход к заложению и формированию генеративных органов сопровождается интенсификацией поглощения элементов минерального питания. При наличии достаточного резерва дополнительным поступлением питательных веществ гарантируется нормальное течение морфогенеза всех элементов соцветия. Именно поэтому подкормки способствуют росту продуктивности.

Возможно, что аналогично объясняется факт наличия критических периодов по длине дня, спектральному составу или интенсивности освещения. Не исключено, что все эти реакции связаны с "темновыми" процессами образования веществ, необходимых для осуществления конкретных органобластительных процессов; в ряде случаев эти вещества могут откладываться задолго до начала дифференцировки, в других они синтезируются непосредственно перед использованием.

Таким образом, уровень устойчивости растений в онтогенезе меняется. Обычно он низок в период прорастания и у молодых растений, затем повышается в период заложения вегетативных органов (II этап органогенеза, фаза розетки), а в дальнейшем при переходе к заложению и формированию генеративных органов начинает снижаться, достигая

минимуму в период спорогенеза (образование тетрад). Затем наблюдается повышение устойчивости. Необходимо подчеркнуть, что с изменением устойчивости в онтогенезе коррелируют изменения некоторых физико-химических свойств цитоплазмы, связанных с водно-осмотическим режимом клеток, а также с содержанием гистонов, блокирующих ДНК (Удовенко, 1977). Есть основание полагать, что в чистом виде кривая устойчивости также хорошо коррелирует с изменением митотической активности и, вероятно, с синхронизацией клеточной популяции меристем. Поскольку наиболее чувствительные к экстремальным воздействиям периоды отличаются большой интенсивностью синтеза и, естественно, связанных с ним ростовых процессов (Моткалюк, Савицкая, 1971), то уместно допустить, что при стрессе блокируются именно синтетические реакции (Удовенко, 1979) и, как следствие, снижается митотическая активность клеток и тканей. Индуцированная таким образом репопуляция клеток с мобилизацией резервов из зон покоя требует известного времени и в общем-то не обеспечивает полную компенсацию. При большой стрессовой нагрузке это выявляется при анализе структуры растений и урожая.

До сих пор речь шла о реакции, когда стрессор действует на неподготовленное растение, состояние которого определяется условиями выращивания, принятыми за оптимальные. Стрессор же в этом случае выступает в качестве "проявителя" потенциальных возможностей генотипа. Вероятно, такой подход может быть в какой-то степени приемлем при сравнении двух генотипов или двух отрезков онтогенеза. В то же время в литературе имеются данные, свидетельствующие о неоднозначности реакции на стрессы в разных экспериментах. В связи с этим необходимо уточнить, что чувствительность (высота физиологического порога) и устойчивость (способность к эффективной репарации) — свойства развивающиеся, хотя потенциально определяемые генотипом. Способность переходить на режим адаптации как раз свидетельствует в пользу того, что устойчивость реализуется в процессе взаимодействия генотипа со средой и ее степень определяется состоянием организма, напряженностью и направленностью процессов метаболизма в момент действия фактора. Это положение важно не только при сравнении реакции двух сортов, но, самое главное, при установлении причин различной реакции одного и того же сорта на сходные воздействия. В данной ситуации имеет значение не только фаза развития к моменту действия на растение того или иного фактора, но и интенсивность процессов, свойственных данной фазе (возможно в сочетании).

В качестве примера можно рассмотреть характер реакции семян на облучение в небольших дозах. В работах разных авторов приводятся результаты, которые не позволяют составить однозначное мнение об изучаемой реакции. Было сделано допущение, что эффективность предпосевной обработки зависит от состояния семян. В качестве показателя состояния была выбрана лабораторная всхожесть — показатель в значительной степени обобщенный, поскольку всхожесть может определяться числом жизнеспособных семян, числом семян, не вышедших из покоя,

и другими причинами. Есть и другие параметры, например энергия прорастания или сила роста, которые отражают интенсивность обменных процессов в прорастающем семени.

При работе с большими партиями семян лабораторная всхожесть оказалась удобным и достаточно корректным тестом, позволяющим в общих чертах описать зависимость реакции семян на облучение от их состояния. Анализ всей совокупности данных выявил ее параболический характер при одной и той же дозе (рис. 25). Сходимость расчетных и фактических данных достаточно высока ( $\eta = 0,8$ ), однако далека от идеальной. Причина этого несоответствия может заключаться в том, что во-первых, показатель "лабораторная всхожесть" не является всеобъемлющим, во-вторых, для каждой конкретной партии семян целесообразно подбирать свою дозу, способную вызвать максимальное проявление эффекта. Существование феномена универсальности ответной реакции позволяет рассматривать приведенный пример как приемлемый для анализа характера реакции на действие других факторов в зависимости от состояния объекта.

Столь же важно и состояние вегетирующих растений при изучении

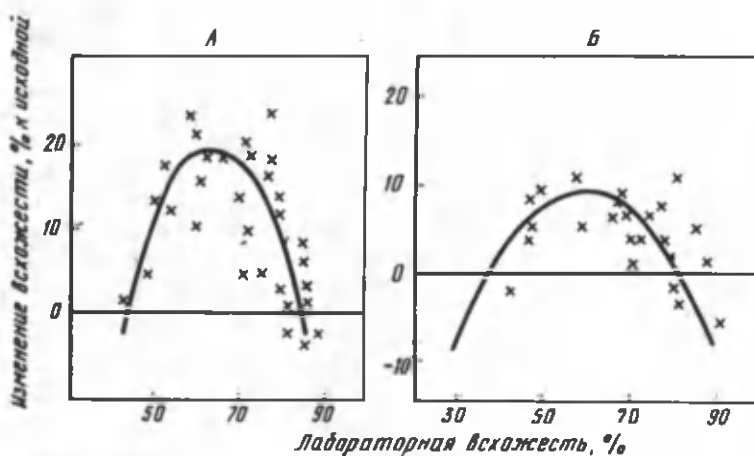


Рис. 25. Эффективность предпосевного облучения семян яровых зерновых культур (А) и капусты (Б) при разном состоянии семян, оцененная по лабораторной всхожести.

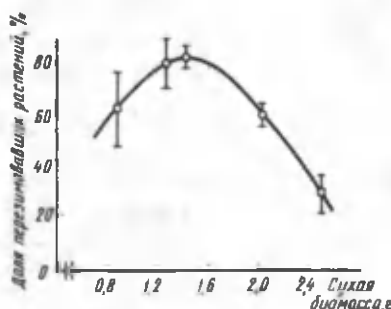


Рис. 26. Зависимость перезимовки от величины сухой массы растений озимой пшеницы Мироновская 808 в конце II фазы закаливания

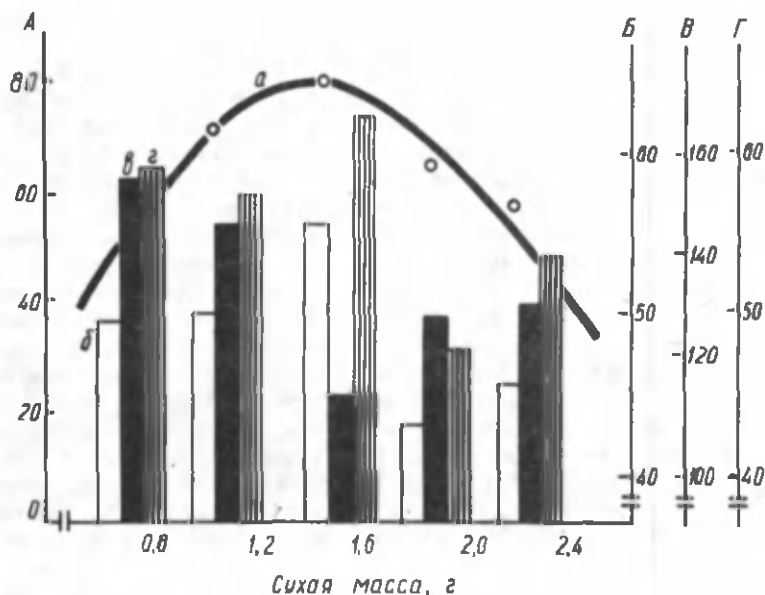


Рис. 27. Зависимость перезимовки растений озимой пшеницы Мироновская 808 от состояния растений в конце II фазы закаливания:

А — перезимовавшие растения, %; Б — связанная вода, %; В — сумма сахаров, мг/г сухой массы; Г — дыхание, мг  $\text{CO}_2$ /г сырой массы; а-г — соответствующие значения параметров А-Г.

их реакции. Например, общеизвестно, что проростки яровых и озимых сортов сложно различить по их отношению к действию отрицательной температуры: и те и другие погибают. В последнее время высказывается мнение, что яровые и озимые различаются лишь продолжительностью вегетационного периода и степенью кущения (Мошков, 1980, 1981). Вместе с тем при изменении режима выращивания (в "осенних" условиях) выявляются четкие различия в реакции на внешние факторы: яровые продолжают развитие и переходят на III этап органогенеза (Абрамова, Кудрявцева, 1974), при теплой осени возможен переход к выходу в трубку, а озимые достигают только II этапа органогенеза, после чего их рост существенно замедляется. Степень торможения ростовых процессов хорошо коррелирует с уровнем зимостойкости (Васильев, 1956). В состоянии заторможенного роста растения проходят закаливание (Туманов, 1940). Таким образом, озимые способны в полевых условиях проходить закаливание, а яровые не способны, хотя в эксперименте их устойчивость к отрицательной температуре может быть повышена (Туманов, 1967; Красавцев, 1974).

Одна из причин перехода озимых на стадию закаливания заключается в их высокой требовательности к условиям: они начинают интенсивный рост при более высокой температуре и большей интенсивности освещения,

чем яровые (Батыгин, 1958; Проценко, Власюк, Колоша, 1969). Иными словами, для озимых характерен высокий температурный порог ростовых процессов. В качестве теста для оценки состояния растений при закаливании целесообразно пользоваться таким интегральным показателем, как сухая масса на конец закаливания (Татьянко, 1982).

На рисунке 26 представлена кривая, иллюстрирующая зависимость перезимовки от сухой биомассы растений на конец второй фазы закаливания, то есть к тому времени, когда растения способны противостоять стрессовым воздействиям низких температур. Необходимо подчеркнуть, что на графике приведены результаты перезимовки озимой пшеницы Мироновская 808, высеянной в оптимальные для Ленинградской области сроки — 23–26 августа. В данном случае по годам изменялась в большей степени только сумма температур выше  $10^{\circ}\text{C}$ . Соответствующие расчеты показали, что корреляция между накопленной биомассой и суммой температур выше  $10^{\circ}\text{C}$  и выше  $5^{\circ}\text{C}$  составляет соответственно  $r = +0,994$  и  $r = +0,886$ . Таким образом, фактором, определяющим интегральную характеристику состояния растений озимой пшеницы перед зимовкой, является количество тепла в период осенней вегетации. Естественно сделать вывод, что температура определяла и интенсивность метаболизма. Анализ данных по содержанию суммы сахаров, интенсивности дыхания и количеству связанной воды показал, что для каждого конкретного значения биомассы существует свое сочетание перечисленных показателей метаболизма (рис. 27).

Если же сравнить несколько вариантов опытов за один год, не различающихся по показателю перезимовки, то обнаружится разнообразие сочетаний содержания сахаров, скорости дыхания и количества связанной воды, обеспечивающих одинаковый конечный результат (поливариантность решения задачи).

Заслуживает внимания тот факт, что характер кривой перезимовки и кривой выживаемости на конец вегетации аналогичен. Это сходство дает основание полагать, что развитие растений в начальный период определяет их сопротивляемость стрессам в процессе вегетации.

В других опытах в качестве показателя состояния организма использовали степень подавления метаболических и ростовых процессов при снижении температуры. Соответствующие расчеты показали довольно тесную связь между этим параметром и показателем перезимовки. Такой же подход был использован нами при изучении засухоустойчивости растений ярового ячменя (сорта Мари и Московский 121) в различные периоды онтогенеза. Оказалось, что и засухоустойчивость растений зависит от величины биомассы в период стрессового воздействия. (Поталова, 1982). Эта закономерность прослеживается на протяжении всего онтогенеза, меняются лишь восстановительные способности растения, что в итоге характеризуется величиной урожая.

Надо полагать, что реакция растений на любой фактор в зависимости от состояния будет описываться кривой с одним максимумом.

Понятие "режим воздействия" включает целый ряд условий, которые описаны главным образом феноменологически. В первую очередь

необходимо назвать проникающую способность действующего агента: глубину проникновения, время проникновения. О чем идет речь, станет ясно, если сравнить эффект изменения температуры и влажности среды, действия  $\gamma$ -излучения и раствора какого-либо гербицида. Изменение количества энергии будет воспринято объектом практически мгновенно, тогда как накопление гербицида или дефицит воды проявится постепенно.

Другое немаловажное обстоятельство заключается в том, на какую мишень направлено действие агента. Из числа уже названных факторов  $\gamma$ -излучение вызовет деструкцию на молекулярном уровне, изменение количества тепла отразится на работе ферментов ( $Q_{10}$ ), недостаток поступления воды повлечет за собой изменение концентрации ионов внутри клетки, а гербицид будет вовлечен в метаболизме и вызовет его нарушение.

Оба обстоятельства подчеркивают высокую специфичность реакции, и если ее изучают чувствительными методами вскоре после начала действия фактора, то у исследователя на этот счет не остается никаких сомнений. Однако чем больше времени проходит от начала действия фактора до оценки реакции и чем выше уровень организации системы, на котором она оценивается, тем в большей степени проявляется ее универсальность.

Необходимо учитывать также способ воздействия. В конечном счете речь идет о реализации формулы "доза = мощность  $\times$  время". В исследованиях применяют аккордное, пролонгированное и хроническое воз-

Устойчивость как  
доля выживших  
особей, % к контролю

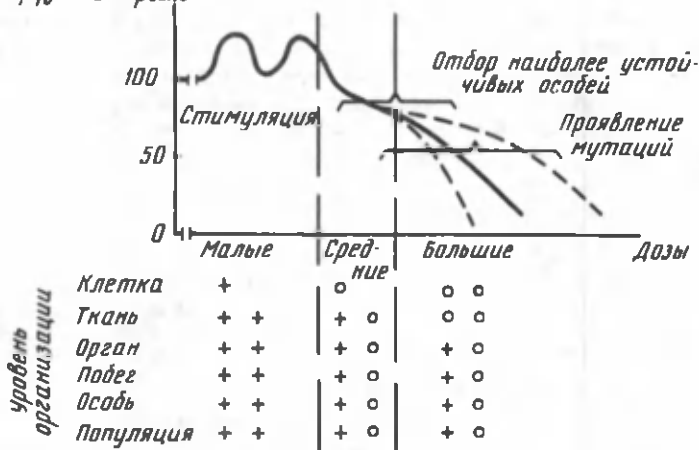


Рис. 28. Зависимость эффекта действующего фактора от его дозы с оценкой преобладающего типа реакции на разных уровнях организации биологической системы.

действие. Например, изменить аккордно водный режим технически сложно, тогда как перепад температуры достигается достаточно просто. Эти особенности осложняют сравнительное изучение характера реакции по признакам на более простых (клеточных, молекулярных) уровнях организации, но не сказываются на таких интегральных показателях, как накопление биомассы или число семян.

Вызывает интерес то, что если графически изобразить характер реакции растений на фактор при любом из перечисленных методов воздействия, то зависимость эффекта будет описана кривой с несколькими максимумами. В качестве примера можно привести данные по такому хорошо дозируемому фактору, как  $\gamma$ -излучение (рис. 28). Характер кривых свидетельствует о том, что в организме развиваются по крайней мере три разнонаправленных процесса. В известном смысле эти изменения можно рассматривать как адаптационные. По-видимому, экспериментально для многих факторов в настоящее время трудно получить такое же описание, однако при изучении развития реакции необходимо иметь в виду отмеченную закономерность.

Понятие "режим воздействия", очевидно, включает также условия, в которых осуществляется воздействие. Известно, например, что в холодную погоду применение гербицидов, равно как и подкормки, малоэффективно. Даже семена (покоящаяся стадия) по-разному реагируют на облучение в зависимости от температуры, при которой их подвергают обработке. В таких случаях довольно сложно решить, является ли второй фактор фоном или же действует совместно с первым фактором, теряя при этом свою специфичность. Подробных исследований такого рода не проводили; приходится допустить обусловленную этими причинами возможность изменения в разных опытах характера протекающей реакции.

Наконец, важным обстоятельством при изучении развития реакции являются условия, складывающиеся после воздействия. В этом случае, вероятно, заслуживают внимания два момента: быстрота перехода к новым (обычно нормальным с точки зрения экспериментатора) условиям и соответствие этих условий восстановительным возможностям организма.

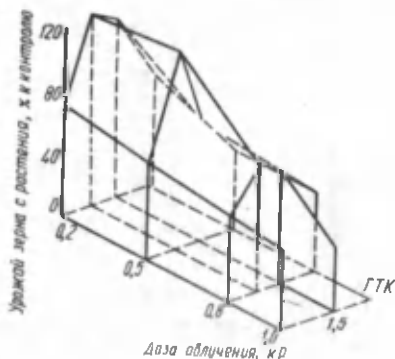


Рис. 29. Реакция ярового ячменя сорта Винер на действие  $\gamma$ -излучения на IV этапе органогенеза в зависимости от погодных условий, определяемых по гидротермическому коэффициенту (ГТК).



Переход от одних условий к другим, то есть их перепад, может оказаться дополнительным стрессовым воздействием, что уже само по себе способно изменить картину течения реакции. При оценке соответствия условий восстановительным возможностям организма в связи с рассмотрением вопроса об изменении устойчивости растений в их онтогенезе необходимо помнить, что в конце вегетативной фазы резервы исчерпываются и надежность, естественно, падает. Наиболее вредоносно воздействие в период редукционного деления. Сказанное, безусловно, относится к культурным растениям, подвергавшимся длительной селекции. У диких растений восстановительные возможности несколько иные, и вероятность отказов на уровне организма существенно снижена. Во всяком случае, в благоприятных условиях поражающее действие стрессора на них обычно выражено в меньшей степени (рис. 29).

### Преадаптация

Следует обратить внимание на группу факторов, которые свидетельствуют в пользу наличия у растений значительно более широких репарационных возможностей по сравнению с тем, что до сих пор выявлено.

Известно, что отбор идет по фенотипу, а не по генотипу. Критерием конкурентной способности формы является ее плодовитость в конкретных условиях. Достаточная численность оставленных потомков свидетельствует о нормальном течении онтогенеза: если и имели место какие-либо нарушения на тех или иных уровнях организации, то они не оказались существенными настолько, чтобы нарушить геномные, морфогенетические и функциональные корреляции.

В практике селекции создание нового сорта (генотипа) ведется по фенотипу в конкретных почвенно-климатических условиях, затем начинается экологическое испытание, районирование, и мы неожиданно сталкиваемся с тем, что сорт оказывается конкурентоспособным в условиях, существенно отличающихся от тех, в которых создавался. Например, яровая пшеница Лютеценс 062, выведенная в условиях жаркого и сухого климата, возделывалась в Ленинградской области с ее прохладным и достаточно влажным летом. Осимая пшеница Мироновская 808, созданная в условиях лесостепи, районирована не только под Ленинградом, но и в Поволжье. Следовательно, такие сорта обладают механизмами, обеспечивающими нормальное осуществление функций в довольно широком диапазоне условий. Более того, при интродукции в более северные районы Мироновская 808 не проявляет повышенную вариабельность признаков (Ремесло и др., 1981).

Еще более удивительно наличие у растений систем устойчивости к таким уровням воздействия, которые в естественных условиях не встречаются и, естественно, не могли быть факторами отбора. Речь, например, идет о развитии реакции на  $\gamma$ -облучение в дозах 1000 рад и более или магнитные поля, напряженность которых превышает среднюю напряженность магнитного поля Земли в десятки и сотни раз. Соответ-

ствующие анализы и наблюдения показывают, что и при чрезвычайных воздействиях реакция развивается таким же образом, как в случае естественных стрессоров. Столь высокая потенциальная резистентность заслуживает более пристального внимания. Необходим анализ способов создания сортов с широкой нормой реакции (подбор родительских пар, сочетание факторов среды, обеспечивших становление нового пластичного генотипа), что позволит разработать теоретическую основу и методы выведения сортов с повышенной пластичностью. В то же время с помощью достаточно хорошо дозируемых так называемых искусственных факторов воздействия можно проводить экспресс-оценку селекционного материала.

## ОСОБЬ И ПОПУЛЯЦИЯ

Анализ данных литературы показывает, что онтогенез обычно рассматривали без учета того, что особь является частью сообщества — популяции, и, естественно, ее поведение, особенно реализация потенциальных возможностей, нормируется законами этого сообщества. Вопрос о соотношении особи и популяции как части и целого обычно рассматривается в других разделах биологии — популяционной и экологической генетике, экологии и агротехнике. Такой подход сужает рамки наших представлений о многообразии онтогенеза.

Тем не менее, изучая, например, динамику содержания каких-либо веществ в ту или иную фазу, мы вынуждены изымать из популяции растений группу особей и усредненный результат анализа переносить на отдельный организм. С известными допущениями такой подход приемлем. Сложнее обстоит дело при изучении зимостойкости, определяемой как процент погибших особей; в этом случае метаболические причины разной устойчивости устанавливаются по анализу группы особей до стресса, среди которых есть представители и тех, которые погибнут, и тех, которые выживут. Следовательно, при этом получить информацию о потенциальной устойчивости конкретного индивидуума не удастся, и исследователи довольствуются положением, что в частном отражается общее. Вместе с тем в популяции мы всегда имеем дело с распределением по конкретному признаку, свидетельствующим о разнообразии особей. Такой индивидуальный подход удается реализовать при наблюдениях за внешними признаками: наступлением определенной фазы развития, площадью листьев, высотой растений и т. п., но он совершенно исключен при изучении вариации обменных процессов у отдельных особей, особенно при попытке сопоставить ту или иную направленность и интенсивность метаболизма со скоростью роста или продуктивностью.

Коль скоро природа генотипа выявляется по фенотипу, для определения таких элементарных вариаций признаков или свойств, которые на доступном, достаточно большом материале далее не подразделяются, было предложено понятие "фен" (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Гло-тов, 1973). Само определение предполагает нахождение средней и установление границ варьирования. Таким образом, выражение какого-либо

признака или свойства в онтогенезе рассматривается как некий стандарт.

Поскольку фенотип — продукт взаимодействия генотипа с конкретной средой, он никогда не отражает полностью всю сложность и потенции генотипа. В то же время популяционная генетика даже при определенной методической ограниченности позволяет выявить весьма сложную генетическую структуру сообщества растений, то есть гетерогенность форм, входящих в это сообщество.

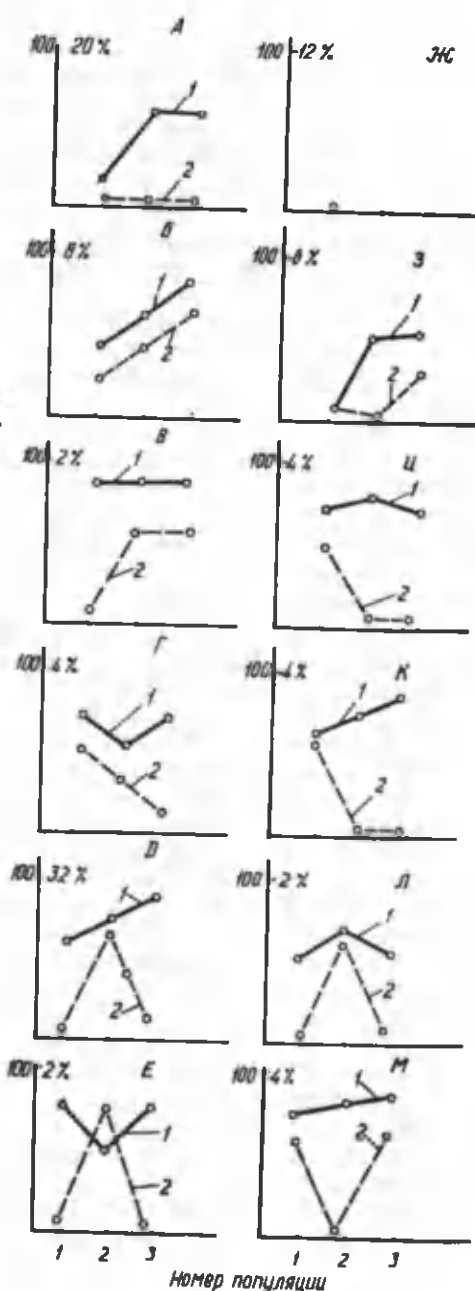
Многолетние исследования показали, что популяция состоит из элементов — экзэлементов, представляющих собой первичное групповое образование в пределах популяции, с которым может оперировать отбор (Синская, 1948, 1961). Считается, что экзэлементы представлены достаточно выровненными особями, обладающими одинаковыми адаптационными возможностями. В таком случае описание онтогенеза по анализу выборки представляется вполне разумным.

Дальнейшее изучение состава популяций привело к выделению микрогрупп, выровненных морфологически, но с различной реакцией при выращивании в необычных условиях. При перенесении потомства таких растений в обычные условия несходство не проявляется. Описываемые группы получили наименование криптоэлементов (Агаев, 1978, 1979). Интересно то, что на провокационных фонах криптоэлементы в первую очередь различаются по характеру развития. Так, одна из популяций пшеницы-однозернянки вела себя как весьма однородная при осеннем посеве в районах Махачкалы и Ташкента, а также при ранневесеннем посеве под Ленинградом, а в летних посевах под Ленинградом наблюдалось большое разнообразие форм по габитусу, энергии кущения, скорости развития и другим признакам, при этом прослеживалось расчленение на три типа криптоэлементов: 1) ранний — с полуразвалистым кустом и слабым кущением, 2) средний — с развалистым кустом и высокой энергией кущения и 3) поздний — с полустелющимся кустом и очень высокой энергией кущения. При позднеосеннем посеве под Ленинградом особи первого типа, как правило, погибают, второго — частично перезимовывают, а третьего — перезимовывают в основной массе. Изучение наследования этих признаков показало, что особи из первого и третьего криптоэлементов воспроизводят в основном свои типы и отчасти второй. Что же касается второго криптоэлемента, то здесь в потомстве достаточно часто встречаются особи первого и третьего криптоэлементов. Таким образом, мы сталкиваемся со сложным составом популяции, дифференцированной по типам осуществления онтогенеза и норме реакции, а самое главное, со сложным характером наследования типов развития, предполагающим наличие гетерозиготности.

Приведенный пример, как и результаты других многочисленных экспериментов, позволил сделать вывод, что криптоэлементная дифференциация обладает двойственной природой, поскольку она базируется, с одной стороны, на разнообразии генотипов по нормам реакции, а с другой, — на длительно-модификационной изменчивости (Агаев, 1979).

Применение провокационно-фоновой методики — не единственный спо-

Доля особей с измененным признаком, %



соб разложения популяции на составные части, различающиеся по нормам реакции на сочетание факторов внешней среды. Отмечено, что в состав популяции входят особи с разным ответом на действие мутагенов, например  $\gamma$ -излучения (Шангин-Березовский, 1964). Анализ потомства таких особей выявил различную мутабельность в пределах одного варианта воздействия, что привело к постановке вопроса о необходимости проведения учета мутаций для родственных "блоков", то есть без смешивания семян при общем обмолоте.

Такой "побочный" анализ на примере сорта Мари показал, что даже контроли различаются характером спонтанной мутабельности и уровнем продуктивности в ряду поколений, в результате чего по этому признаку растения разделили на 12 типов (рис. 30).

Приведенный материал свидетельствует о существенной ограничен-

Рис. 30. Генерогенность популяции ярового ячменя сорта Мари (А-М) по продуктивности (1) и мутабельности (2):

число блоков — 50; на графиках приведены значения доли блоков (генотипов) с данным типом изменения продуктивности и мутабельности; блок — совокупность особей с общим предком.

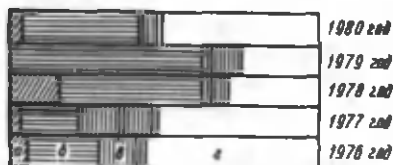


Рис. 31. Динамика численности популяции озимой пшеницы сорта Мирновская 808 по годам:

а-г — доля растений (%), элиминированных из посевов соответственно в осенний, зимний, весенний и к концу летнего периода вегетации.

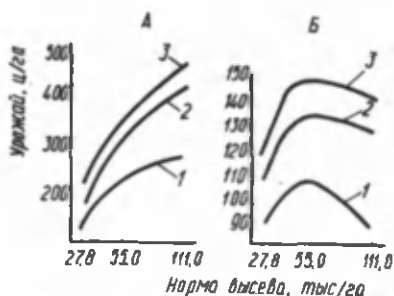


Рис. 32. Урожай силосной массы кукурузы (А) и початков в фазу молочно-восковой спелости (Б) при разных дозах удобрений в зависимости от нормы высева:

1 — без удобрений; 2 —  $N_{40}P_{40}K_{40}$ ; 3 —  $N_{120}P_{120}K_{120}$  (по Синягину, 1975).

ности применения принципа оценки "среднего" онтогенеза для понимания жизни отдельной особи. Положение, что в частном отражается общее, не теряет своей силы, так как все особи действительно растут, развиваются и воспроизводят себя подобных по генетическим программам, свойственным виду или сорту, однако при этом допустимо варьирование в определенных пределах.

Не меньший интерес представляет вопрос о значимости подобной индивидуальности для существования популяции как целого.

Рассмотрим пример динамики численности особей в посевах озимой пшеницы Мирновская 808 (рис. 31). Многолетние опыты показывают, что доля растений, элиминированных из популяции в разные периоды вегетации, численно изменяется, однако количество особей на конец онтогенеза, участвующих в формировании урожая, практически постоянно. Создается впечатление, что изначально в популяции всегда имеются индивидуумы, которые по тем или иным причинам не способны выдерживать нагрузки со стороны внешней среды (толщина почвы над семенем или ограниченность площади питания, условия перезимовки или нарушение водного режима в весенне-летний период). Разумеется, что выживаемость изменится в случае изменения самой "нагрузки". Например, замена севалочного посева на ручной приведет к выравниванию глубины заделки семян и размещения растений на площади, оптимизация срока посева и увеличение доз минерального питания создадут лучшие условия для роста и закалывания. Однако не следует забывать, что разнообразие состава популяции проявляется именно в экстремальных условиях.

К таким условиям относится также существенное увеличение или уменьшение эдафического пространства, регулируемого на практике нормой высева. Изменение площади питания позволяет выявить потенции роста и продуктивности растений. И. И. Синягин (1975) приводит

данные одного из опытов с кукурузой, когда варьировались нормы высева и дозы удобрений (рис. 32): при заданных нормах высева урожай силосной массы возрастал, причем тем больше, чем выше была доза удобрений; урожай початков описывался кривой с максимумом при норме высева 55 тыс. растений на 1 га. Вообще зависимость между урожаем с единицы площади и величиной площади питания выражается параболической кривой (Синягин, 1975). Такая кривая характерна и для действия многих других агротехнических факторов, например доз удобрений.

Параболический характер кривой объясняет, почему одинаковый урожай можно получить при разных площадях питания растения. Такой подход позволяет вычленить минимальную площадь, требуемую для получения товарного урожая культуры, и предельную, превышение которой уже не приводит к росту урожая с отдельного растения. Естественно, абсолютные значения этих площадей будут меняться в зависимости от сопутствующих факторов, например увеличения или уменьшения количества удобрений или водного режима.

6. Элементы структуры урожая ярового ячменя сорта Московский 121 в зависимости от площади питания отдельных растений (по Никитенко, 1980)

Площадь питания одного растения, см <sup>2</sup>	Продуктивная кустистость, шт.	Масса зерен в главном колосе		Масса зерен с растения	
		шт.	%	шт.	%
75	1,3	17,3	25,4	20,4	40,2
	1,5	21,2	16,7	28,6	41,7
9	1,0	12,1	42,0	12,2	45,4
	1,0	15,5	33,3	15,7	42,5

Примечание. В числителе — данные за 1973, в знаменателе — за 1974 год.

В случае минимальной площади питания в полной мере проявляются процессы так называемого самоизреживания, приводящие к изменению не только количественного, но и качественного состава популяции. Что касается стабилизации урожая при предельных площадях питания, то, по мнению И. И. Синягина, он зависит в первую очередь от освещения, притока углекислого газа (факторов, определяющих фотосинтез), но не от наличия питательных веществ. Такой вывод не лишен основания, поскольку имеются данные, подтверждающие усиление ростовых процессов при увеличении концентрации углекислоты или повышенной освещенности. Говорят также о стабилизирующем эффекте, обусловленном изменением скорости роста и интенсивностью морфогенетических процессов. В этом плане интересны данные Г. Ф. Никитенко (1980). Рассмотрим крайние варианты, проанализированные автором, — площади питания 9 и 75 см<sup>2</sup> (табл. 6). При увеличении площади питания

с 9 до 75 см<sup>2</sup>, то есть более чем в 8 раз, и большей освещенности растений продуктивная кустистость повысилась лишь на 30–50%, примерно так же возросло число зерен в главном колосе, а коэффициент вариации снизился в 2 раза. Число зерен на растении возросло примерно на 80% при сохранившемся значении коэффициента вариации, что косвенно свидетельствует о повышении вариабельности показателя продуктивной кустистости.

Увеличение коэффициента вариации числа зерен при площади питания 9 см<sup>2</sup> объясняется возрастающей конкурентоспособностью отдельных особей; при больших площадях питания популяция в этом отношении менее гетерогенна. Правда, несколько неожиданно, что при продуктивной кустистости, равной 1, коэффициенты вариации числа зерен в главном колосе и числа зерен с растения различались.

Анализ элементов структуры урожая свидетельствует о том, что при увеличении площади питания и освещенности благоприятные условия реализовались не полностью из-за того, что процессы морфогенеза не замедлялись; в противном случае (при задержке развития) количество одноименных элементов при увеличении площади питания было бы больше полученного фактически. С уменьшением площади питания повышается вариабельность морфологических признаков, но сокращаются сроки наступления фаз, более дружно происходит созревание (Синягин, 1975).

Упомянувшееся уже явление самоизреживания представляет особый интерес с точки зрения разнообразия индивидуумов, входящих в состав популяции. Численность растений на площади в процессе вегетации изменяется при повышении нормы высева (то есть уменьшении площади питания), при возрастании дефицита воды, освещенности и элементов минерального питания. Степень изреживания посевов зависит и от биологических особенностей культуры. Так, в отдельных вариантах опытов с культурами сплошного сева доля элиминированных растений в процессе вегетации достигала 30% и более. У пропашных культур (сахарная свекла, кукуруза) при загущенных посевах к концу вегетации может сохраниться лишь половина растений (относительно числа высеянных

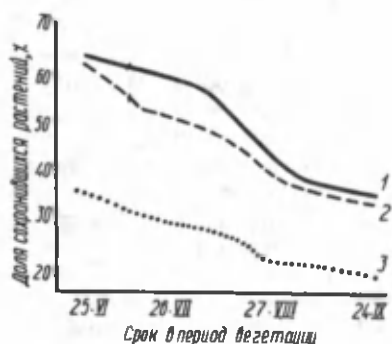


Рис. 33. Изреживание растений в посевах пропашных культур при разном уровне питания:

- 1 — вариант с внесением навоза и NPK;  
2 — вариант с внесением только NPK,  
3 — без удобрений (по Синягину, 1975).

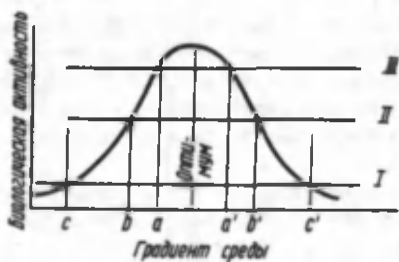


Рис. 34. Зависимость биологической активности особи и популяции от градиента условий среды (по Рифлексу, 1979).

Уровни активности, необходимые для поддержания жизненно важных биологических функций (I), существования особи (II) и существования популяции (III), определяют экстремальные летальные условия ( $c$  и  $c'$ ), пределы выносливости особи ( $b$  и  $b'$ ) и популяции ( $a$  и  $a'$ ).

семян), а при остром дефиците питательных веществ даже меньше (рис. 33).

Дифференциация особей в популяции по конкурентоспособности проходит в несколько этапов. Первый — разделение на ярусы, выделение более мощных и отстающих в росте растений. Затем намечается отставание в развитии и, наконец, гибель таких особей. Напомним, что аналогичный порядок редукции элементов наблюдается в онтогенезе (Куперман, 1977).

По-видимому, причин дифференциации особей в пределах популяции по выживаемости три: наследственные свойства, физиологическая разнокачественность, возникающая в процессе формирования семян, и экологическая нагрузка. При более детальном рассмотрении вопроса о выживаемости растений в процессе вегетации следует отнести к области изучения нормы реакции на условия среды обитания. Р. Рифлекс (1979) приводит графическое описание зависимости биологической активности от градиента условий среды (рис. 34). Автор исходит из того, что для каждого организма имеется некое сочетание условий среды, оптимальное для роста и размножения. При отклонении от оптимума биологическая активность постепенно снижается, что и определяет колоколообразный характер кривой. По мнению Рифлекса, независимо от формы кривой активности распределение вида по экологическому градиенту определяется тремя уровнями толерантности (выносливости). Во-первых, экстремальные условия могут вызвать полное нарушение важнейших биологических функций организма, что быстро приведет к его гибели. Им соответствует область вне отрезка, ограниченного точками  $c$  и  $c_1$  (рис. 34). Во-вторых, для того чтобы в течение длительного времени могло сохраняться стационарное состояние организма, требуется некоторый постоянный уровень биологической активности. В пределах отрезка  $a$  и  $a_1$  градиента среды организм может существовать неопределенно долгое время, а вне их активность слишком низкая для поддержания всех функций на требуемом уровне, поэтому в таких условиях организм может существовать очень недолго. В-третьих, популяция сохранит свою численность лишь в том случае, если гибель компенсируется размножением. При этом биологическая активность особи должна превышать уровень, необходимый только для поддержания существования. В силу этих причин диапазон условий существования популяции уже, чем пределы экологической толерантности отдельной особи.



Таким образом, реакция конкретной особи с ее генотипом и физиологически обеспеченной конституцией на изменение напряженности фактора (или комплекса факторов) среды сугубо индивидуальна. Иными словами, для конкретной особи заданная напряженность фактора может быть предельной, в то время как другой организм в этих же условиях проявит достаточную толерантность. Естественно, это проявляется как дифференциация особей по выживаемости.

Наряду с биологическими особенностями растения причиной более интенсивной элиминации и высокой конкуренции в загущенных посевах служит ускоренное нарастание дефицита питательных веществ, влаги и т. д. О том, что среда в этом отношении оказывается провоцирующим фоном, свидетельствуют факты элиминации отдельных особей в разреженных посевах.

Возникает вопрос, какие же особи сохраняются в популяции в результате описанной дифференциации по выживаемости? Известно, что существует зависимость между семенной продуктивностью и степенью гетерогенности популяции: имеется оптимум разнообразия особей, входящих в состав популяции, когда урожай достигает максимально возможного при конкретном сочетании факторов среды. В зависимости от условий, складывающихся в процессе вегетации, максимум, вероятно, будет смещаться вдоль оси абсцисс. Естественно, о связи гетерогенности популяции с ее продуктивностью можно говорить прежде всего в случае культур сплошного сева или культур, не подвергавшихся селекции на семенную продуктивность (многолетние травы), затем пашных культур с выраженной гетерогенностью соцветий и соответственно семян (сахарная свекла, морковь). У рассадных культур (капуста, томаты) гетерогенность популяции не связана с продуктивностью: при их возделывании агротехнически задается площадь питания, поэтому лучше, если популяция представлена однородными особями, в идеале однопипными гибридами первого поколения.

Среди механизмов дифференциации по интенсивности процессов жизнедеятельности вообще и по выживаемости в частности необходимо упомянуть химические (аллелопатические) взаимодействия растений. Хотя большинство сведений на этот счет касается растений, принадлежащих к разным видам, химическое взаимодействие, вероятно, имеет место и в пределах вида или сорта.

Так, известно, что ауксины или ингибиторы при изменении концентрации стимулируют или подавляют рост и развитие. Теоретически любое вещество, выделяемое как средство противодействия другому виду, в определенных условиях может оказаться губительным и для продуцента: видимо, это следствие того, что отбор не мог благоприятствовать закреплению признака или свойства, направленного на неограниченное накопление массы и плодовитости вида. Вероятно, отклонения от допустимых концентраций метаболитов, регуляторов роста и т. д. — события, столь же редкие, как спонтанные мутации, и могут рассматриваться как один из типов отказа. Поэтому представления о химическом взаимодействии разных видов не следует привлекать для объяснения

отношений между индивидуумами в пределах вида или сорта и тем более говорить о целесообразности снижения в процессе селекции внутрисортного аллелопатического потенциала с целью повышения возможностей выращивания большего числа особей на единице площади.

Не исключено, что у диких видов "сигнальная связь" химической природы играет большую роль, например в регуляции числа проросших семян при повышенных нормах высева или поддержании численности особей и продуктивности с единицы площади. Во всяком случае повышенная способность диких видов к регуляции на популяционном уровне вызывает несомненный интерес.

В реакции популяции на изменение какого-либо внешнего регулятора можно выделить две стороны. При ярко выраженной генетической разнокачественности (гетерогенности) семян и, следовательно, полученных из них растений, концентрация вещества-регулятора оказывается фактором, ограничивающим прорастание семян, вследствие чего создается резерв зачатков на площади. Использование этого резерва может быть начато, как только численность особей данного вида на площади станет критической для его локального сохранения. В то же время концентрация такого вещества служит фоном для выявления (или проявления) той гетерогенности популяции, которая складывается на протяжении всего онтогенеза начиная от зиготы, и является результатом реакции на условия существования.

Таким образом, в результате дифференциации по жизнеспособности в популяции выживают и дают потомство не выдающиеся, а наиболее типичные особи. Что же касается регуляции на уровне аллелопатических взаимодействий, то у растений она оказывается инструментом стабилизирующего отбора, способствующего уменьшению избыточной гетерогенности, которая возникла еще на этапе материнского организма, до величины, обеспечивающей нормальное функционирование популяции.

Безусловно, в процессе селекции утрачены многие механизмы саморегуляции, или самоизреживания, растения весьма выровнены по генотипу и фенотипу, что существенно снижает их устойчивость (главным образом, способность к репарациям на уровне организма) и продуктивность биомассы и семян с единицы площади. Это хорошо иллюстрирует пример реакции на облучение семян и растений культурного ячменя и дикого мака (рис. 35). При повышении дозы как у ячменя,

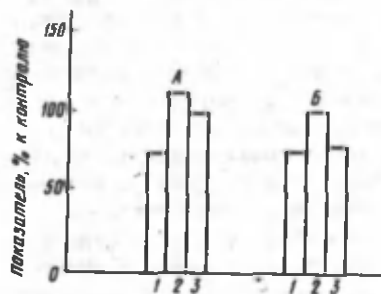


Рис. 35. Качественные и количественные изменения в популяциях растений рода *Salvia* (А) и ярового ячменя сорта Винер (Б) при  $\gamma$ -облучении:

1 — выживаемость, 2 — семенная продуктивность одного растения, 3 — урожай с площади.

так и у мака начинает снижаться численность особей на площади — для каждого из видов имеется своя  $LD_{50}$  в силу дифференциации особей по жизнеспособности. Интересно другое: культурный ячмень при этом не способен поддерживать семенную продуктивность на уровне контроля, тогда как у дикого мака после стресса количество семян даже возрастает по сравнению с контролем в результате резкого увеличения числа боковых побегов и, как следствие, числа цветков. Таким путем компенсировалась частичная стерильность цветков, вызванная облучением.

Обращает на себя внимание и такой факт: при облучении мака семенная продуктивность с площади увеличилась в значительно большей степени, чем возрастало эдафическое пространство в результате гибели части особей под действием  $\gamma$ -излучения. Это свидетельствует в пользу того, что у диких видов по сравнению с культурными потенциальные возможности репарации значительно шире. Только оптимизация условий выращивания (интенсивности светового потока, минерального питания, водного режима) способна вскрыть потенциальные возможности культурных растений, и их продуктивность при этом существенно повышается (Мошков, 1981). Вместе с тем такие режимы не являются оптимальными с точки зрения поддержания генетической стабильности. Выращивание на установках искусственного климата приводит к резкому возрастанию изменчивости в ряду поколений: растения озимой пшеницы сорта Аврора в таких условиях давали яровые формы, образцы с остистыми колосьями и изменением ряда других признаков.

Итак, продуктивность сорта с площади в конечном счете обеспечивается популяцией, а не отдельными особями. Иными словами, урожай не есть простая сумма урожаев отдельных средних индивидуумов, а является результатом их сложных взаимодействий на каждом этапе фитогенеза. Следует помнить, что расширение эдафического пространства для отдельных особей на каком-то этапе не приводит сразу же к усиленному росту. Мы уже отмечали, что интенсивность роста и направленность морфогенеза на последующей стадии зависят от характера этих процессов на предыдущей, важное значение имеют физиологическое состояние растений в каждый конкретный момент и особенности генотипа данной особи (с учетом генетической гетерогенности индивидуумов, входящих в состав популяции).

Большинство сочетаний факторов среды соответствует условиям, в которых скорость роста и развития особей в составе популяции различается незначительно. Если фиксировать фенотипы, гетерогенность все же наблюдается, а в экстремальных условиях, как отмечалось выше, различия могут быть весьма существенными.

## **УЧЕНИЕ ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ И ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАДАЧИ**

Очевидно, что любой признак, в том числе сортовой, есть продукт реализации генетической программы в онтогенезе. Уже в контрольном питомнике оригинатор по росту, развитию, проявлению отдельных при-

наков у потомства оценивает правильность выбора особи-родоначальника. В общих чертах этим определяется необходимость исследования и учета особенностей онтогенеза растений при решении практических задач селекции.

#### ВЫБОР ТИПА РАСТЕНИЯ ПРИ СОЗДАНИИ СОРТА С УЧЕТОМ ТЕХНОЛОГИИ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ И БИОЛОГИИ КУЛЬТУРЫ

В последнее время в связи с изучением продукционного процесса большое внимание уделяется необходимости повышения коэффициента использования ФАР. Соответствующие расчеты показали, что наиболее удачным будет морфологический тип растения с расположением листьев под острым углом к стеблю. Такие формы получили, но их общая продуктивность в конкретных почвенно-климатических условиях была такая же, как и у предшествующих сортов. Это наталкивает на мысль, что в данном случае лимитирующей оказалась не только архитектура растения, но и какие-то другие. (физиологические, биохимические и т. д.) особенности.

Полезную информацию на этот счет содержат данные по изучению продуктивности сортов пшеницы в Нидерландах на протяжении пятидесяти лет (табл. 7). Нетрудно заметить, что урожай общей биомассы за указанное время практически не изменился, скорее наметилась тенденция к его снижению. Вместе с тем доля соломы в общем урожае в результате селекции снизилась на 30%. Аналогичные данные были получены при сравнении урожая сортов пшеницы Одесская 51 и Одесская полукарликовая. В одинаковых вариантах выращивания по предшественнику и дозе удобрений оба сорта характеризовались одинаковым урожаем биомассы, хотя доля зерна в урожае была больше у сорта Одесская полукарликовая (Сечняк, Гармашов, Селиванов, Капус, 1984).

**7. Продуктивность сортов озимой пшеницы после отбора на повышенную долю зерна в урожае без увеличения общей продуктивности сухого вещества (по Ю. Одуму, 1975)**

Сорт	Годы	Урожай, кг/га			Доля зерна в общем урожае
		общий	зерна	соломы	
Вильгельмина	1902—1932	12 600	6 426	6 174	0,51
Юлиана	1934—1947	12 430	6 836	5 594	0,55
Старинг	1948—1961	13 900	8 201	5 699	0,59
Феликс	1958—1961	12 830	7 698	5 132	0,60
Хейнес VII	1953—1955	11 860	7 828	4 032	0,66

Иными словами, в конкретных почвенно-климатических условиях повысить общий урожай органического вещества не удалось, изменилось только распределение вещества между органами. Очевидно, это обусловлено рядом факторов. Во-первых, для каждой зоны возделывания ха-

рактерна определенная сумма температур, которая является основным лимитирующим фактором в отборе на продолжительность вегетационного периода, а стало быть, и на скорость развития. Во-вторых, развитие определяется также продолжительностью заложения и формирования органов, их размером и временем функционирования. В-третьих, продукты функционирования органов и тканей — ассимилянты и их производные — образуют обратную связь, регулирующую (подавляющую) синтез. В-четвертых, время и интенсивность работы органов и тканей, участвующих в морфогенезе, в основном зависят от интенсивности работы меристем, где происходит удвоение массы клетки и числа клеток (аттрагирующие центры). В-пятых, функционирование меристем включает в основном матричные и ферментативные процессы, которые зависят от притока предшественников и энергии (в данном случае температуры).

Известно, что продолжительность прохождения клеточного цикла в меристемах — величина генетически обусловленная и достаточно постоянная. Из этого следует, что любые попытки повысить активность фотосинтетического аппарата будут иметь успех либо при достижении стабильности в варьирующих условиях, либо в случае повышения аттрагирующей способности меристем.

Поскольку проводить анализ митотической активности у родоначальников в процессе селекции нельзя, возможны другие подходы. Во-первых, это тщательный подбор пар для скрещивания на основе детального изучения их онтогенеза в различных условиях, то есть нормы реакции. Это позволит существенно сузить круг используемых вариантов и повысит вероятность выхода форм, отвечающих замыслу селекционера. Во-вторых, полезно разработать методы анализа, позволяющие выявлять узкие места в онтогенезе. Один из таких методов, основанный на учете редукции элементов структуры урожая в разных заданных условиях, уже с успехом применяется (Ремесло, Куперман, 1982).

Еще один хозяйственно важный признак — тип яровизации. Анализ ее особенностей у вегетирующих растений озимой пшеницы Безостая 1 и родственных ей сортов Скороспелка 3 и Безостая 4 неожиданно выявил неспособность растений развиваться при высокой температуре и коротком дне, хотя известно, что древние формы пшеницы положительно реагировали на такое сочетание внешних факторов (Долгушин, 1980). Изучение родословной указанных сортов позволило установить, что при их создании использовали яровую пшеницу Клейн 33, зона происхождения которой — северные районы Южной Америки, где высокая температура часто сочетается с коротким днем. В северных же широтах в осенний период с укорочением дня снижается температура.

На этом основании было высказано мнение, что особенности реакции озимых пшениц, родственных пшенице сорта Безостая 1, связаны с участием яровой пшеницы Клейн 33 в формировании генотипа. Специальные эксперименты, проведенные с целью проверки такого предположения (табл. 8), показали, что в потомстве от скрещивания пшеницы сорта Одесская 16 с южными яровыми пшеницами получают озимые двух типов яровизации — типа Безостой 1 и типа Одесской 16, а при

**8. Количество растений озимого типа в  $F_2$  от скрещивания северных и южных яровых пшениц с озимой пшеницей сорта Одесская 16 (по Далгушину, 1980)**

Комбинация, скрещивание, сорта	На непрерывном дне	50 сут на коротком дне				
		всего	реагирующих на короткий день		не реагирующих на короткий день	
			шт.	%	шт.	%
Южные яровые X Одесская 16						
Ред Ривер 68 X Одесская 16	215	220	88	40,0	132	60,0
Церрос 7 X Одесская 16	66	67	17	25,4	60	74,0
<b>В с е г о</b>	<b>281</b>	<b>287</b>	<b>105</b>	<b>46,6</b>	<b>182</b>	<b>63,4</b>
Северные яровые X Одесская 16						
Мироновская 808 X Одесская 16	242	233	229	98,3	4	1,7
Саратовская 29 X Одесская 16	89	86	86	100,0	0	0
Диама́нт X Одесская 16	306	308	307	99,7	1	0,3
Саратовская 210 X Одесская 16	57	58	58	100,0	0	0
<b>В с е г о</b>	<b>694</b>	<b>685</b>	<b>680</b>	<b>99,3</b>	<b>5</b>	<b>0,7</b>
Контрольные сорта, реагирующие на короткий день						
Одесская 16	30	29	25	84,0	4	16,0
Мироновская 808	30	30	30	100,0	0	0
Не реагирующие на короткий день						
Безостая 1	28	28	0	0	28	100,0
Кавказ	30	30	0	0	30	100,0
Одесская 66	30	30	0	0	30	100,0

скрещивании с северными яровыми пшеницами для гибридов характерен только один тип яровизации, свойственный сорту Одесская 16. Немногочисленные отклонения от этой схемы автор объясняет недостатком коротких дней или тем, что скрещивания проводили на посевах сортоиспытания, где не удается обеспечить абсолютную чистоту сорта. Озимые пшеницы, полученные на основе сорта Безостая 1, не отличаются высокой морозостойкостью. Два сорта, созданные с участием сортов Безостая 1, Мироновская 10 и Черноморская, достаточно морозостойки, но для их успешной яровизации требуется сочетание высокой температуры с коротким световым днем. Для чего же скрещивают озимые пшеницы с южными яровыми или сортом Безостая 1? Оказывается, что высокий потенциал урожайности нередко связан именно с этими сортами: в условиях, когда морозостойкость не является лимитирующим фактором, формируются генотипы, способные при соответствующей агротехнике обеспечивать урожайность порядка 80 ц/га и более.

Интерес к длительности вегетационного периода в связи с решением селекционных задач не нов. В двадцатые годы было проведено изучение зависимости между урожайностью пшеницы и продолжительностью отдельных фаз развития. Так, для Краснодарского края было установлено, что у озимых пшениц существует достаточно высокая отрицательная корреляция продолжительности вегетационного периода до колошения с урожаем (Лукьяненко, 1973). Выявляя признаки, по которым можно вести отбор при селекции яровой пшеницы в Поволжье, проводили изучение варьирования продолжительности периодов до колошения и до созревания (Мамонтова, 1980). Было установлено, что длительность основных фаз развития относится к группе слабо варьирующих признаков, при этом колебание средних величин признаков по отдельным годам совпадает с размахом изменчивости тех же признаков в пределах определенного года в зависимости от условий произрастания посевов.

Предпринимались попытки получать скороспелые формы. При этом был отмечен сложный характер наследования продолжительности вегетационного периода. Во-первых, поведение гибридов, как оказалось, зависит от условий выращивания, во-вторых, продолжительность периодов до начала колошения и до конца колошения имеет тенденцию к уменьшению в последующих поколениях (Зарубайло, 1963).

Вообще вариабельность степени доминантности признаков не только в ряду поколений, но и в онтогенезе гибридов заслуживает внимания с точки зрения практических задач селекции (Жученко, 1980). Например, для многосборовых культур суждение о степени доминантности признака нередко высказывается на основании данных по одному или нескольким сборам, то есть без учета явления смены доминирования в ходе индивидуального развития гетерозиготного организма.

В настоящее время высок интерес к механизмам наследования ярового и озимого типа развития. При проведении скрещиваний между озимыми и яровыми формами пшеницы доминирует яровой тип. Яровой или озимый тип развития контролируется четырьмя генами: *Vrn 1*, *Vrn 2*, *Vrn 3*, *Vrn 4*. Озимый тип формируется при сочетании рецессивных аллелей по всем четырем локусам, а генотипы яровых форм могут быть различны; от этого в результате и зависит их реакция на яровизацию. Установлена генетическая детерминация фотопериодической реакции. Обычно нечувствительность к фотопериоду — доминантный признак (Лейлли, 1980). Фотопериодическую реакцию контролируют два локуса — *Ppd 1* и *Ppd 2*. Отмечается при этом, что функции генов, определяющих эту реакцию, чувствительны к изменению температуры. Поскольку указанные признаки являются соответственно поли- и дигенными, время созревания наследуется мультигенно. Вместе с тем на характер наследования типа развития и продолжительности его отдельных этапов наряду со многими обсуждавшимися выше факторами влияют имеющиеся в каждой хромосоме растений пшеницы локусы, определяющие длину периода созревания.

Представляют интерес работы по подбору пар для создания форм,

отличающихся высокой устойчивостью к ржавчине на протяжении всего вегетационного периода (Лукьяненко, 1973). Введенные в эксперимент сорта были разделены на группы по характеру устойчивости на протяжении онтогенеза — устойчивые в первую ( $Y_1$ ) и во вторую половину вегетационного периода ( $Y_{II}$ ) и восприимчивые в первую ( $B_1$ ) и во вторую половину вегетационного периода ( $B_{II}$ ). Результаты гибридологического анализа по этим признакам приведены в таблице 9.

Изучение полученных гибридов позволило сделать вывод о том, что их устойчивость выше в том случае, когда один из компонентов в скрещивании относится к сортам с I типом устойчивости, то есть обладает способностью развивать устойчивость на начальных стадиях онтогенеза. Гибриды от скрещивания сортов Канред-Фулккастер 266 287 и Ферругинеум 622 (поражаемость соответственно 20 и 50%) практически не поражались патогеном (0–1%). Высокую устойчивость к бурой ржавчине имели также гибриды, полученные от скрещивания Канред-Фулккастер 266 287 с аргентинским сортом яровой пшеницы Клейн 33. По устойчивости эти гибриды превышали также родительскую форму Канред-Фулккастер 266 287. Уместно напомнить, что в этой комбинации был выделен сорт Скороспелка 2, от скрещивания которого с сортом Лютеценс 17 получен сорт Безостая 4 — предшественник сорта Безостая 1. Нет необходимости повторять, что без тщательного изучения онтогенетических особенностей материала, использованного в селекции, не могло быть и речи о создании сорта нового типа.

9. Поражаемость (%) бурой ржавчиной у гибридов пшеницы, полученных от скрещивания сортов с разными типом устойчивости к патогену в онтогенезе (по Лукьяненко, 1973).

Тип скрещиваний	Высокоустойчивые (0%)	Устойчивые (0–5%)	Среднеустойчивые (6–10%)	Восприимчивые (25–100%)
$Y_1 \times Y_{II}$	49,4	31,0	12,0	7,6
$Y_{II} \times Y_{II}$	0	50,0	20,0	30,0
$B_1 \times Y_1$	0	0	55,0	45,0
$B_1 \times Y_{II}$	0	0	30,4	69,6
$B_{II} \times Y_1$	0	25,0	62,5	12,5
$B_{II} \times Y_{II}$	0	0	5,0	95,0

В связи с созданием засухоустойчивых сортов обращает на себя внимание изменение чувствительности к дефициту почвенной и воздушной влаги в онтогенезе. Известно, что в процессе селекции сложилось два резко различающихся экотипа пшениц. Западносибирский экотип (сорта Мильтурум 321 и Мильтурум 553) характеризуется замедленным начальным ростом надземной массы, растянутой фазой кущения, но быстрым развитием корневой системы в глубину. В связи с этим обильные осадки, которые в Сибири выпадают во второй половине июля,



сортами такого типа эффективно используются. Растения поволжского экотипа, потребляя весенние запасы влаги к моменту наступления летней засухи, формируют разветвленную корневую систему, что в этих условиях обеспечивает получение хорошего урожая.

В отдельные годы в районах, где возделывается яровая пшеница, весенняя засуха переходит в летнюю; в таких условиях урожай резко снижается. Для того чтобы быть застрахованным от подобных неожиданностей, важно иметь сорта, засухоустойчивые на протяжении всего периода вегетации. При создании таких сортов предлагалось проводить гибридизацию форм с неодинаковой устойчивостью к засухе в разные периоды онтогенеза (Заблуда, 1968). По-видимому, такой подход вполне правомочен. В этой связи уместно напомнить историю создания засухоустойчивых саратовских пшениц. В основе родословной многих сортов находится скрещивание географически отдаленных форм. При создании сорта Альбидум 43, например, скрестили среднеазиатскую форму Грекум грубый с сортом Полтавка (лютесценс). Грекум отличался высокой устойчивостью к засухе и энергичным накоплением сухих веществ, чему способствовало быстрое развитие растений от всходов до колошения и относительно медленное — от колошения до созревания, когда прекращался рост вегетативных частей и начиналось формирование зерна. В благоприятные для этой пшеницы годы (без понижения температур в мае и с жарким летом) она образовывала крупное, хорошо выполненное, довольно стекловидное зерно, но урожайность этой формы была ниже, чем у лютесценс, которая, характеризуясь средней устойчивостью к засухе, в Поволжье давала относительно высокий урожай мучнистого, среднего по величине зерна с высоким содержанием белка. В дальнейшем на базе полученного от скрещивания этих форм гибрида путем ступенчатых скрещиваний были выведены сорта Лютесценс 53/12, Альбидум 21, Стекловидная 1, Альбидум 210. Не вдаваясь в конкретные детали создания ряда высокопродуктивных сортов, следует подчеркнуть, что наиболее удачные из них, отличающиеся широкой нормой реакции, были получены при тщательном изучении характера морфогенеза исходных форм и их отношения к факторам среды в различные периоды онтогенеза.

В последнее время говорят о перспективности так называемых интенсивных сортов, характерной особенностью которых, по общему признанию, является высокая степень отзывчивости на улучшение условий выращивания — повышение доз удобрений, полив и т. д. В то же время такие сорта оказываются весьма зависимыми от колебаний неуправляемых метеорологических факторов. Вопрос о том, чем определяется интенсивность сорта и на какой признак в этом случае следует вести селекцию, как мы полагаем, останется открытым до тех пор, пока не будут выявлены основные факторы и механизмы, гарантирующие стабильную продуктивность растений в широком диапазоне условий. Несомненно, прямое изучение отдельных процессов, которые так или иначе участвуют в становлении продуктивности (фотосинтез, поглощение элементов питания, водоудерживающая способность и т. п.), не даст

ответа, поскольку и общая, и семенная продуктивность растения — интегральные показатели. Есть и иной путь решения проблемы. Если в конечном счете нас интересует устойчивая плодovitость, то в предварительных испытаниях целесообразно охарактеризовать способность образцов противостоять редукции элементов, определяющих структуру урожая. Оценка степени редукции в разнообразных заданных условиях оказывается весьма технологичным методом и дает достаточно верную информацию о пластичности сорта.

В итоге следует помнить, что "лицо" сорта определяется взаимодействием ростовых, обменных и морфогенетических процессов в онтогенезе. Каковы же общие требования, которым должен удовлетворять сорт как продукт селекции? По-видимому, существующее определение сорта как совокупности культурных растений, созданной путем селекции и обладающей специфическими морфологическими, биологическими и хозяйственно ценными признаками и свойствами (ГОСТ 20081—74) не является точным и исчерпывающим: если исключить слова "культурные растения", оно вполне пригодно для любого таксона, вплоть до вида. Следовательно, в первую очередь требования должны быть продиктованы соображениями экономического характера. Так, сорт должен обладать надежностью, то есть сохранять уровень урожайности в широком диапазоне условий среды; давать заданный урожай в зоне районирования при умеренных дозах удобрения и умеренных нормах полива; обеспечивать стабильность заданного качества продукции; быть устойчивым к стрессам, болезням и вредителям (главным образом, с точки зрения сохранения продуктивности); удовлетворять требованиям машинной обработки на всех этапах возделывания. Нетрудно заметить, что все перечисленные свойства связаны с амплитудой нормы реакции.

Следует также учитывать, что товарная продуктивность сорта — интегральный показатель для совокупности растений, формирующих конкретную популяцию. Как совокупность растений сорт должен быть гетерогенным и обеспечивать требуемый уровень продуктивности с единицы площади. Оба показателя, в свою очередь, определяются генотипической гетерогенностью, то есть наличием индивидуумов и клонов, различающихся по скорости накопления биомассы и развития (лучше при небольшой разнице во времени вхождения в фазу), по способности накапливать резервы, по скорости и типу реакции на действие внешних факторов. В первую очередь эти признаки определяются генетическими и физиолого-биохимическими процессами собственно онтогенеза особи.

#### **ОНТОГЕНЕЗ И ОСОБЕННОСТИ АГРОТЕХНИКИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК КУЛЬТУРЫ**

Оптимизация агротехники сорта невозможна без учета онтогенетических закономерностей. Например, даже понятие "районированный сорт" включает представление о гармоничности роста, развития, морфогенетических процессов, обеспечивающих получение высокого урожая в конкретной зоне. В еще большей степени это понятие подразумевает

устойчивость к колебаниям условий среды, которые через онтогенез индивидуума существенно влияют на продуктивность посева (популяции). Если же говорить о конкретных элементах агротехники, то многие операции непосредственно связаны с отдельными фазами развития.

Рассмотрение закономерностей онтогенеза при обсуждении вопросов селекции и агротехники не может вызвать удивление, поскольку цель селекции — создание нового генотипа (вплоть до популяционного разнообразия), семеноводства — поддержание генотипа в чистоте при разнообразии, обеспечивающем типичность и продуктивность популяции, а агротехнические мероприятия направлены на создание условий, которые при достаточной экономичности способствуют максимальному проявлению потенциальных возможностей генотипа. Таким образом, все наши представления о путях управления продуктивностью растений связаны с необходимостью изучения и учета особенностей онтогенеза. Эта связь общепризнана, но тем не менее ее часто не учитывают при решении теоретических или практических вопросов. Изучение динамики поглощения элементов минерального питания и воды, выявление критических периодов онтогенеза, исследование процессов закаливания — все это направлено на разработку средств управления продуктивностью растений.

Исследования в области морфофизиологии (Куперман, 1978) не только выявили закономерности морфогенеза, свойственные всем видам цветковых, но и позволили поставить вопрос о необходимости биологического контроля за растениями в процессе их вегетации. Такой подход оказался плодотворным при разработке и изучении эффективности различного рода агротехнических мероприятий в зависимости от этапа онтогенеза растений, в частности внесения удобрений, поливов, применения гербицидов или средств борьбы с вредителями, использования стимуляторов или ингибиторов ростовых процессов (Керефов, 1975).

Сопоставление фаз развития и этапов органогенеза дает возможность оценивать потенциальную и реальную продуктивность культурных злаков. Это позволяет не только быстро определять селекционную ценность выделенного материала, но и прогнозировать урожай (Куперман и др., 1980).

В последнее время вопрос о программировании урожая становится одним из ведущих. Сама по себе эта идея, несомненно, прогрессивна, поскольку предусматривает выявление факторов, лимитирующих получение реального экономически целесообразного урожая в складывающихся условиях. При соответствующих расчетах из показателей, характеризующих среду, обычно учитывают количество ФАР, сумму температур и осадков, количество необходимых удобрений и т. п. Имея в виду прежде всего скорость накопления биомассы, основное внимание в связи с проблемой программирования обращают на потенциальные возможности фотосинтетического аппарата, минеральное питание, отзывчивость на внесение повышенных доз удобрений, особенно азотных. Все расчеты проводят, исходя из прямолинейных зависимостей, путем регрессионного анализа. Но при этом не учитывается индивидуальное развитие растений, обсуждавшаяся нами выше ограниченность

непрерывного накопления биомассы в связи с процессами дифференцировки. При сортоиспытании, включающем оценку преимуществ нового сорта по сравнению со старым по хозяйственно ценным признакам и выявление потенциальной продуктивности в данных почвенно-климатических условиях на основании средних многолетних данных, также не учитывают некоторые особенности индивидуального развития растений, например способность давать гарантированный стабильный урожай в изменяющихся погодных условиях. Вычисление коэффициента вариации урожая в разных условиях (зонах возделывания) уже дает представление о степени стабильности продуктивности, и это следует учитывать при составлении программ. В то же время выяснение причин вариабельности урожая по годам и участкам, а также частоты отклонения от средней величины, характеризующей реальную продуктивность в данном регионе, позволяет ставить вопрос о разработке систем оперативного управления онтогенезом.

Наиболее эффективным и доступным технически оказывается такой подход при возделывании пропашных культур. Расчеты показывают, что примерно в 50–70% вариантов урожаи согласуются с расчетами, проведенными методом регрессионного анализа. Это происходит тогда, когда сложившиеся климатические условия существенно не отличаются от среднемноголетних. В противном случае необходима коррекция первоначального плана технологических мероприятий, то есть переход к оперативному управлению онтогенезом. Оперативное управление возможно, если известны критические периоды и периоды отзывчивости растений в онтогенезе и можно оценить последствия какого-либо воздействия.

Что касается критических периодов и периодов отзывчивости растений в онтогенезе, то в этом плане, по-видимому, накоплено достаточно информации. Сложнее прогнозировать эффект агента: по существу, необходимые сведения о реакции растений на действие какого-либо фактора в зависимости от конкретных условий, например температуры, пока недостаточны и не позволяют составить четкие представления о нормах реакций в онтогенезе на действие факторов в зависимости от условий. Справедливости ради следует отметить, что характер реакций в критические периоды также зависит от особенности онтогенеза в предшествующий период.

Таким образом, существует объективная необходимость в разносторонних исследованиях нормы реакции растений. При этом наиболее перспективными представляются эксперименты, проводимые в контролируемых условиях (в том числе моделирование), что позволит оценить полученные результаты с точки зрения биологии. Вопрос же практической целесообразности того или иного агротехнического мероприятия, разумеется, полностью определяется соотношением эффекта от выполнения требуемых операций и материальных затрат с величиной и стоимостью запрограммированного урожая. Некоторые экспериментальные результаты с учетом вероятности сочетаний погодных условий дают основание утверждать, что оперативное управление онто-

генезом позволит довести эффективность программирования урожая в колеблющихся погодных условиях до 75–90% вместо ранее упоминавшихся 50–70%, то есть существенно повысить стабильность и устойчивость урожая.

Представленные факты еще раз подчеркивают, что детальное изучение онтогенеза растений должно включать не только выяснение механизмов перехода от формирования вегетативных органов к формированию генеративных, но главным образом выявление характера процессов на каждом этапе развития. Успешное использование известных закономерностей роста для определения величины будущего урожая хорошо иллюстрируют данные, полученные при расчете кривых роста биомассы (Бондаренко, 1976): вычисление скорости и ускорения роста дает основание весьма точно предсказывать возможный урожай, а составление сетевого графика потребностей растения в основных факторах роста и развития позволяет успешно корректировать процесс накопления биомассы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова З. В., Кудрявцева А. А. Особенности онтогенеза яровой пшеницы при осеннем посеве в связи с изменением типа развития. — Н.-т. бюлл. ВСГИ, 1974, Одесса, вып. XXI, с. 42—50.

Авдонин Н. С. Подкормка сельскохозяйственных растений. — М., 1954, 295 с.

Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция. — Л., 1978, 271 с.

Агаев М. Г. Криптоэлементы как универсальные единицы структуры популяции растений. — В кн.: Популяция растений. Л., 1979, с. 202—213.

Арбузова И. Н., Ниловская Н. Т., Силецкая Л. А. Характер накопления элементов минерального питания яровой пшеницы в искусственных условиях выращивания. — Агрохимия, 1978, № 9, с. 73—79.

Батыгин Н. Ф., Потапова С. М., Никитина Л. И. О взаимосвязи интенсивности роста конусов нарастания и динамики обменных процессов при облучении семян. — Сб. трудов по агроном. физике, 1976, вып. 40, с. 114—119.

Батыгин Н. Ф., Никитина Л. И., Потапова С. М., Баражинская Т. Е. Основные пути радиационного восстановления растений ячменя при предпосевном облучении семян. — Физиология и биохимия культурных растений, 1979, т. 11, № 4, с. 339—344.

Батыгин Н. Ф., Потапова С. М., Никитина Л. И., Баражинская Т. Е. Связь ростовых и биохимических процессов в онтогенезе ячменя. — Физиология и биохимия культурных растений, 1980, т. 12, № 6, с. 603—608.

Батыгин Н. Ф., Питиримова М. А. Система надежности и многовариантность генетического гомеостаза. — В кн.: Надежность клеток и тканей. Киев, 1980, с. 136—140.

Бондаренко С. Г. Программирование урожая винограда по кривым накопления биомассы. — В сб.: Программирование урожая сельскохозяйственных культур. Кишинев, 1976, с. 84—98.

Брунов П. И. Избранные сочинения. — Л., 1951, т. II, 338 с.

Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — М., 1964, 272 с.

Бутенко Р. Г. Физиология клеточных культур, состояние и перспективы. — Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 5, с. 1009—1024.

Васильев И. М. Зимовка растений. — М., 1956, 307 с.

Вангер С. С., Сурков В. А. Динамика содержания аминокислот в вегетативных органах и апикальной меристеме побегов злаков. — Физиология и биохимия культурных растений, 1976, т. 8, вып. 1, с. 20—24.

Вангер С. С., Сурков В. А., Нигай В. Л. Влияние предпосевной обработки семян пшеницы раствором минеральных удобрений на содержание белка в конусах нарастания побега и морфогенез. — Физиология и биохимия культурных растений, 1981, т. 13, № 5, с. 496—500.

Вильямс В. Р. Почвоведение. — М., 1947, 456 с.

Володарский Н. И. Зацветание хризантемы при непрерывном освещении. — Доклады АН СССР, 1957, т. 117, № 3, с. 504—506.

Горячкин В. П. Общая схема явлений. — Научно-агрономический журнал, 1924, № 1.

Гродзинский Д. М. Система надежности растительных организмов. — В кн.: Системы надежности клетки. Киев, 1977, с. 17—29.

Гродзинский Д. М. Надежность растительных систем. — Киев, 1983, 366 с.

Гродзинский Д. М., Коломиец К. Д. Роль процесса самосборки и молекулярного узнавания в обеспечении надежности функционирования клетки. — В кн.: Надежность клеток и тканей. Киев, 1980, с. 52—58.

Гудков И. Н. Гетерогенность образовательных тканей высших растений и ее роль в радиоустойчивости. — В кн.: Системы надежности клетки. Киев, 1977, с. 118—133.

Гудков И. Н. Гетерогенность меристем как фактор, определяющий пострадиационное восстановление растений. — Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биол. наук. Киев, 1979, 44 с.

Гудков И. Н. Резервирование в меристемах растений. — В кн.: Надежность клеток и тканей. Киев, 1980, с. 93—99.

Гукасян И. А., Милеева Э. Л. Изменение ультраструктуры ядер в стеблевых апексах рудбекии двуцветной при переходе к цветению. — Физиология растений, 1983, т. 30, вып. 1, с. 123—129.

Демиданко Т. Т., Попов В. П. Сроки поступления питательных веществ в яровую пшеницу в связи с подкормкой. — Изв. АН СССР, серия биолог., 1937, № 1/2, с. 271—287.

Долгушин Д. А. Стадия яровизации и некоторые биологические особенности современных сортов озимой пшеницы на юге СССР. — Вестник сельскохозяйственной науки, 1980, № 9, с. 46—56.

Журбицкий З. И. Физиологические показатели минерального питания растений. — Сб.: Физиологическое обоснование системы питания растений. М., 1964, с. 6—15.

Заблуда Г. В. Действие почвенной засухи на формирование генеративных органов у яровых пшениц. — Доклады АН СССР, 1938, т. XVIII, № 8, с. 593—596.

Заблуда Г. В. Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития. — Свердловск, 1948, 130 с.

Завиграев С. А. Потребность кукурузы в азоте, фосфоре и калии на разных стадиях развития. — Записки ЛСХИ, 1967, т. 105, вып. 7, с. 83—91.

Зарубайло Т. Я. Направленное изменение наследственности растений и гибридизация. — В кн.: Управление наследственностью сельскохозяйственных растений. М., изд. с.-х. лит., журналов и плакатов, 1963, с. 65—71.

Зезюлинский В. М., Гольдшмидт Л. Г. Радиочувствительность к предпосевному гамма-облучению покоящихся и прорастающих семян и влияние хранения на проявление радиобиологического эффекта. — Сб. трудов по агрономической физике, 1974, вып. 35, с. 41—46.

Иванов В. Б. Некоторые вопросы клеточной организации роста растений. — В кн.: Биология развития растений. М., 1975, с. 146—157.

Ивановская Е. В. Цитозмбриологическое исследование дифференцировки клеток растений. — М., 1983, 140 с.

Инге-Вечтомов С. С. Неоднозначность матричных процессов как фактор адаптации. — В кн.: Системы надежности клетки. Киев, 1977, с. 75—85.

Кереев К. Н. Биологические основы растениеводства. — М., 1975, 417 с.

Кефели В. И. Рост растений. — М., 1973, 118 с.

Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. — М., 1974, 253 с.

Константинов А. В. Биология индивидуального развития. — Минск, 1978, 237 с.

Кораблева Н. П. О механизме действия фитогормонов на синтез нуклеиновых кислот и белка. — В кн.: Рост растений. Первичные механизмы. М., 1978, с. 148—177.

Корнилов А. А., Всеволожская Г. К. О многообразии онтогенеза растений. — В кн.: Онтогенез высших растений. Ереван, 1970, с. 50—57.

Красавцева О. А. Физиология закаливания растений отрицательными температурами. — Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биол. наук. М., 1974, 40 с.

Кранке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. — М., Сельхозгиз, 1940, 136 с.

Кудрявцев В. А. Этапы органогенеза побегов хлебных злаков и роль внешних факторов в процессах формообразования. В кн.: Вопросы повышения продуктивности зерновых культур. Иркутск, 1974, АН СССР (Труды Респ. конф., 25—28 июля 1972 г.). Целиноград, с. 78—84.

Кулаева О. Н. Цитокнины. — В кн.: Регуляторы роста растений. Под ред. Г. С. Муромцева. М., 1979.

Кумаков В. А. Физиология яровой пшеницы. — М., 1980, 207 с.

Куперман Ф. М. О неравномерности в развитии зачаточного колоса у злаков. — Доклады ВАСХНИЛ, 1950, № 3, с. 33—38.

Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. — М., 1977, 288 с.

Куперман Ф. М. Исследование закономерности морфогенеза растений методом выращивания их в условиях разных световых режимов. — В кн.: Свет и морфогенез растений. М., 1978, с. 8—43.

Куперман Ф. М., Мурашев В. И., Шарбина И. П., Ананьева Л. В., Ярошевская А. С., Быкова М. С. Методические рекомендации по определению потенциальной и реальной продуктивности пшеницы. — М., 1980, 39 с.

Лейлли Я. Селекция пшеницы. Теория и практика. — М., 1980, 384 с.

Либбарт Э. Физиология растений. — М., 1976, 680 с.

Лукьяненко П. П. Избранные труды. Селекция и семеноводство озимой пшеницы. — М., 1973, 446 с.

Лучник Н. В. О системах, обеспечивающих надежность генетического аппарата. — В кн.: Системы надежности клетки. Киев, 1977, с. 62—70.

Ляпунов А. М. Общая задача об устойчивости движения. — М., 1950, 472 с.

Малиновский А. А. Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение. — Проблемы кибернетики, 1960, № 4, с. 151—181.

Мамонтова В. И. Селекция и семеноводство яровой пшеницы. Избранные труды. — М., 1980, 286 с.

Медников Б. М. Геном как целое. — В кн.: Уровни организации биологических систем. М., 1980, с. 96—103.

Миляева Э. Л. Структура и функционирование апикальных меристем стеблей при переходе к цветению. — В кн.: Биология развития растений. М., 1975, с. 183—197.

Модилевский Я. М. Эмбриология покрытосеменных растений. — Киев, 1953, 224 с.

Маткалюк О. Б., Савицкая Н. И. Интенсивность роста вегетативных органов и колоса некоторых хлебных злаков в ходе критического к недостатку влаги периода. — Физиология растений, 1971, т. 19, вып. 6, с. 1213—1218.

Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. — М.-Л., 1961, 317 с.

Мошков Б. С. Новые биологические особенности растений пшеницы, выявляемые при выращивании в условиях искусственного климата. — Вестник сельскохозяйственной науки, 1980, № 5, с. 71—79.

Мурявьев С. А. Стеблетвор в злаковом фитоценозе. — Рига, 1973, 73 с.

Насонов Д. Н., Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. — М.-Л., 1940, 252 с.

Найфак А. А., Тимофеева М. Я. Молекулярная биология процессов развития. М., 1977, 312 с.

Никитянка Г. Ф. Генетические основы первичного семеноводства зерновых культур. — Сельскохозяйственная биология, 1980, т. XV, № 4, с. 490—494.

Никифоров О. А. Особенности прохождения вегетирующими растениями начальных этапов развития. — Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биол. наук. Л., 1974, 46 с.

Новиков В. А. Третья и четвертая стадии развития растений. — Записки ЛСХИ, Ленинград-Пушкин, 1956, вып. 11.



Новиков В. А., Филиппов А. В. Критический период в отношении к интенсивности света у яровой пшеницы. — Доклады АН СССР, 1950, т. 76, № 2, с. 406—408.

Нугаред А. "Маристамы ожидания" у двудолжных растений: поведение, происхождение и эволюция. — Физиология и биохимия культурных растений, 1976, т. 8, вып. 4, с. 349—366.

Образцов А. С. Биологические основы селекции растений. — М., 1981, 270 с.

Одум Ю. Основы экологии. — М., 1975, 740 с.

Осипова Л. В. Соотношение элементов питания, рост, развитие и урожайность яровой пшеницы. — Вестник сельскохозяйственной науки, 1979, № 6, с. 115—117.

Пахомов Б. Я., Большаков В. И. Динамические системы и системный подход. — Природа, 1983, № 5, с. 79—87.

Питримова М. А. Исследование реакции растительного организма на действие гамма-лучей и алкилирующих соединений на примере двурядного ячменя. — Автореферат канд. дис. Л., 1970, 23 с.

Полевой В. В. Система регуляции у растений. — Вестник Лен. гос. ун-та, 1981, № 21, с. 106—109.

Понтович В. Э. Ранний эмбриогенез покрытосеменных и его гормональная регуляция. — В кн.: Рост растений. Первичные механизмы. М., 1978, с. 205—234.

Потапова С. М. Изменение реакции сельскохозяйственных растений в стратогенезе при варьировании водного режима почвы. — В кн.: Норма реакции и управление продукционным процессом. Л., 1982, с. 46—56.

Праображенская Е. И., Батыгин Н. Ф. Корреляция между зимостойкостью и радиустойчивостью озимой пшеницы. — Научно-технич. бюл. по агроном. физике, 1982, № 49, с. 20—26.

Проценко Д. Ф., Власюк П. А., Колоша О. И. Зимостойкость зерновых культур. — М., 1969, 380 с.

Пузакова А. И., Батыгин Н. Ф. Многовариантность показателей метаболизма озимой пшеницы в период закладки при одинаковом уровне перезимовки. — Физиология и биохимия культурных растений, 1981, т. 13, № 3, с. 289—295.

Разумов В. И. Среда и особенности развития растений. — М.-Л., 1954, 144 с.

Ремесло В. Н., Животков Л. А., Прокопенко Л. Д., Дворякин Ф. А., Морозова З. А., Вегнер Г. П. Реакция озимой пшеницы Миrowsкая 808 на новые условия выращивания в Подмоскowie. — Вестник сельскохозяйственной науки, 1981, № 6, с. 33—39.

Ремесло В. Н. и др. Селекция и сортовая агротехника пшеницы интенсивного типа. — М., Колос, 1982, 302 с.

Рифлекс Р. Основы общей экологии. — М., 1979, 424 с.

Ростовцев З. П. Верхушечная меристема высших растений. — М., 1963, 60 с.

Сябинин Д. А. О ритмичности строения и роста растений. — Ботанический журнал, 1957, т. 42, вып. 67, с. 991—1001.

Сябинин Д. А. Физиология развития растений. — М., 1963, 195 с.

Сявин В. Н. Действие ионизирующих излучений на фотопериодическую реакцию растений периллы. — Доклады АН СССР, 1964, т. 169, № 3, с. 676—679.

Светлов П. Г. Онтогенез как целенаправленный (телеономический) процесс. — Арх. анат., гистолог. и эмбриологии, 1972, т. 63, № 8, с. 13—26.

Сечняк Л. К., Гармашов В. Н., Саливанов А. Н., Келус Ю. А. О продуктивности полукерликовых сортов озимой пшеницы. — Доклады ВАСХНИЛ, 1984, № 2, с. 6—8.

Синская Е. Н. Динамика вида. — М.-Л., 1948, 527 с.

Синская Е. Н. Современное состояние вопроса о популяции высших растений. — В кн.: Проблема популяций у высших растений. Л., 1961, вып. 1, с. 3—54.

Синягин И. И. Площади питания растений. — М., 1975, 384 с.

- Сказкин Ф. Д. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. — Л., 1971, 120 с.
- Скрипчинский В. В. Эволюция онтогенеза растений. М., 1977, 85 с.
- Строна И. Г. Общее семеноведение полевых культур. М., 1966, 464 с.
- Сурков В. А. Онтогенез и морфологическая природа членов цветка у злаков. — Бот. журнал, 1961, т. 46, № 8, с. 1134—1143.
- Татьянко А. К. Зимостойкость озимых в зависимости от их состояния. В кн.: Норма реакции растений и управление продукционным процессом. (Сб. трудов по агрономической физике). Л., 1982, с. 55—63.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. — М., 1973, 277 с.
- Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости растений. — М., 1940, 365 с.
- Туманов И. И. О физиологическом механизме морозостойкости растений. — Физиология растений, 1967, т. 14, вып. 3, с. 520—539.
- Удовенко Г. В. Характер защитно-приспособленных реакций и причины разной устойчивости растений к экстремальным воздействиям. — Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1973, т. 49, вып. 3, с. 258—268.
- Удовенко Г. В. Солестойкость культурных растений. — Л., 1977, 215 с.
- Удовенко Г. В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям. — Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1979, т. 64, вып. 3, с. 6—22.
- Усманов Л. Д., Мюллер А. Применение эмбрион-теста для анализа эмбриональных летелей, индуцированных облучением пыльцевых зерен *Arabidopsis thaliana* (L.) Henschl — Генетика, 1970, 6, № 7, с. 60.
- Усыров О. Г., Селицкая И. В. Норма реакции на условия внешней среды и продуктивность растений. — В кн.: Норма реакции растений и управление продукционным процессом. (Сб. трудов по агрономической физике), Л., 1982, с. 3—7.
- Федоров А. К. О различной реакции на световые условия как об одном из различий яровых растений, двуручек и озимых. — В кн.: Морфогенез растений, М., 1961, т. 1, с. 163—165.
- Холодный Н. Г. Фитогормоны. — Киев, 1939, 263 с.
- Цельникер Ю. П. К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев. — Ботанический журнал, 1950, т. 35, № 5, с. 445—460.
- Чайлахян М. Я. Гормональная теория развития растений. — М.-Л. 1937, 198 с.
- Чайлахян М. Х. Целостность и дифференцированные модели цветения растений. — В кн.: Биология развития растений. М., 1975, с. 24—47.
- Чайлахян М. Х. Онтогенез и регуляция развития. — В кн.: Терминология роста и развития высших растений. М., 1983, с. 6—12.
- Чайлд Ч. М. Роль организаторов в процессах развития. — М., 1948, 145 с.
- Чельцова Л. П. Рост конусов нарастания побегов в онтогенезе растений. — Новосибирск, 1980, 189 с.
- Чкаников Д. И. Абсцизовая кислота и другие эндогенные ингибиторы роста. — В кн.: Регуляторы роста растений. /Под ред. Г. С. Муромцева. М., 1979.
- Шангин-Барезовский Г. Н. Способы качественного анализа изменений, возникающих после действия ионизирующей радиации. — Изв. АН СССР, серия биол., 1964, № 6, с. 852—860.
- Швелуха В. С. Рост растений как функция времени колебательный процесс. — В сб.: Периодичность и ритмичность роста сельскохозяйственных растений. М., 1973, т. 107, с. 91—101.
- Швелуха В. С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регулирования. — Минск, 1977, 423 с.
- Швелуха В. С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регулирования. — М., 1980, 2 изд., 455 с.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. — В кн.: Рост животных. М., 1935, с. 8—60.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. — Новосибирск, 1968, 223 с.

Шмидт В. М., Дибиров М. Д. Некоторые морфогенетические аспекты изучения популяций изменчивости высших растений. — В кн.: Популяции растений. Л., 1978, с. 190—202.

Энгельгардт В. А. О некоторых атрибутах жизни: иерархия, интеграция, "узлавание". — Вопросы философии, 1976, с. 65—81.

Campbell W. F. Irradiation in successive generations; effect on developing barley (*Hordeum disticum* L.) embryos in situ. — *Radiat. Bot.*, 1968, v. 8, pp. 17—30.

Fellenberg G. Developmental physiology. — *Progr. Bot.*, 1982, 44, pp. 205—221.

Mericle L. W., Mericle R. P. Mutation induction by proembryo irradiation. — *Radiat. Bot.*, 1962, 1, 3, p. 195—202.

Porter J. R. A modular approach to analysis of plant growth. 11. Methods and results. — *New Phytol.*, 1983, 94, 2, p. 190—200.

Thornley J. H. M., Cockshull K. E. A catastrophe model for the switch from vegetative to reproductive growth in shoot apex. — *Ann. Bot.*, 1980, 46, 3, p. 333—341.

Trawavas A. J. Growth substance sensitivity; the limiting factor in plant development. — *Physiol. Plant*, 1982, 5, 1, p. 60—72.

Yamagawa K., Sparrow A. A. The correlation of interphase chromosome volume with pollen abortion induced by chronic gamma — irradiation. — *Radiat. Bot.*, 1966, 6, 1, p. 21—38.

Wareing P. F. and Seth A. K. The Role of Yrowth Hormones In Plant Senescence. — *Wachstums — regulatoren bei Pflanzen*. Rostock, 1967, S. 643—644.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- А**
- Адаптация 83, 73
  - Аллелопатия 79, 80
  - Апикальное доминирование 35
  - Археспорий 22, 33
  - Аттрагирующий центр 83
- Б**
- Биологический контроль 76
  - Биомасса 11, 82, 88
- В**
- Варибельность процессов 51, 71, 75
  - Вегетативные органы 13, 27
  - Вегетативный период, продолжительность 71—72, 85, 88
  - — и продуктивность 85
  - — и устойчивость 86
  - Взаимодействия межклеточные 13, 34
  - Взаимодействие уровней регуляции 33—35
  - Взаимоотношения особь — популяция 60, 72
  - специфичности и универсальности реакции 58, 70
  - Восстановление 59
- Г**
- Гаметы 33
  - Гаплофаза 8, 26
  - Геном, функциональная целостность 5
  - Генотип 28, 72
  - Гены-регуляторы 20, 27, 34, 37—41, 47
  - Гетерогенность 27, 34, 37—41, 47
  - индивидуумов 87
  - семян 65
  - Гетерогенность популяции 61, 83—85, 79, 81, 82
  - структур 49
  - Гомеостаз 23, 36
  - генетический 50
  - Гормональная регуляция 15—19, 28
  - Градиенты 13—15
  - Градиент условий среды 78
- Д**
- Детерминация 19, 33
  - по местоположению 12
  - в процессе развития 12, 13
  - Динамика метаболических процессов 8—12, 13—15, 22—24
  - Диплофаза 8, 26
  - Дифференцировка 8, 9, 12, 26
  - Дифференциация 12—13, 20
  - и рост 11, 13
  - особой по выживаемости 78, 79, 80
  - Дифференцирующее деление клеток 13
  - Доминирующие центры 33, 34
  - Дублирование 49
  - Дублирующие механизмы 36
- Ж**
- Жизненные фазы 7
- З**
- Закаливание 62, 67, 68
  - Закон большого роста 8
  - Закон количества раздражения 62, 68
  - Зигота 27, 29
  - Зона ожидания 22
- И**
- Иерархичность системы 4, 34—35
  - Изменения реакции в онтогенезе 49
  - Индивидуум 59
  - и сортовые признаки 81, 82
  - Индивидуальное развитие, модели 24
  - и кибернетика 26
  - Инициалы тканей 13
  - этапов развития 27—33
  - Интенсивные сорта 87, 88
- К**
- Кривая "доза — эффект" 70
  - Критическая масса 26, 28
  - Критические периоды в онтогенезе 13—18, 49—51
  - Криптоэлементы 58, 60, 73
  - Комплектность системы 19
  - Конус нарастания 11, 28—29
  - Корреляции и условия 88

**М**

Матричная активность 12  
 Мейоз 23  
 Меристема 24, 33, 39  
 Метаболическое депо 49  
 Метамерия 8, 37  
 Метод воздействия 69  
 Митотический цикл 83  
 Митотическая активность и устойчивость 64, 65, 83  
 — — и дифференциация 32  
 Многовариантность решения задачи 88  
 Модели индивидуального развития 18, 24—33  
 Морфогенез 12, 19  
 Морфоструктуры 4  
 Мутабельность 73—75  
 Мутагенез 28

**Н**

Надежность (системы надежности) 24  
 Наследственная программа 7, 26  
 Наследование характера развития 85  
 Норма реакции 24, 27, 46, 58, 60, 61, 73, 83, 88

**О**

Онтогенез 4—6  
 — как целенаправленный процесс 33  
 — как целое функционирования 28  
 Оперативное управление и кривые роста 90, 91  
 Органогенез 19  
 Осцилляции 35  
 Отбор клеточный 50

**П**

Периодичность роста 11—12  
 Периоды выдачи морфологической информации 20, 21  
 — максимальной эффективности 63  
 Пластихрон 35  
 Плодовитость 88  
 Площадь питания 73, 76  
 — и темп развития 76  
 Поблочный анализ 73—75  
 Полярность 12, 34  
 Популяция 59—60  
 — однородная 60, 72  
 Поляризация 12  
 Полярность 18  
 Потенциальная продуктивность 89, 90  
 Поливариантность генетического гомеостаза 32

— развития 19, 32, 33  
 — матричных процессов 28, 29  
 — устойчивости 33  
 — путей метаболизма 28  
 Преадаптация 58, 71  
 Продуктивность с площади 81  
 — и габитус 82  
 — и ограничивающие факторы 82

**Р**

Равнозначимость факторов среды 63  
 Развитие и метаболические процессы 15  
 — модели 27  
 Разнокачественность 42, 79, 80  
 Реакция в онтогенезе 63  
 — на стресс 52—55, 68  
 Редукция 40—41  
 — элементов структуры урожая 83, 88  
 Регуляция развития 32  
 Резервирование на разных уровнях организации 37  
 Резервы, избыточность 64  
 — метаболические 38  
 — размножения (мультипликация) 39  
 — структурные 36, 37, 49, 72  
 Режим воздействия 61—70  
 Репарации 36, 65  
 Репопуляция 65  
 Рост 7, 8, 11—13, 26

**С**

Самоизреживание 77  
 Саморазвитие 4  
 Саморегуляция численности 63—64  
 Связи 4, 28

Селекция 89  
 Семеноводство 89  
 Синхронизация 47  
 Синхронность деления клеток в апексе 47, 50  
 Системы 4—8, 19, 34—35  
 — обеспечения надежности 47  
 — стабилизации 52  
 — регуляции 33, 34, 78  
 Системный подход 3  
 Соотношение веществ и дифференциация 15, 16, 19, 21, 24, 26, 28, 29  
 — регуляторов роста и дифференциация 10—12  
 Сорт — средство производства 88  
 — — совокупность особей 88  
 — и агротехника 88  
 Состояние объекта и реакция 61  
 Специфичность взаимодействия 39  
 — реакции 52, 53, 70  
 Стабилизация урожая 90

**Т**  
Тотипотентность 33

**У**  
Универсальность реакции 39, 42, 43, 58, 70

Условия выращивания гибридов 85

— — и доминирования 85

— после воздействия 62, 70

Устойчивость 39, 43, 45, 60, 65

— к засухе 87

— и чувствительность 58, 60, 65, 68

**Ф**  
Фазы 52—55

Фен 72

Фенотип 26, 72

Фенофазы 88

Фитогормоны 19

Фотопериодическая реакция 85

Функциональная целостность системы 4

— генома 5

**Ч**  
Численность особей на площади 78  
Чувствительность 41  
— и устойчивость 58, 60, 65, 68

**Э**  
Экологическая нагрузка 78

Экоэлементы 73

Элиминация особей 79

Эмбриогенез 27, 28

Эндосперм 28

Этапы органогенеза 13, 21—22, 33

Эффект массы материнского организма 27

— — ткани 26

**Я**  
Яровизация 83—85  
Яровые и озимые 66—68

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Предисловие</i> . . . . .	3
<b>Рост и индивидуальное развитие</b> . . . . .	4
Особь как функциональная динамическая система . . . . .	4
Неравномерность роста в онтогенезе . . . . .	8
Рост и дифференцировка . . . . .	12
Динамика метаболических процессов и регулирующий эффект метаболитов в онтогенезе . . . . .	13
Детерминация и процессы развития . . . . .	19
Критические периоды реализации морфогенетической информации в онтогенезе высших растений . . . . .	20
Модели индивидуального развития . . . . .	24
Система регуляции развития у высших растений . . . . .	33
<b>Системы надежности онтогенеза</b> . . . . .	35
Разрывирования структур и метаболитов в онтогенезе. Размножение резервов . . . . .	36
Гетерогенность структур и ее причины на разных уровнях организации растительного организма . . . . .	41
Множественность путей метаболизма (поливариантность решения задачи) . . . . .	42
Тотипотентность растительных тканей . . . . .	46
Системы надежности в онтогенез высших растений . . . . .	47
<b>Характер реакции растений на воздействие внешних факторов</b> . . . . .	51
Процессы устойчивые и лабильные . . . . .	51
Специфичность и универсальность реакции растений на действие факторов разной природы . . . . .	52
<b>Устойчивость к стрессу в онтогенезе</b> . . . . .	58
Некоторые понятия, связанные с изучением реакции растений на стресс . . . . .	58
Изменение реакции растений на внешние условия в онтогенезе . . . . .	63
Преадаптация . . . . .	71
<b>Особь и популяция</b> . . . . .	72
<b>Учение об онтогенезе высших растений и практические задачи</b> . . . . .	81
Выбор типа растения при создании сорта с учетом технологии возделывания и биологии культуры . . . . .	82
Онтогенез и особенности агротехники в зависимости от биологических характеристик культуры . . . . .	88
<i>Список литературы</i> . . . . .	92
<i>Предметный указатель</i> . . . . .	98

**Николай Федорович Батыгин**

**ОНТОГЕНЕЗ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

Зав. редакцией **Т. А. Тихонова**

Редактор **Л. М. Козьмина**

Художественный редактор **Б. К. Дормидонтов**

Технические редакторы **Л. С. Гладкова, Л. А. Северина**

Корректоры **Н. Е. Затева, Е. Г. Четвертакова**

**ИБ № 3867**

Подписано в печать 28.07.86. Т-11491. Формат 60 x 84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная № 1.  
Печать офсетная. Гарнитура Универс. Усл. печ. л. 6,04. Усл. кр.-отт. 6,27.  
Уч.-изд. л. 7,74. Изд. № 274. Тираж 2500 экз. Заказ 2171 Цена 65 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО "Агропромиздат", 107807, ГСП,  
Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Типография № 9 Союзполиграфпрома Государственного комитета СССР по делам  
издательства, полиграфии и книжной торговли, 109033, Москва, Волоцкая, 40.



**В 1987 ГОДУ ВСЕСОЮЗНОЕ  
ОБЪЕДИНЕНИЕ "АГРОПРОМИЗДАТ"  
ВЫПУСТИТ В СВЕТ КНИГУ**

**Б. С. Мошкова "Актиноритмизм растений".**

В ней будут рассмотрены возрастные физиологические особенности растений и их ответные реакции на воздействия основных факторов внешней среды, связанных с суточными и сезонными ритмами лучистой энергии солнца. Приведены данные, полученные в контролируемых условиях, характеризуют ее оптимальные и критические режимы, необходимые для формирования урожая. Эти данные — основа рационального размещения видов и сортов возделываемых растений в различных зонах страны.

**Ю. П. Лалтеева "Биологическая инженерия".**

Хотя понятия "генная инженерия" и "биотехнология" обрели право на жизнь совсем недавно, уже созданы реальные предпосылки для выведения на принципиально новой основе сортов растений и пород животных с невиданными доселе полезными свойствами.

Книга расскажет о последних достижениях в области генетики и нетрадиционной селекции. Рассчитана на широкий круг читателей.