

СЕЗОННЫЙ РИТМ РАСТЕНИЙ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕГО ТРАНСФОРМАЦИИ

Михалин М.В., Попков Б.В., Прилуцкий А.Н.

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Современная физическая концепция природы живого относит все живые организмы к классу диссипативных систем, поддерживающих свое существование за счет обмена веществом и энергией с внешней средой. Продолжительный поиск подходов к выяснению особенностей организации подобного типа систем оставил в числе перспективных лишь один путь – изучение динамики протекающих в них процессов. Среди многочисленных движений, осуществляющихся в живых системах, центральное место принадлежит биоритмам – циклическим процессам, лежащим в основе механизмов поддержания гомеостаза. В экспериментальной ботанике важность изучения циклических явлений, в частности – периодических изменений характера и интенсивности процессов жизнедеятельности, совпадающих с годовым ходом физических условий, была осознана давно. Но надежда на разработку теории цикличности развития растений, которая бы опиралась на фундаментальные принципы, появилась только в середине прошлого века, когда источник колебаний был обнаружен внутри организмов.

Комплекс представлений, объясняющих природу годичной ритмики, вырабатывался поэтапно. До середины шестидесятых годов прошлого века цикличность развития, свойственная растениям сезонного климата, считалась производной от годового хода метеорологических факторов. Основой для формирования такого представления послужила адаптационная теория, разработанная еще в XIX в. французским физиологом К. Бернаром. Согласно его взглядам, многочисленные процессы жизнедеятельности лабильны, и каждый из них следует за текущими изменениями условий внешней среды. Однако механизмы саморегуляции посредством обратных связей выводят работу функциональных систем организма в стационарный режим. Кратковременные экстремальные воздействия нарушают равновесие, но после возвращения условий к норме восстанавливается и гомеостаз. Продолжительные нарушения гомеостаза могут приобретать необратимый характер. В этом случае происходит изменение принципов организации, ориентированное на сохранение эффективности механизмов регулирования в новых условиях. В итоге адаптивного перепрограммирования функциональные системы организма находят новое устойчивое состояние. У растений одним из внешних проявлений произошедших перестроек может быть изменение сезонного ритма развития.

В ходе дальнейшего становления биоритмологии идеи К. Бернара получили развитие. По Э. Бюннингу (1964), периодичность функционирования биологических систем во времени также существует как следствие адаптациогенеза. Но в комплексе морфофизиологических сдвигов, из которых возникает периодичность прохождения биологических фаз, он выделял два типа ритмов. К первому типу отнесены строго размерные процессы, которые он считал филогенетически закрепленной памятью об анцестральной периодичности внешних условий, т. е. эндогенные ритмы. Другой тип ритмических сдвигов составляют, по его мнению, периодические изменения параметров состояния организма, прямо обусловленные текущими колебаниями метеорологических факторов среды обитания. Строгому соответствию между эндогенными (наследственно обусловленными) и экзогенными (индуцированными извне) ритмами жизнедеятельности он придавал значение главного условия выживания организма.

Жесткое подчинение сезонной ритмики растений зоны умеренного климата годовому климатическому ритму в течение длительного времени рассматривалось как свидетельство справедливости вышеизложенной теории. Но объективно совпадение внешних и внутренних ритмов не могут рассматриваться как полноценное доказательство функционального характера этой связи. В действительности существование корреляций указывает лишь на отсутствие противоречия между ритмом сезонного развития растения и годовым ходом климатических факторов в месте его произрастания. Попросту говоря, теория адаптациогенеза, согласно которой сезонное развитие и онтогенез растений и формируются ритмами среды, и контролируются ими безальтернативно, до настоящего не получили убедительных доказательств. Сомнения в обоснованности некоторых из ее положений усиливают давно известные явления, значение которых в прошлом недооценивали, а поэтому в трактовке биоритмов не учитывали.

Еще в конце XIX века у растений влажнотропических областей была обнаружена периодичность в разветвлении и опадении листьев, никак не связанная с воздействием внешних факторов. Детальные наблюдения над вечнозелеными растениями показали, что, как и

листопадные, они характеризуются периодичностью роста с числом периодов покоя от одного до четырех в течение года. И хотя продолжительность глубокого покоя в тропиках не превышает 8-14 дней, в теоретической трактовке генезиса годичной ритмики в начале XX века возникло направление, представленное сторонниками ее эндогенной интерпретации. Именно тогда распространилось мнение о существовании причин смены периодов роста и покоя, независимых от адаптациогенеза. В середине шестидесятых годов прошлого века И.Г. Серебряков (1966) произвел критический анализ сложившихся взглядов и пришел к заключению, что необходимость смены биологических фаз в разные сезоны астрономического года диктуется внутренними закономерностями. Но момент перехода и продолжительность фаз зависят от внешних причин и корреляций. Однако попытка коррекции взглядов на природу годичного цикла развития растений, предпринятая И.Г. Серебряковым, не привела к пересмотру концепций, устоявшихся в ботанике. Большинство исследователей по-прежнему строят свою работу на убеждении в ведущей роли ритма внешних условий. Теория Бернара—Бюннинга по существу устояла. Устояла, несмотря на то, что результаты исследований, предпринимавшихся И.Г. Серебряковым, свидетельствуют, по крайней мере, о неполноте постулатов, лежащих в ее основе.

Устойчивость ортодоксальных взглядов на природу сезонных ритмов вполне объяснима. Как известно, сезонная периодичность организмов изучается в рамках фенологии. К сожалению, основоположники последней, даже не попытавшись проверить справедливость основных положений теории адаптациогенеза, приняли их на веру. А поскольку в этой теории внутренняя цикличность копирует внешнюю, направление поисков подхода к изучению сезонного развития растительности было предопределено возможностью видеть в неустойчивых ритмах живого повторяющуюся последовательность статичных состояний, периодически нарушаемых динамикой внешней среды. В соответствии с такими представлениями исследователю остается лишь регистрировать моменты фазовых переходов. В конечном итоге, положив в основу своей методологии предельно упрощенную модель ритма живой системы, фенология развилась в классическую описательную дисциплину, лишенную возможности самостоятельно вырабатывать полноценные теории.

Принципиально новые идеи проникли в биологию из физики. На новом этапе развития концептуальная база биоритмологии обогатилась комплексом представлений, сформулированных в теории самоорганизации. Ее положения устанавливают закономерности самозарождения организации термодинамических систем, определяют условия их устойчивого существования, а также вскрывают механизмы совершенствования и саморазвития.

Современная теория самоорганизации утверждает, что периодические движения, происходящие во всех живых системах, представляют собой функцию их предельного состояния (Prigogine, Wiame, 1946; Пригожин, 1960; Гленгсдорф, Пригожин, 1973). Согласно этой теории, в системах, перешедших в предельное состояние, колебательный характер процессов возникает самопроизвольно. Но в динамической среде организмы должны согласовывать свои ритмы с колебаниями внешних факторов, поэтому обычно вырабатывается наследственная программа ритма развития, корректируемая адаптационными процессами. Откуда вытекает, что убедительным доказательством неполноты адаптационной модели ритмогенеза может служить феномен цикличности развития неадаптированной живой системы, т.к. последняя способна функционировать в собственном колебательном режиме. Однако в настоящее время идея искать в природе живые организмы с незапрограммированным ритмом развития выглядит сомнительной. Она плохо согласуется с положением о единстве организма и среды. Если же подобного рода живые объекты все-таки существуют, неясно, где их искать. А в случае обнаружения возникнет проблема доказательства того, что присущая им динамика интенсивности и направленности процессов – это не унаследованные вынужденные колебания.

Конечно, можно допустить, что в современном растительном покрове планеты в таком состоянии находятся организмы, а возможно и надорганизменные системы, несезонного тропического климата. В частности, выше уже упоминалась попытка рассматривать в качестве примера свободно функционирующей системы растения, произрастающие в стабильной среде влажнотропических областей планеты. Это кажется противоестественным, но, растения в течение неопределенного времени сохраняют там циклический характер развития, несмотря на отсутствие периодичности во внешней среде.

На первый взгляд может показаться, что данный феномен выводит проблему ритмогенеза за рамки адаптационной концепции и ведет ее в теорию самоорганизации. Однако углубленный анализ, выполненный с привлечением знаний из смежных дисциплин, показывает, что

колебательный режим жизнедеятельности организма в условиях отсутствия какой-либо динамики в среде обитания не является основанием, достаточным для утверждения о спонтанном характере его биоритмов. Дело в том, что в ритмах развития некоторых современных видов сезонного климата нередко присутствуют черты, сближающие их с ритмами климатов прошедших геологических эпох. Согласно современным представлениям, подобные явления относятся к случаям, когда в эволюционирующей популяции сохранение особенностей временной организации организмов обеспечивает максимальную эффективность работы регуляторных механизмов. Отсюда следует важное заключение, а именно: при эволюционных перестройках консервативность ритмов жизнедеятельности объясняется приоритетом внутренней мотивации над требованиями внешней среды. Но такой принцип организации может осуществляться только в системах, управляемых информационными сигналами. Иными словами, между вынужденными (бюннинговскими) ритмами и предельными циклами существует принципиальное отличие. Первые формируются информационными сигналами, в то время как колебательный режим предельных циклов устанавливается спонтанно в результате гомеостатического регулирования внутренних процессов на основе второго начала термодинамики.

Исходя из вышеизложенного, следует признать, что однозначного ответа на природу цикличности в развитии растений в современных влажнотропических лесах нет. С одной стороны, гипотеза об автоколебательной природе периодичности в жизнедеятельности организмов возражений не нашла. Но, с другой стороны, нельзя исключить и того, что периодичность их развития реализуется на основе наследственной программы, сохранившейся как реликтовый признак принадлежности предковых видов к флорам сезонных климатов прошлого. В конечном итоге можно констатировать, что мнение о существовании в природе организмов, функционирующих в автоколебательном режиме, строгого доказательства не нашло. Как следствие, все еще неясно, может ли изучение сезонных ритмов развития растений содействовать введению положений теории самоорганизации в экспериментальную ботанику. В связи с чем, представляется актуальным попытаться выяснить возможность вскрытия предельных циклов организмов в эксперименте. Конкретная программа такого эксперимента вытекает из теории самоорганизации.

Согласно положениям теории самоорганизации, самопроизвольные связи между целостными объектами, в хаотическом режиме возникающие и распадающиеся в пространстве, в присутствии аттрактора приобретают упорядоченность во времени и увеличивают продолжительность своего существования. Постепенно процессы взаимодействия приобретают автоколебательный характер, и, в конечном итоге, система достигает некоего предельного (устойчиво-колебательного) состояния. Иными словами, под предельным циклом понимается такой ритм процессов, при котором связи, объединяющие отдельные элементы в целостную систему, достигают максимальной прочности. Что касается диссипативных систем, существующих только при условии непрерывного обмена веществом и энергией с внешней средой, то в предельном состоянии у них достигается максимума также эффективность обменных процессов.

Предельный цикл каждого биологического вида имеет свой хронологический оптимум. Во времени его позиция совпадает с позицией одного из аттракторов системы более высокого уровня иерархии. Биоритм и колебания среды в таком случае согласованы естественным образом, и организм получает возможность достигнуть совершенного гомеостаза. Для примера, можно указать на особенности состояния дуба монгольского в различных частях экологического ряда насаждений. Установлено, что на юге Приморья организм дуба достигает гомеостаза в составе насаждений, маркированных лещиной разнолистной (Прилуцкий, 2003; 2006). Другими словами, свой хронологический оптимум дуб монгольский находит в составе лещинных дубняков. По отношению к дубнякам данное утверждение следует понимать как факт удовлетворительного совпадения между ритмами физических условий среды, в которой они возникают, и ритмами развития дуба как лесообразователя. То есть, параметры состояния организмов дуба и среды колеблются в когерентном режиме. Устойчивые растительные сообщества могут возникнуть при условии совпадения дат начала и окончания вегетации с датами начала и окончания вегетационного периода, даты прохождения управляющей фазы сезонного развития с позицией сезонного аттрактора и т. д.

Живые организмы относятся к типу диссипативных систем, аттракторы которых обладают активностью по отношению ко времени. Именно для таких систем характерна квазицелесообразная самоорганизация, сопровождающаяся выработкой информации. Накопление

этой информации и повышение ее организованности составляет суть многообразных явлений прогрессивной эволюции живой материи и ее движущую силу.

Важным свойством информированных систем является пластичность. При описании живых организмов данным термином обозначается их способность более или менее нормально функционировать в ритме, отличном от оптимального для предельного цикла. Пластичность, позволяющая организму сохранять жизнеспособность вне хронологического оптимума, обеспечивается генетической программой онтогенеза. Ее регулирующие сигналы согласуют ритмы внешней и внутренней среды посредством включения механизмов опережения – запаздывания. В выработке таких механизмов ведущую роль играют адаптации. Роль последних состоит в изменении норм реагирования посредством реорганизации информационных систем, ослабляющей противоречия между колебаниями реальной среды и предельным циклом. При этом, однако, возникают деформации в предельном цикле. Протекающий в популяциях организмов видообразовательный процесс консервирует эти деформации. Поэтому за пределами хронологического оптимума устойчивость системы сохраняется за счет увеличения расхода энергии на поддержание ее биоритмов в упорядоченном состоянии

Из вышеизложенного следует, что конечная задача эксперимента должна состоять в восстановлении у растения, специализированного к определенным условиям, автоколебательного режима, характерного предельному циклу. В поисках подхода к решению данной задачи представляется перспективным исходить из гипотезы, полагающей информацию формой существования времени. Если общая концепция верна, то можно попытаться получить желаемый результат через дезорганизацию работы информационной системы организма – именно там содержится программа вынужденных ритмов развития организма, которую надлежит снять. Запланированное воздействие, таким образом, должно нарушить режим работы информационной системы. Прогноз возможных последствий ослабления информационного контроля над ритмами развития, выполненный на основе сформулированных выше представлений о принципах временной организации растений, предполагает у подопытного организма следующие реакции. Во-первых, возникнут отклонения в датах и продолжительности прохождения основных фаз сезонного развития. Во-вторых, произойдет снижение интенсивности регуляторных процессов, которое автоматически вызовет рост энергетической эффективности метаболизма. В конечном итоге высвобожденная «регуляторная энергия» материализуется в дополнительный прирост биологической продукции. В-третьих, отключение механизмов опережение-запаздывание приведет к росту противоречия между внутренними и внешними ритмами, и к снижению устойчивости. И, в-четвертых, нельзя исключить возможности появления структурных (анатомических и морфологических) новаций.

Поставленная задача решалась на основе приема, применяемого в практике в целях повышения продуктивности растений – изменением условий их питания путем внесения удобрений. Разработанная в XIX веке, теория питания несколько поверхностно объясняет механизмы действия удобрений. Вероятно, на самом деле первичные сдвиги в состоянии организмов вызываются индуцибельной экспрессией генов – изменением уровня биосинтеза белков и РНК, вызванным сдвигами во временной организации информационной системы. По крайней мере, на это указывает заметное увеличение продолжительности вегетационного периода в случае стимуляции ростовых процессов соединениями азота. Однако традиционные средства индукции экспрессии – органические и химические удобрения – малоэффективны. Сдвиги в продуктивности и ритмах развития, обусловленные действием основных биогенных элементов (фосфор, калий, азот), достигают, в лучшем случае, двух десятков процентов. Между тем, для достижения целей настоящей работы необходимо добиться изменения указанных параметров хотя бы на порядок. Поэтому в эксперименте растения выращивались в среде, обогащенной комплексом микроэлементов, высокая активность которого по отношению к ритму развития растений была установлена в предварительных опытах.

Таблица 1

Динамика основных показателей состояния хвойных растений (2007-2008 гг.)

№ п/п	Вид	Число саженцев в образце, шт. *	Динамика показателей состояния растений в секциях														Прирост за период 14.05.07-09.09.08	
			14.05.07		16.10.07		25.06.08		24.07.08		4.08.08		14.08.08		9.09.08		см	%
			Средняя высота, см	Число трансформеров	Средняя высота, см	Число трансформеров	Средняя высота, см	Число трансформеров**	Средняя высота, см	Число трансформеров	Средняя высота, см	Число трансформеров	Средняя высота, см	Число трансформеров	Средняя высота, см	Число трансформеров		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Секция 1 (контроль)																		
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	20,2	0	27,7	0	33,7	0	37,4	0	38,1	0	38,4	0	38,6	0	18,4	91
2	<i>Picea koreana</i>	10	24,0	0	32,8	0	50,4	2/2	50,8	2/1	51,5	3/1	53,7	4/1	53,9	4/1	29,9	125
3	<i>Picea asperata</i>	4	21,0	0		0		0		0	37,3	0			37,3	0	16,3	78
4	<i>Abies concolor</i>	10	35,0	0	37,6	0	43,4	0	46,6	0	46,7	0	47,2	0	47,9	0	12,9	37
Секция 2 (микроэлементы)																		
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	22,0	0	30,1	0	34,3	0	38,8	0	40,9	0	41,0	0	41,0	0	19,0	86
2	<i>Picea koreana</i>	10	23,8	0	32,4	0	53,4	5/5	55,8	6/6	55,8	6/6	57,3	8/7	57,4	8/0	33,6	141
3	<i>Picea asperata</i>	10	16,7	0	27,6	0	47,6	2/2	52,2	3/3	53,0	3/3	53,3	3/2	53,8	3/1	37,1	222
4	<i>Abies concolor</i>	10	27,0	0	30,1	0	36,1	0	37,4	0	39,0	0	39,7	0	40,2	0	13,2	49
Секция 3 (микроэлементы +гумат Na)																		
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	16,7	0	24,2	0	28,8	0	31,0	2	31,2	3	31,5	5	33,3	5	16,6	99
2	<i>Picea koreana</i>	10	23,8	0	34,2	0	51,8	7/7	56,2	7/6	57,7	7/6	58,6	8/6	57,2	8/1	33,4	140
3	<i>Picea asperata</i>	10	22,8	0	35,5	0	55,0	1/1	60,5	1/1	61,0	1/1	61,2	3/3	61,2	3/0	38,4	168
4	<i>Abies concolor</i>	10	27,5	0	29,3	0	33,9	0	38,6	0	38,8	0	39,5	0	40,2	0	12,7	46
Секция 4 (гумат Na)																		
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	21,5	0	29,3	0	33,8	0	41,5	3	42,2	4	43,4	4				
2	<i>Picea koreana</i>	10	21,9	0	31,7	0	44,8	2/2	45,6	2/0	46,1	2/0	46,1	3/0				
3	<i>Picea asperata</i>	10	16,1	0	27,6	0	40,7	0	44,6	0	45,2	1/1	45,7	1/1				
4	<i>Abies concolor</i>	10	26,7	0	28,1	0	33,5	0	36,5	0	37,5	0	38,7	0				

* С 25.06.08 число саженцев *Picea asperata* в секции 4 сократилось до 9 экземпляров.

** В числителе–всего трансформеров, в знаменателе–в т.ч. в состоянии активного роста.

Повреждаемость хвойных растений экстремальными параметрами среды в контроле и в эксперименте

№ п/п	Биологические виды	Общее число саженцев в образце, шт.	Число растений с поврежденными почками осевого побега, шт.	Число растений с поврежденными почками боковых побегов, шт.	Число саженцев, у которых поврежденных боковых побегов составляет:		
					< 20%	20 – 50%	> 50%
1	2	3	4	5	6	7	8
Секция 1 (контроль)							
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	2	0	0	0	0
2	<i>Picea koreana</i>	10	3	8	4	2	2
3	<i>Picea asperata</i> *	4	0	0	0	0	0
4	<i>Abies concolor</i>	10	2	3	2	1	0
Секция 2 (микроэлементы)							
5	<i>Taxus cuspidata</i>	10	3	2	1	1	0
6	<i>Picea koreana</i>	10	5	9	1	3	5
7	<i>Picea asperata</i>	10	4	2	1	1	0
8	<i>Abies concolor</i>	10	3	1	1	0	0
Секция 3 (микроэлементы + гумат Na)							
9	<i>Taxus cuspidata</i>	10	2	2	2	0	0
10	<i>Picea koreana</i>	10	4	10	3	2	5
11	<i>Picea asperata</i>	10	4	2	2	0	0
12	<i>Abies concolor</i>	10	4	0	0	0	0
Секция 4 (гумат Na)							
13	<i>Taxus cuspidata</i>	10	2	2	1	1	0
14	<i>Picea koreana</i>	10	1	10	5	3	2
15	<i>Picea asperata</i>	10	4	2	2	0	0
16	<i>Abies concolor</i>	10	2	1	1	0	0

* Растения, полученные способом вегетативного размножения

Описание эксперимента

Сущность эксперимента состоит в следующем. На территории Горнотаежной станции ДВО РАН подобран участок земли с однородным почвенным покровом и сходным световым режимом. Участок разделен на четыре опытные деляны (секции). В пределах каждой секции весной 2007 года высажено по 10 экземпляров внешне здоровых четырех- семилетних саженцев: *Abies concolor* (7 лет), *Picea asperata* (5 лет), *Picea koreana* (4 года) и *Taxus cuspidata* (4 года) семенного происхождения. Лишь у саженцев *Abies concolor* имели место признаки развития в условиях, отличных от нормальных (повреждения верхушечных почек, «ожоги» хвои). На момент посадки несколько большей была высота саженцев *Abies concolor* и *Picea koreana*. В секциях средние значения их высоты варьировали в пределах от 22 до 37 см. Саженцы *Taxus cuspidata* и *Picea asperata* были ниже – от 16 до 22 см. (табл. 1). Однако статистическая оценка вариабельности высоты саженцев выявила недостоверность различий, что служит основанием считать фактические данные, полученные в эксперименте, репрезентативными. Из 154 растений, высаженных на участке, к эксперименту было привлечено 150 экземпляров. Данные, характеризующие рост и развитие *Picea asperata* в секции 1 при обсуждении результатов не

использовали, так как образец был представлен саженцами *Picea asperata* вегетативного происхождения, вследствие чего показатели их состояния признаны нерепрезентативными.

В эксперименте предполагалось выявить реакции подопытных растений на подкормку микроэлементами и производными гуминовых кислот: изменение темпа роста, нарушения ритма развития, отклонения морфогенеза от нормального и т.д.

Как известно, некоторые химические элементы, не участвующие непосредственным образом в метаболических процессах, в небольших количествах входят в состав исключительно важных ферментов и витаминов, выполняющих функции ускорителей и регуляторов внутренних процессов. У растений отсутствие или дефицит данных элементов в местах произрастания ведет к появлению отклонений в развитии от нормального. К настоящему времени установлены биологическая роль и функции железа, меди, марганца, бора, цинка, молибдена, серы и селена. Установлено также, что эффективность того или иного микроэлемента часто зависит от присутствия в организме другого микроэлемента.

Гуматы, включенные в список биостимуляторов сравнительно недавно, не являются удобрениями. Но они способствуют более эффективному использованию наличных ресурсов и обладают антистрессовым действием.

За растениями, размещенными в пределах секции 1, проводились только текущие уходы, а информация об их состоянии использовалась для сравнения с показателями состояния растений, выращиваемых в опытных секциях 2, 3 и 4.

Растения секции 2 выращивались в среде, искусственно обогащенной микроэлементами. С этой целью перед посадкой в почву был внесен комплекс химических соединений, содержащий 10 микроэлементов. Кроме того, дважды, в начале июня 2007 г. и 2008 г., в период активного роста в высоту, растения опрыскивались раствором, содержащим те же элементы.

Аналогичная схема использовалась в целях регуляции роста и развития растений секции 3. Но, в дополнение к микроэлементам, в середине июня и июля 2007 г., а также в начале июня и середине июля 2008 г., их поливали и опрыскивали раствором гумата натрия в количествах и концентрациях, указанных заводом-производителем (100 мл 2,5% раствора гумата натрия на 10 л воды).

Развитие и рост опытных растений секции 4 стимулировали только гуматом натрия. Сроки обработки, концентрации и количества используемого препарата идентичны соответствующим характеристикам, указанным для предшествующего варианта опыта.

Весной 2007 г., после высадки на постоянные места, была установлена высота каждого растения. В конце вегетационного периода для определения годового прироста их высоты были измерены повторно. В 2008 г. высоту саженцев измеряли в моменты прохождения основных фаз сезонного развития (в периоды заложения почек на побегах текущего года и прекращения прироста по высоте), а также в моменты появления нарушений в формообразовательных процессах и сроках их реализации. Все данные, полученные с применением объективных методов исследования, приведены в таблицах 1 и 2.

Результаты исследований

Различия в темпах роста растений, вовлеченных в эксперимент, выявились уже к концу первого года выращивания. Во всех вариантах опыта медленнее всего росла *Abies concolor*. У сорока привлеченных к эксперименту растений к осени высота увеличилась в среднем лишь на 2 см. Рост *Taxus cuspidata* был несколько более энергичным, его прирост за 2007 г. составил около 8 см. Лидировали ели, как местная *Picea koreana*, так и инорайонная *Picea asperata*, причем последняя росла заметно быстрее. Высота этой высокогорной китайской ели к концу года увеличилась почти на 12 см, тогда как саженцы *Picea koreana* выросли в среднем только на 9 см. Однако видимых отклонений в развитии ни у одного из подопытных растений в 2007 году не замечено.

В 2008 г. интенсивность ростовых процессов возросла у всех испытуемых видов. К моменту прекращения прироста побегов и начала формирования почек (к 25.06.08) *Picea koreana* и *Picea asperata* выросли, в среднем, соответственно на 17 см и 18 см. Медленнорастущие *Abies concolor* и *Taxus cuspidata*, у которых, к тому же, ростовые процессы завершаются позднее, к концу июня увеличили свою высоту только на 5 см. То есть, по-прежнему лидировала в темпе роста ель, происходящая из западного Китая. Еще более наглядно разницу энергии роста саженцев демонстрирует величина прироста, выраженного в процентах от их начальной высоты. К 25.06.08 величина данного показателя прироста у саженцев *Picea koreana* составила 104-124%, а у

саженцев *Picea asperata* – 140-180%. В то же время у *Taxus cuspidata* значение этого показателя едва превысило 50%, а у *Abies concolor* – 25%.

В эксперименте положительное влияние биостимуляторов на скорость роста проявляется в обоих вариантах опытов. К такому заключению приводит сравнение усредненных процентов прироста саженцев трех видов (*Taxus cuspidata*, *Picea koreana* и *Abies concolor*). В контроле величины указанного показателя, вычисленные в средних значениях за 2007 г. и 2008 г., составили 84%. В секциях 2, 3 и 4 средний прирост саженцев был несколько большим – соответственно 92% и 95% и 92%. Необходимо отметить, что в первой половине 2008 г. в секции 4 прирост саженцев был меньше, чем в контроле – 62 %. Иными словами, опрыскивание и полив саженцев гуматом натрия в это время повлияли на темп роста надземных частей, скорее, отрицательным образом, уменьшив скорость роста растений всей группы испытуемых видов. Однако во второй половине лета прирост усилился.

В последней декаде июня в районе Горнотаежной станции ДВО РАН у елей, как обычно, прекращался рост в высоту, и начиналась закладка почек замещения. Между тем в эксперименте по особенностям ритма развития *Picea koreana* и *Picea asperata* в 2008 г. разделились на две группы. В первую группу вошли растения, на осевых побегах которых по мере окончания роста развивались и вызревали почки как осевых, так и боковых побегов (далее – нормофенотипы).

Рост осевых побегов елей с нормальным течением морфогенеза, начавшийся в середине мая, продолжался до конца июня. Но уже в конце второй декады июня темп роста уменьшился, начиналось заложение боковых, розеточных и верхушечных почек. В идеале розеточный узел образовывали шесть почек, плотно прилегающих к верхушечной почке и друг к другу (рис. 1). Но в некоторых случаях формирование пластохронной розетки шло с отклонениями от нормы. Розеточные почки образовывались на разной высоте, теряя при этом контакт и с верхушечной почкой, и с соседними почками (рис. 2). Уже в первой декаде июля почки достигли нормальных размеров, а на побегах появились явные признаки одревеснения. Во второй декаде июля вследствие прогрессирующего одревеснения рост саженцев, развивавшихся без существенных аномалий, прекратился полностью. Уже к концу первой декады июля их почки достигли нормальных размеров и в дальнейшем, по мере одревеснения побегов текущего года, они лишь заканчивали вызревание.



Рис. 1. Нормофенотип *Picea koreana*. Нормальная пластохронная розетка (19 сентября 2008 г.)

У саженцев другой группы ни в июне, ни в июле верхушечная почка на осевом побеге не появилась. Их развитие происходило с серьезными аномалиями (далее – трансформеры). Прирост их осевых побегов продолжался до августа. Нарушения в структуре временной организации появились у растений с серьезными повреждениями зачатков ассимилирующих органов.

Условия перезимовки 2007-2008 гг. были жесткими, в середине зимы зарегистрирована температура -36°C . Весна 2008 г. характеризовалась поздними заморозками. При оценке состояния опытных растений, произведенной 16.05.08, во всех исследуемых образцах обнаружены саженцы, у которых верхушечные почки (почки осевых побегов) не развивались. Соответствующие данные приведены в графе 4 таблицы 2. В экспериментальных секциях доля саженцев *Picea koreana* и *Picea asperata*, у которых верхушечные почки за зиму утратили жизнеспособность, достигала 40–50 %.

Что касается состояния боковых ветвей, то, в более или менее массовом порядке, почки на них погибали только у *Picea koreana*. В секции 3 у этой аборигенной ели нежизнеспособные почки обнаружены у всех саженцев (табл. 2). У прочих видов – *Taxus cuspidata*, *Picea asperata* и *Abies concolor* – доля растений с поврежденными почками боковых ветвей ни в одной из секций не превысила 20%. При этом более чем 80% ветвей подопытных растений этих видов поврежденных почек вообще не имели. Ветви, потерявшие почки, начали расти только в середине июня, когда завершились регенерационные процессы. У елей продолжительность периода роста боковых ветвей была небольшой, в начале июля они одревеснели. Но в это время активизировались ростовые процессы у *Abies concolor* и *Taxus cuspidata*.



Рис. 2. Нормофенотип *Picea koreana*. Прирост осевого побега текущего года (6 сентября 2008 года).

В эксперименте почти каждому трансформеру был присущ индивидуальный ритм сезонного развития. Причем особенности ритма находились в явной зависимости от степени полученных повреждений. Продолжительность периода активного роста увеличилась у тех растений, у которых потеряли жизнеспособность свыше 50% почек. А поскольку из изучавшихся видов больше всего пострадала *Picea koreana*, именно в ее образце получил широкое распространение феномен образования уклоняющихся от нормы трансформеров. Нарушения ритма выявлены у этой ели не только в эксперименте, но даже в контроле. Однако наибольшее число саженцев, развивавшихся с заметными отклонениями фенотипа от нормы, появилось в образцах, выращиваемых в секциях 2 и 3, где в июле продолжался

прирост осевого побега у 50 – 70% растений (табл. 1). Явные признаки аномального ритма развития обнаружены и у трех саженцев *Picea asperata*. Как и у ели корейской, отклонение от нормального ритма у этого вида возникли среди растений, размещенных в секциях 2 и 3. В общей сложности из 40 саженцев *Picea koreana* и 30 саженцев *Picea asperata* до августа продолжали рост в высоту 23 растения. Большую часть трансформеров дала *Picea koreana*.



Рис. 3. Трансформер *Picea koreana*. Аномальная упорядоченная пластохронная розетка (8 июля 2008 г.)



Рис. 4. Трансформер *Picea koreana*. Аномальная неупорядоченная пластохронная розетка (9 июля 2008 г.)

У всех елей-нормофенотипов розетка пластохронных почек формировалась (как это характерно для всех видов ели) одновременно с верхушечной почкой и поэтому прилегает к ней непосредственным образом (рис. 2). Но у елей-трансформеров розеточные почки закладывались задолго до появления верхушечной почки. При этом рост осевого побега, продолжавшийся после заложения пластохронных почек, отделял верхушечную почку и выносил ее на более высокий уровень (рис. 3). Часто скорость роста осевого побега была настолько велика, что пластохронная розетка не могла сформироваться, так как почки закладывались на разных высотах (рис. 4).



Рис. 5. Трансформер *Picea koreana*. Явление образования боковых побегов на осевом побеге текущего года (26 июня 2008 г.)



Рис. 6. Трансформер *Picea asperata*. Явление неодновременного одревеснения различных зон осевого побега (23 июля 2008 г.)

Практически у всех елей-трансформеров некоторые боковые почки растущего осевого побега вскоре после заложения прекращали развитие. Еще на начальных этапах формирования они трогались в рост и образовывали боковые побеги (рис. 5). В это же время, те почки, которые продолжили развитие, начало скрывать густое обрамление отрастающих вокруг них игл хвои. Плотный «чехол» из хвои имеют все верхушечные почки осевых побегов трансформеров. Данный признак для них настолько типичен, что у елей, завершивших вегетацию, данная особенность строения побегов может служить главным признаком, позволяющим отличать трансформеры от нормофенотипов.

На протяжении всего июля верхняя часть осевого побега трансформеров продолжала расти, в то время как их нижняя часть уже одревесневала (рис. 6). Лишь в начале августа, т.е. на полтора месяца позже, чем у нормофенотипов, трансформеры вступили в фазу формирования верхушечных почек. Только к середине августа все структурные элементы осевого побега закончили формирование и одревеснели.

Однако в первой половине августа, почти одновременно с началом формирования почек у заканчивающих рост трансформеров, начали расти в высоту 4 ели, ранее развивавшиеся как нормофенотипы. В это же время тронулись в рост боковые ветви некоторых трансформеров и нормофенотипов. (рис. 7). В первой декаде сентября эти растения все еще находились в состоянии активного роста (табл. 3). Но к концу декады ростовые процессы у всех видов, за исключением *Abies concolor*, очень быстро прекратились. У елей уже 9.09.08 быстро происходило одревеснение побегов с недоразвитой верхушечной почкой. Что касается пихты, то к этому времени она также закончила вегетацию, однако на некоторых саженцах происходил беспорядочный вторичный прирост нескольких мелких побегов.



Рис. 7. Трансформер *Picea koreana*. Вторичный прирост боковых побегов (17 августа 2008 г.).

Из приведенных в 18 графе таблицы 1 данных наблюдений над динамикой изменения показателей состояния подопытных растений в течение вегетационного периода нетрудно видеть, что среди привлеченных к исследованию растений самым быстрорастущим видом была *Picea asperata*. В среднем за два года выращивания прирост саженцев этой ели, выраженный в абсолютных и относительных показателях, превысил аналогичные показатели роста прочих видов во всех вариантах эксперимента. При этом максимальный рост имели растения, размещенные в секциях 2 и 3. Здесь величина их прироста вплотную приблизилась к 40 см. *Picea koreana* росла несколько медленнее, ее прирост лишь немного превысил 33 см. Темп роста *Taxus cuspidata* в различных вариантах опыта характеризовался еще меньшими значениями прироста – 16–24 см. И, наконец, самая низкая скорость роста была у саженцев *Abies concolor*. Ее средний годовой прирост во всех секциях близок к 13 см.

В образцах *Picea asperata* и *Picea koreana* в период выработки трансформеров в группах растений, уклоняющихся от нормального ритма развития, увеличивалась неоднородность признаков. В секциях 2 и 3 у некоторых саженцев с апикальным доминированием роста годовой прирост осевых побегов достигал 37 – 48 см. Высота некоторых саженцев за один вегетационный период увеличивалась в 2 раза и более. Вследствие повышенной активности роста осевого побега изменилась форма кроны. Если в биотипе у ели корейской отношение высоты к ширине кроны составляет $1,4 \pm 0,05$, то у трансформеров оно повышено до $1,9 \pm 0,07$. В то же время, приросты трансформеров с аномалиями только в сроках отрастания боковых побегов за год увеличили высоту на 9 – 14 см, т.е. не отличались по данному показателю от нормофенотипа.

Таблица 3

Влияние микроэлементов и гумата натрия на рост саженцев хвойных растений

№ № ПП	Варианты опыта	Число саженцев, шт.	Величины показателей состояния саженцев на 4.08.08								Достоверность различий	
			Средняя высота саженцев в секциях, см	Прирост по высоте за период 16.10.07- 4.08. 08	Группа нормофенотипа			Группа трансформеров			Прирост та (графы 8-11) $ t _{\text{табл}} / t _{\text{выч}}$	Высоты (графы 7-10) $ t _{\text{табл}} / t _{\text{выч}}$
					Число саженцев	Средняя высота саженцев в см	Прирост за период 16.10.07- 4.08. 08	Число саженцев	Средняя высота, см	Прирост за период 16.10.07- 4.08. 08		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Секция 1 (контроль)												
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	38,1±1,65	10,4±1,84	10	38,1±1,65	10,4±1,84	0	-	-	-	-
2	<i>Picea koreana</i>	10	51,5±2,92	18,6±2,76	7	47,4±2,77	14,3±0,56	3	57,7±2,18	28,7±4,41	2,10/2,93	2,10/2,93
3	<i>Picea asperata</i>	4			4			0	-	-	-	-
4	<i>Abies concolor</i>	10	46,7±4,04	9,1±3,32	10	46,7±4,04	9,1±3,32	0	-	-	-	-
Секция 2 (микроэлементы)												
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	40,9±3,06	10,8±2,78	10	40,9±3,06	10,8±2,78	0	-	-	-	-
2	<i>Picea koreana</i>	10	55,8±5,35	24,3±5,19	4	46,1±3,97	11,0±1,58	6	61,8±8,08	33,2±6,36	2,10/3,37	2,10/1,74
3	<i>Picea asperata</i>	10	53,0±2,69	25,8±1,28	7	52,0±2,99	24,6±1,53	3	55,3±6,49	28,7±1,85	2,10/1,71	2,10/0,46
4	<i>Abies concolor</i>	10	39,0±1,41	8,9±1,09	10	39,0±1,41	8,9±1,09	0	-	-	-	-
Секция 3 (микроэлементы +гумат Na)												
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	31,2±1,38	7,00±1,97	5	34±1,87	-	5	29±1,87	-	-	2,10/1,89
2	<i>Picea koreana</i>	10	57,7±3,60	22,2±3,50	4	52,5±4,33	14,3±3,69	6	61,2±5,03	27,5±4,16	2,10/2,37	2,10/1,31
3	<i>Picea asperata</i>	10	61,0±4,18	25,2±3,00	9	61,9±4,57	24,4±3,25	1	53,0	32,0		
4	<i>Abies concolor</i>	10	38,8±2,06	9,4±1,88	10	38,8±2,06	9,4±1,88	0	-	-	-	-
1	<i>Taxus cuspidata</i>	10	42,2±2,23	12,7±1,97	6	46,8±2,83	-	4	38,3±2,40	-	-	2,10/2,29
2	<i>Picea koreana</i>	10	48,1±1,73	11,8±1,54	8	45,1±2,03	10,0±1,21	2	50,0	19,0		
3	<i>Picea asperata</i>	9	45,2±5,67	19,3±2,76	8	43,8±6,20	19,3±3,13	1	57,0	20,0		
4	<i>Abies concolor</i>	10	37,5±2,29	9,4±2,12	10	37,5±2,29	9,4±2,12	0	-	-		

* Жирным шрифтом выделены варианты эксперимента, в которых влияние биостимуляторов достоверно.

В образцах *Taxus cuspidata* признаки влияния биостимуляторов отчетливо проявились в секциях 3 и 4, где относительный прирост саженцев увеличился по сравнению с контролем на 8–21%. Кроме того, кроны некоторых из них к осени приобрели аномальную уплотненность (рис. 8). Что касается *Abies concolor*, то во всех экспериментальных секциях относительный прирост ее саженцев увеличен по сравнению с контролем примерно на 10%. Каких-либо других признаков влияния биостимуляторов у испытуемых растений вида не обнаружено.



Сравнение средних значений прироста и высоты, рассчитанных для нормофенотипов и трансформеров ели корейской, подтверждает достоверность различий приростов в секциях 2 и 3, а также достоверность различий средних высот тиса в секции 4. Различия средних значений изучавшихся показателей в прочих вариантах опыта статистически не достоверны.

Рис. 8. Трансформер *Taxus cuspidata*. Явление уплотнения кроны под воздействием гуматов (1 августа 2008 г.)

Обсуждение результатов эксперимента

По объективным причинам выявить биологический потенциал скорости роста изучавшихся видов хвойных растений, достаточно сложно. С одной стороны, более высокий, в сравнении с *Picea koreana*, темп роста китайской ели *Picea asperata* в действительности может оказаться следствием пониженного темпа роста местной ели из-за выхода последней из зимовки с большим числом поврежденных почек боковых побегов. Но, с другой стороны, очевидно, что вычисленные величины средних значений прироста в высоту у всех изучавшихся видов были существенно понижены также «замедлением» развития верхушечных почек, явлением, – более типичным для инорайонных *Picea asperata* и *Abies concolor*. Иными словами, в образцах *Picea asperata* было большим число растений, имевших замедленный прирост в высоту из-за необходимости восстановить центральный побег. Решающий аргумент для решения рассматриваемого вопроса содержится в данных по приростам, выраженным в процентах, и в величинах, характеризующих максимальные приросты. В эксперименте, проведенном с елями, рекордные приросты в высоту принадлежат саженцам *Picea asperata* в двух из трех секций. Что касается относительных приростов, то у китайской ели они выше во всех случаях. Важно также, что, за два года выращивания высота этой ели сравнялась с высотой ели корейской. В конечном итоге, анализ изменения биометрических показателей дает основание считать ее самым быстрорастущим из изучавшихся видов.

Медленный рост пихты двуцветной и тиса остроконечного в первые годы жизни относится к числу их видовых особенностей. Но, как известно, к десятилетнему возрасту растения этих видов увеличивают скорость роста, особенно пихта. В опытах выращивания этих видов в Ботаническом саду ДВО РАН к четырнадцатому году жизни годовой прирост тиса возрос до 30 см, а пихты – до 40 см, приблизившись к показателям роста, характерным в соответствующем возрасте ели шероховатой. Но в результатах выполненного эксперимента более важно то обстоятельство, что *Abies concolor* практически не отреагировала на биостимуляторы. Вероятно, главной причиной этого послужил возраст подопытных растений. В момент посадки на экспериментальный участок саженцы пихты перешли в состояние, в котором механизмы защиты от действия неспецифической информации уже достаточно эффективны.

В то же время, более молодые растения *Taxus cuspidata*, *Picea koreana* и *Picea asperata* к воздействию биостимуляторов оставались еще достаточно чувствительными. Однако ответные реакции тиса и елей были диаметрально противоположными. Если у тиса обработка гуматами усилила ростовые процессы, то у обоих видов ели, напротив, ослабила. А по отношению к присутствию микроэлементов индифферентности тиса ели противопоставили сложную систему сдвигов в ритмах развития, морфологические новации и изменение темпов роста. Ели явно усиливали свой рост под воздействием микроэлементов. Причем, как видно из эксперимента, ответные реакции подопытных растений проявились наиболее четко в секции 2, где растения обрабатывались только микроэлементами. На это указывает появление здесь большого числа трансформеров. Что касается изменения состояния елей в секции 3, где микроэлемента применялись в сочетании с гуматами, то эффект от воздействия микроэлементов здесь несколько понижен. Очевидно, гуматы с их антистрессовыми свойствами препятствовали развитию сдвигов.

Другими словами, пониженную чувствительность елей, выращиваемых в секции 3, можно понимать как указание на стрессовую природу стимулирующего воздействия микроэлементов. В связи с чем, увеличение скорости роста елей обработанных микроэлементами и образование трансформеров следует объяснять дестабилизацией внутренних процессов, т.е. выходом системы их организмов за пределы оптимального состояния.

Хотя разница средних приростов ели корейской в эксперименте с микроэлементами и в контроле оценивается менее чем в 10%, действительные эффекты воздействия микроэлементов настолько значительны, что выходят далеко за рамки привычных представлений.

Во-первых, это феномен быстрого распада развивающейся совокупности растений, первоначально одинаковых по комплексу признаков и произрастающих в идентичных условиях, на две группы особей, достоверно различающихся по скорости роста. Видимость отсутствия мотивации распада свидетельствует о том, что современные представления о принципах организации внутренних процессов в растениях отражают механизмы их роста неудовлетворительно. Конечно же, для столь резкого различия в реакциях растений, принадлежащих к одной таксономической группе, находящихся в одинаковом возрасте и сходных по происхождению есть объективная причина. Но, по-видимому, дифференцирующий фактор при планировании опыта остался за пределами внимания экспериментаторов как не имеющий отношения к существу вопроса.

Во-вторых – это беспрецедентные по масштабам сдвиги в сроках прохождения основных фаз сезонного развития в группе елей-трансформеров. Действительно, для *Picea koreana* и *Picea asperata* смещение дат заложения верхушечных почек с конца июня на первую декаду августа означает увеличение продолжительности периода их роста в высоту в 2,5 раза. Причем у нескольких растений рост прекратился только в сентябре. Появление столь значительного отклонения в ритме сезонного развития трансформеров – явление столь же необычное, как и их аномальный прирост, так как выходит далеко за пределы диапазона варибельности, обусловленной внутривидовым разнообразием.

В-третьих – появление морфологических новаций. Среди структурных аномалий, выявленных у елей-трансформеров, ведущее место занимает слабое развитие верхушечной почки на осевых побегах некоторых растений, завершивших вегетацию. Необычным образованием является и плотное охвоение почек, формируемых в верхних частях молодых побегов. От обычных почек эти почки отличает способность трогаться в рост на ранних этапах своего развития. В конечном итоге реализация этой способности приводит к ветвлению побегов текущего года, чего в норме у елей никогда не происходит. Еще одно отклонение от нормального формообразовательного процесса проявляется в разделении пластохронной розетки почек осевого побега и верхушечной почки. Наиболее вероятной причиной сдвига является рассогласование в моментах поступления управляющих сигналов от информационной системы, т.е. нарушение вынужденного ритма развития растения. Далее следует указать на изменение пропорций надземной части растений. Вследствие усиления апикального доминирования роста, обусловленного, по всей вероятности, перепроизводством фитогормонов, в приросте многих елей-трансформеров преобладает вертикальное направление. Поэтому соотношение высоты кроны к ширине изменяется у этих растений в пользу высоты.

В последнее время появились основания полагать, что первопричиной любых структурных различий в живых системах служат различия в их временной организации. Положив данную гипотезу в основу подхода к анализу результатов эксперимента, феномен «необъяснимой» дифференциации елей на трансформеры и нормофенотипы можно попытаться связать с неодинаковым темпом внутреннего времени в подопытных саженцах.

Известно, что устойчивость растительных организмов к неспецифическим факторам со временем увеличивается. В связи с чем, их реакции на внешние воздействия по достижению критического возраста резко ослабевают. Если судить по результатам эксперимента, для елей критический возраст наступает в 5–6 лет. Именно таким был календарный возраст подопытных саженцев ели в момент проведения эксперимента. Но, по всей вероятности, темп внутреннего времени растений не одинаков. По этой причине часть саженцев, достигнув к моменту проведения эксперимента критического возраста, приобрела пластичность, утратив при этом чувствительность к экстремальным параметрам среды. Именно эти саженцы, не отреагировав на обработку биостимуляторами, вошли в группу нормофенотипов. В то же время, ответные реакции саженцев отставших в развитии была выражена достаточно четко. Они и сформировали группу елей-

трансформеров. Высокой общей чувствительностью елей с замедленным темпом внутреннего времени объясняется, вероятно, и их неустойчивость к низким температурам.

Модификации, происходившие в этой группе елей, нарушали временную организацию их жизнедеятельности, изменяли динамику и интенсивность ростовых процессов, а также вносили структурные новации в пространственную организацию. Во всех без исключения случаях изменение параметров каждого из перечисленных выше проявлений жизнедеятельности сопровождалось перестройкой двух остальных. Отмеченная связь структурно-морфологических признаков организма с принципами его временной организации носит, как известно, характер закономерности. Именно эта закономерность и составила основу определения понятия «жизненная форма», сформулированного И.Г.Серебряковым (1962). Жизненную форму он понимал как исторически выработанную в определенных условиях биологическую единицу, обладающую устойчивым сочетанием внутренней и внешней структуры органов, определенной временной организацией и своеобразным внешним обликом.

Однако устойчивость комплекса связей, интегрирующих ее различные элементы в жизненную форму, относительна. Это означает, что ни одна из существующих жизненных форм не имеет статуса элементарной единицы, неизменной как атом. Любая из них способна преобразоваться в новую жизненную форму в ходе биологической эволюции, либо может быть измененной в результате внешнего вмешательства во внутренние процессы. Эксперимент показал, что каналом, открытым для активного воздействия на систему внутренних связей, может служить ритм сезонного развития растения. В то же время, он подтвердил предположение о высокой эффективности микроэлементов как средства индукции системных сдвигов в организме растения.

Отклонения от нормального формообразовательного процесса, ведущие к появлению трансформеров, весьма разнообразны. И, тем не менее, систематизация аномалий в морфологическом строении модифицированных организмов ели устанавливает связь подавляющей части нарушений с верхушечной почкой осевого побега и сопряженной с ней в норме пластохронной розеткой почек. Во всех случаях сдвиги проявляются в частичном или полном отделении почек пластохронной розетки от верхушечной почки. Происходит это вследствие десинхронизации моментов заложения почек на растущем побеге. Иногда почки розетки закладываются своевременно и одновременно, но запаздывает момент заложения верхушечной почки. А поскольку верхняя часть побега продолжает прирастать до формирования верхушечной почки, пластохронная розетка остается на нижнем уровне побега (рис. 3). Однако чаще нарушается согласованность моментов закладки всех почек, как верхушечной с почками розетки, так и почек розетки между собой, что приводит к их разобщению в пространстве (рис. 4 и 5).

Сбои в ритме сезонного развития трансформеров явно находились в тесной связи со снижением уровня организации возникающих структур: как ритмы развития, так и морфоструктуры упорядоченность снижали. Это означает, что, инициация вынужденных ритмов регуляторными сигналами происходила с потерей информации. Но во всех случаях потеря информации компенсировалась увеличением продолжительности времени перестройки. Данное явление находит объяснение в гипотезе, в которой информация предлагается рассматривать как форму времени, возникающую в аттракторах (Прилуцкий, 2007). По-видимому, в трансформерах деградирующая информация возвращалась в свое исходное состояние – время. Как следствие, более чем в два раза увеличилась продолжительность фазы роста. В условиях резкого увеличения продолжительности периода активной вегетации усиленное накопление органической продукции было просто неизбежным.

При оценке биологического смысла реакций растений на грубые нарушения в химизме окружающей среды необходимо учитывать особую роль верхушечной почки осевого побега.

Согласно цитохронного закона длительности онтогенеза растений, сформулированного А.В. Балюра (2001), верхушечная стеблевая клетка растения является преемницей и хранительницей всей программы индивидуального развития растения, которая закладывается в зиготе при оплодотворении. Эта клетка обладает способностью «считать» свои совершившиеся деления и «помнить» о числе предстоящих. Каждое ее деление представляет собой очередной этап в развитии организма – цитохрон. Реализуя свой цитохронный потенциал, верхушечная клетка периодически закладывает по оси главного стебля дочерние клетки, из которых в дальнейшем образуются стеблевые почки, листья, ветви и т.д. У древесных растений верхушечная клетка локализуется в верхушечной почке. Важность этой клетки для точной и полной реализации программы онтогенеза организма предполагает необходимость защиты хранящейся в ней

информации от воздействия случайных факторов. По всей вероятности, положение пластохронной розетки на побеге, как и особенности ее морфологического строения, связаны с выполняемыми ею защитными функциями. Почка розетки охватывают верхушечную почку плотным кольцом. Находясь на пути транспорта фитогормонов, активизирующих процессы роста и развития, они способны перехватывать их, предотвращая несвоевременный выход верхушечной почки из состояния покоя. Примером такого рода событий служат особенности вторичного прироста осевого побега, развившегося у одной из елей-нормофенотипов во второй половине августа–сентябре (рис. 9). Преждевременный рост побегов, спровоцированный выпадением осадков после летней засухи, начали только почки пластохронной розетки. В то же время покой верхушечной почки экстремальные условия жизнедеятельности не нарушили.

Таким образом, в цепи последовательных преобразований, завершившихся появлением трансформеров, роль спускового механизма играют нарушения согласованности регуляторных сигналов. На это указывает, во-первых, дифференциация комплексных регуляторных процессов на элементарные события, во-вторых, распад сложных функциональных морфоструктур на составляющие элементы, и, в-третьих, увеличение продолжительности формообразовательных процессов. Однако характер происходящих изменений свидетельствует, скорее, лишь о частичной дезинтеграции информации. В то же время, нет никаких признаков распада информационных систем. Выработка трансформеров не ведет к нарастанию хаоса, а понимается как «рекапитуляция наоборот». Иными словами, следствием нарушения временной организации является примитивизация, либо деспециализация, которая происходит под контролем информационной системы организма. Причем, вопреки ожиданию, перестройки, происшедшие в организмах елей-трансформеров, не сопровождались снижением жизнеспособности. Распространение грибных болезней в группах елей-трансформеров и нормофенотипов в период проведения эксперимента было одинаковым, а их толерантность в засушливый период также не отличалась. Более того, понижение уровня организации сопровождалось заметным ростом производства биологической продукции.

Весьма вероятно, что среди фактов, установленных в ходе настоящего эксперимента, наибольшую важность имеет новая дата заложения верхушечных почек елей-трансформеров – начало августа. В это же время происходит заложение почек у большинства аборигенных представителей маньчжурской флоры. Совпадение указанных явлений во времени едва ли случайно. На юге Приморского края конец июля – начало августа является периодом действия мощного сезонного аттрактора, управляющего развитием растительности региона (рис. 10).



Рис. 9. Трансформер *Picea koreana*. Осенний рост побегов из почек пластохронной розетки (10 сентября 2008 г.)

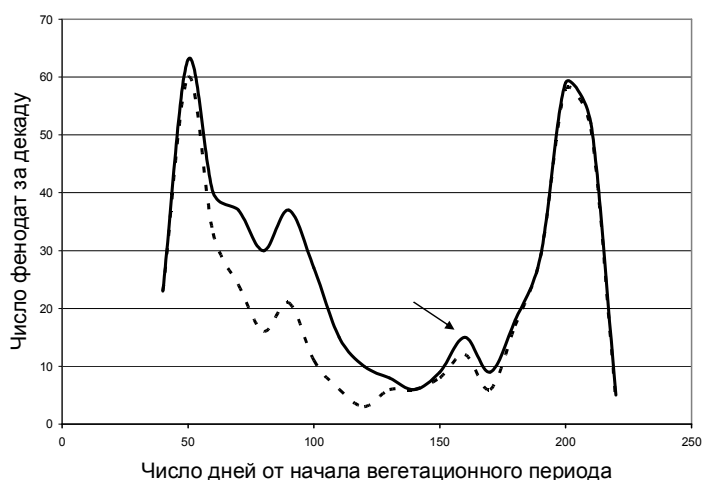


Рис. 10. Позиция сезонного аттрактора на интегральной кривой распределения фаз сезонного развития древесных растений маньчжурской флоры на юге Приморского края

В эксперименте сбой в работе информационных систем елей-трансформеров, заблокировавший сигнал на заложение верхушечной почки, вероятно, мог бы привести к неограниченному во времени росту побегов. Однако в начале августа растения оказались в зоне действия аттрактора, который, возможно, сформировал у них новую норму реакции. Нельзя, поэтому, исключить, что изменение даты заложения почек у трансформеров окажется необратимым. В этом случае комплекс перестроек, происходивших в организмах трансформеров, будет иметь значение адаптациогенеза. И тогда примененный в настоящей работе метод коррекции ритмов развития растений вернет надежду на их принудительную акклиматизацию к необычным условиям среды.

Выводы

1. При выращивании молодых елей в среде, обогащенной микроэлементами, нарушение химизма места обитания существенным образом отражается на их жизненной форме: изменяется ритм сезонного развития, увеличивается темп роста, появляются морфологические новации.

2. В цепи сдвигов, обеспечивающих изменение жизненной формы, роль спускового механизма играют нарушения согласованности регуляторных сигналов.

3. Появление нарушений во временной структуре жизнедеятельности организмов представляется следствием частичной дезинтеграции функций информационных систем, которая не ведет к распаду последних и установлению внутреннего хаоса, а вызывает временную деспециализацию под контролем внешней среды.

4. Обнаруженный феномен – изменение жизненной формы у молодых растений под влиянием аномального химизма места обитания, обладает принципиальной новизной, и его всестороннее изучение может иметь важные теоретические и практические последствия.

ЛИТЕРАТУРА

Балюра А.В. Открытие цитохронного закона онтогенеза растений. <http://avbalioura.narod.ru/citochr2.htm> 2001.

Бюннинг Э. Суточные ритмы и измерение времени при фотопериодических реакциях // Биологические часы. М., 1964. С. 409-421.

Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. М.: Мир, 1973. 280 с.

Пригожин И. Введение в термодинамику необратимых процессов. М.: Иностранная литература, 1960.

Прилуцкий А.Н. Современное состояние дуба монгольского и движущие факторы эволюции его сообществ // Растения в муссонном климате: Матер. 3-й междунар. конф. «Растения в муссонном климате» 22-25 октября 2003 г. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003. С. 115-123.

Прилуцкий А.Н. Явления самоорганизации в сообществах дуба монгольского // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2006. Вып. 52. С. 188-198.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.

Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений: (К истории вопроса) // Ботан. журн. 1966. Т. 51, №1. С. 923-926.

Prigogine I., Wiame J.M. Biologie et thermodynamique des phenomenes irreversibles // Experimentia. 1946. № 2. P. 451-453.