

THE RESEARCH OF THE PLANT ECOPHYSIOLOGICAL AFTEREFFECTS: THE HISTORY, THE TERMINOLOGY AND THE PROBLEM CONDITION

Lykova N.A.

Agrophysical Research Institute, Grazhdansky Av., 14, St. Petersburg, 195220, Russia.
tel./fax: 7 (812) 5341900, E-mail: batygin@mail.ru

Abstract. Difference in reaction to seeds formation conditions of productivity and adaptive properties performed in vegetation of the offspring plants was revealed. Controlling of hydrothermal conditions of maternal plants growth reduced significantly the risk of obstacles in ecogenetic experiment with annual cereals. Consideration has been given to the details of the influence on the individual phenotype produced by limiting environmental factors such as air temperature, soil humidity and intensity of mineral nutrition of plants. Using certain representatives of the division flowering plants (Angiospermae) as examples, the data are presented, revealing the mechanisms of influence the pre-vegetative environment has on the physiological quality of seeds and quantitative characteristics of plants. The role of pre-vegetative limiting factors in the formation of adaptive response of a genotype to the environment is discussed.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ У РАСТЕНИЙ: ИСТОРИЯ, ТЕРМИНОЛОГИЯ, СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Лыкова Н.А.

ГНУ Агрофизический научно-исследовательский институт Россельхозакадемии,
195220, РФ, г. Санкт-Петербург, Гражданский пр. 14, тел.7 (812) 5340656, E-mail: batygin@mail.ru

Актуальность. Процессы глобализации и экологизации в обществе приводят к формированию новых парадигм природопользования. Одной из таких парадигм является устойчивое развитие. Внедрение биологической коррекции агроэкосистем с использованием достижений микробиологии, биохимии, биофизики имеет своей целью развивать устойчивое земледелие и адаптивное растениеводство, приблизить состояние искусственных биосистем к естественным, избежать негативных влияний деятельности человека на экосистемы. В этих глобальных процессах всё чаще начинают выделяться проблемы последствий (последствий) факторов среды на организм или на популяцию в целом. Последствия некоторых экологических катастроф (например, на Чернобыльской АЭС, на АЭС «Фукусима-1») приобретают мировое значение, оказывают влияние на биологические системы (почвы, флору, фауну) на несколько десятилетий (поколений) вперёд. Проблемы оздоровления территорий (почвы) представляют общепринятые, уже ставшие классическими исследования. Цель этих исследований – мониторинг последствий радиохимического заражения земель, последствия удобрений, ядохимикатов, пестицидов, других поллютантов. В фармакогностических исследованиях изучают последствия (последствия) от применения определённых медицинских препаратов и сильнодействующих веществ.

Последствия определённых факторов среды (температуры, света) на физиолого-биохимические процессы и реакции организма, фотосинтез, жизнеспособность особей в пределах одного поколения исследуются физиологами растений всех уровней организации жизни [7]. В области экофизиологии – экологические последствия, в нашем понимании – экофизиологические последствия среды на рост и развитие растений следующих поколений – представляют чаще область теоретических рассуждений, либо практических рекомендаций, механизмы явления последствий описаны недостаточно [8].

Известно, что формирование фенотипа потомства зависит как от собственного генотипа, так и от фенотипа родительских особей (определённого генотипом и внешней средой материнского поколения). Взаимосвязь и взаимозависимость генотипа и среды (абиотической и биотической) в двух соседних поколениях мы определяем как явление **преонтогенеза** [6], применительно к растениям – явление превегетации [5]. Фенотипические эффекты – это влияния фенотипа (фенотипических изменений) предшественника на фенотип потомства. Если это влияние простирается на несколько поколений – то говорят о длительных модификациях. Фенотипический эффект (модификация) отличается от наследственного (мутации) тем, что не меняет структуру гена, а лишь проявляет его природу. Исследования экофизиологических последствий имеют вековую историю.

Исторические предпосылки. В начале XX века в литературе появилось несколько сообщений об исследовании экологических последствий у растений: сообщение Альфреда Эварта 1908 г. о том, что долговечность семян разных видов при хранении их длительное время при комнатной температуре неодинакова; опыты В. Иоганнсена 1909 г., в которых было показано, что индивидуальные различия растений, которые появляются благодаря модифицирующим влияниям среды, не передаются по наследству. Кроме того, это работы по количественной анатомии растений В.Р. Заленского 1904 г. [6].

Исследования, призванные выявить вклад эндогенных и экзогенных факторов в количественные характеристики растений, получили особенное развитие в количественной анатомии и физиологии растений в 20-е годы XX в. Существенный вклад в эти исследования внесли ученые, ботаники-физиологи Петрограда, приглашённые или работавшие под руководством академика Н.И. Вавилова, в том числе выдающийся физиолог В.Р. Заленский (ассистент академика С.Г. Навашина, автора крупнейшего открытия в биологии – двойного оплодотворения). Работу В.Р. Заленского по цитологическому исследованию ржано-пшеничных гибридов в Гос. институте опытной агрономии в Петрограде (ныне ГНУ РФ ВИР им. Н.И.Вавилова) завершила А.В. Дорошенко в 1924 г., впоследствии опубликовавшая в Трудах по прикладной ботанике работы о роли факторов среды, в том числе климатических, в семенном размножении растений (1925, 1928). В тот же период в Трудах... появились работы Г.Д. Карпеченко (1924–1925), Н.А. Максимова (1925), В. Разумова (1929), Н.И. Вавилова (1931) и Е.Н. Синской (1931), имеющие мировую известность [6].

Н.И. Вавилов писал: «происхождение семян одного и того же сорта из различных условий могут дать, при посеве их в новом месте, совершенно различные результаты. Отсюда возможность значительного изменения в фенотипе в последовательной культуре ряда лет... Работы эти являются оригинальными, исключительно ценными по их перспективам и выводам и, несомненно, заслуживают самого серьёзного внимания» (ЦГАНТД СПб, ф. 318, оп. 1, д. 1194, л. 111). Так Н.И. Вавилов отзывался о работе 1937–1938 гг. Т.Я. Зарубайло и И.А. Костюченко, показавших способность зерновок зерновых хлебных злаков в состоянии домолочной, молочной и начале восковой спелости проходить яровизацию на материнском растении (яровизация «на корню») при наличии пониженных температур (0–14°C) и достаточной влажности воздуха. Такие условия всегда имеют место на Крайнем Севере [6].



Рисунок. Влияние факторов среды в 2-х последовательных поколениях на онтогенез.

Таблица. Закономерности эффекта превегетации

Закономерность	Объект, фактор	Ссылка
Универсальность	Asteraceae Brassicaceae Fabaceae Plantaginaceae Poaceae Solanaceae	Белевцев, Макарова, 2003 Reymond, 2006 Sienkiewicz, Chachulski, 2004 Wulff et al., 1994 Гусакова, Лыкова, 2004 Брежнев и др., 1980
Межвидовая изменчивость	<i>Plantago major</i> <i>P. rugelii</i>	Miao, Bazzaz, 1990; Miao et al., 1991
Внутривидовая изменчивость	<i>Arabidopsis thaliana</i> <i>Avena sativa</i> <i>Hordeum vulgare</i> <i>Hydrophyllum appendiculatum</i> <i>Lycopersicon esculentum</i> <i>Oryza sativa</i> <i>Phalaris arundinacea</i> <i>Plantago lanceolata</i> <i>Secale cereale</i> <i>Sorghum bicolor</i> <i>Trifolium repens</i> <i>Triticum aestivum</i> <i>Zea mays</i>	Ihnatovich et al., 2006 Гриценко и др., 1987 Гусакова, Лыкова, 2004 Lorne, 1993 Брежнев и др., 1980 Sugawara, Takahashi, 1987 Sahramaa, Hömmö, 2000 Schmitt et al, 1992; Wulff et al, 1994 Санин, 2004 Pedersen, Toy 2001 Денисова, 1996, 1998 Лыкова, 1997, 1998, 2007 Tang et al., 1999, 2000
Морфологические различия семян	Строение тесты <i>Plantago</i> Алейроновый слой <i>Poaceae</i>	Miao et al., 1991; Шипунов, 1998 Лаптев, 1989; Тарасенко, 2003
Угасание в последующих поколениях	<i>Lolium multiflorum</i> <i>Plantago major</i> <i>T. aestivum</i>	Edwards, Emara, 1970 Miao et al., 1991b Карпова, 2002
Воздействия лимитирующих факторов среды превегетации ^a	Питательный пульс Минеральное питание Почв.-климатич. зона Рельеф Сроки посева Густота посева Температура воздуха Влажность почвы Фотопериод	Miao, Bazzaz, 1990; Miao et al, 1991 Стефанова, 1998 Ремерс, Илли, 1969 Илли, Полномочнов, 2005 Стефанова, 1997 Яблоков, 1990 Ермаков и др., 2001 Лыкова, 2007 Ihnatovich et al., 2006
вегетации ^a	NPK: концентрация и ритм подачи раствора Засуха Температура Фотопериод Срок посева NPK, срок уборки	Miao, Bazzaz, 1990; Miao et al., 1991a; Wulff et al., 1994 Маймистов и др., 1998 Никифорова, Татьяна, 1984 Reymond, 2006 Сулова, 1987; Стефанова, 1997 Schmitt et al, 1992; Wulff et al, 1994
Сниженное влияние фактора в его последствии	NPK, <i>Plantago lanceolata</i> N, <i>T. aestivum</i>	Wulff et al., 1994 Lykova et al., 2004
Изменение биохимических показателей потомства	<i>T. aestivum</i> : в 2р. → N, P, K <i>H. vulgare</i> : в 2–3р. → белки <i>S. tuberosum</i> : в 6–22р. → крахмал	Лыкова и др., 2008 Лыкова и др., 2007 Лыкова, Хомяков, 2007
Поражение патогенами ^a	Грибная инфекция Бактериальная инфекция	Чулкина и др., 2000 Санин, 2004
Условия хранения плодов и семян ^a	Комнатная температура Ускоренное старение	McBurnie, 2002 Pedersen, Toy 2001
Риск ошибок в количественных испытаниях генотипов	<i>T. aestivum</i> <i>H. vulgare</i>	Лыкова, 2007

Примечание ^a – действие фактора усиливает эффект превегетации, ^b – изменение уровня минерального питания материнских растений в 2 раза приводит к значимому изменению указанных биохимических характеристик в потомстве

Наследование определённого набора генетических детерминантов цитоплазматических органелл составляет цитоплазматический генетический класс материнских эффектов (**maternal effects**). В литературном обзоре D. Roach и R. Wulff за 1987 г., посвящённом материнским эффектам в растениях, воздействия материнского фенотипа и эндосперма семени отмечены как отдельные классы материнского

влияния наряду с цитоплазматическим наследованием. Участие материнского организма в формировании фенотипа потомства не ограничивается передачей яйцеклетке половинной доли хромосом. Д. Роч и Р. Вульф выделают три класса материнских эффектов: цитоплазматический генетический, ядерный эндоспермный и материнский фенотипический, определённый в 1994 г. как воздействия материнского генотипа и материнской среды (от англ. «**the effects of maternal genotype and environment**»).

Касательно предмета обсуждения, в англоязычной литературе используют также разнообразную описательную терминологию: *aftereffects* – последствия, последствия, *preharvest factors – weather conditions during seed ripening and harvesting* – факторы предуборочного периода – погодные условия во время созревания и уборки урожая, *environmental conditions during grain-fill* – условия формирования семян, *seed formation phase – maturation phase* – фаза образования, формирования семян – фаза созревания, «*postharvest*» biology (США, Новая Зеландия и др.) – «постуборочная» биология, *pre-dispersal hazards* – помехи (риски) пре-диссеминации, вызванные до момента распространения созревших семян, включающие, в том числе, формирование плодов и семян, неполное опыление, недоразвитие семязачатка, ограниченные запасы питательных веществ (*resource limitation*), уничтожение вредителями. *Pre-dispersal resource limitation hazards* – риски формирования разнокачественных семян под воздействием лимитирующих факторов среды в пре-диссеминационный период – предмет нашего поиска и углублённого исследования на протяжении 20 лет. Кроме того, существуют термины «*post-effect*» и «*pre-post effect*» от англ. *postponing* (откладывать) и *prevent* (предупреждать), которые, однако, активно используются в микробиологии, физиологии, медицине и социологии.

Исследования приспособительных реакций растений при пересеве их из одной (родной) среды в другую (чужую) имеет определённую селекционную, генетическую и эволюционную ценность [3].

Нами обобщены литературные данные об исследованиях экологических последствий, или эффекта превегетации (рис., табл.). Трудно выделить главенствующий фактор превегетации. Любой из факторов может стать ведущим. Для обнаружения эффекта превегетации требуется определённое сочетание условий среды в течение вегетационного периода. Это могут быть низкая или избыточная влажность почвы, низкая температура, место репродукции, недостаточность минерального питания. Степень проявления эффектов превегетации зависит от генотипа. Воздействия экологических условий формирования растений на рост и развитие растений следующего поколения определяются: 1) наличием лимфактора во время превегетации; 2) часто наличием лимфактора во время вегетации; 3) видоспецифичностью; 4) внутривидовым разнообразием (или разным ответом в разных популяциях); 5) изменением (уменьшением или увеличением) значений количественных признаков в среднем в 1,5–1,7 раза относительно контрольного генотипа и/или среды.

Эффекту превегетации подвержены динамика онтогенеза, интенсивность ростовых процессов, в том числе фотосинтетических, количественные показатели продуктивности, резистентность к температуре, онтогенетическая адаптивность. За счёт среды превегетации у некоторых генотипов может произойти изменение процесса роста метамерных органов растения во время вегетации, изменение содержания пигментов, протеинов в растущих органах, количества побегов кушения, снижение/увеличение продуктивности растений [6].

Эффект превегетации может быть обнаружен не только у собственно семян цветковых растений, но также у односемянных (часто невскрывающихся) плодов с апокарпным гинецеом: зерновки (*Poaceae*), односемянного боба (*Fabaceae*), одноорешка, а также неполновскрывающихся и невскрывающихся плодов с ценокарпным гинецеом, таких как односемянная коробочка (*Scrophulariaceae*), семянка, орех, сухая костянка, ореховидный стручок [4]. Кроме того, предполагается, что эффект превегетации может распространяться также на мерикарпии, односемянные замкнутые фрагменты распадающихся плодов, соответствующие одному плодолисту. Такие плоды выполняют защитную функцию не только в период созревания семян, но и диссеминации вплоть до прорастания семян. У большинства видов злаков зерновка опадает вместе с окружающими её цветковыми, а иногда и колосковыми чешуями и прилегающим участком оси колоска. Защитную роль в жизни растений следующего поколения, кроме плода и сохранённых и видоизменённых при плодах внецветковых органов, формирующихся из материнской ткани, могут играть также остающиеся при плодах части цветка и соцветия. У некоторых плодов околоцветник засыхает (например, у клевера), но сохраняется при плодах и опадает вместе с ними, создавая дополнительную за-

щиту для семян. Внешне морфологическое многообразие плодов и семян обусловлено изменчивостью таких количественных признаков, как размеры, форма, окраска, характер поверхности и т. п. Однако морфологические признаки, характеризующие видовое разнообразие, остаются довольно устойчивыми в развитии растений многих поколений.

Возможно, эффект превегетации имеет чаще физиологическую (ферментативную) основу, так называемый **эффект массы** [2]. С другой стороны, углубленный поиск экологогенетических механизмов возникновения нестандартных модификаций у растений определенного генотипа (популяции) при развитии потомства показал, что для такой популяции характерны делеции в некоторых хромосомах, определяющие возникновение морфозов лишь в определенных условиях среды [9]. Такие постэффекты без применения современного генетического количественного анализа могут быть приняты за эффект превегетации, т. е. за фенотипический эффект. Проводятся исследования эпигенетической регуляции активации процессов во время прорастания семян [1]. Показано, что эндогенные факторы роста растений могут сильно изменить внешний вид и биохимические характеристики формирующихся семян, что приводит к их морфофизиологической разнокачественности. Теория экофизиологических и экогенетических механизмов эффекта превегетации требует доработки на основе новых экспериментальных данных, полученных молекулярно-биологическими методами.

Дальнейшие исследования постэффектов необходимо вести на популяционно-генетическом уровне. В связи с этим исследования экофизиологических последствий, возникающих под воздействием разных факторов физико-химической природы, необходимо было бы дополнить исследованием лимитирующих факторов биологической природы: конкуренции, патогенов.

В количественной биологии необходимо учитывать возможные экологические последствия физико-химической или биологической природы на популяцию растений и исключать подобно-го рода риски из экологогенетических, экологогенетических и популяционных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алексейчук Г.Н., Задворнова Ю.В., Ламан Н.А.* Эпигенетическая регуляция активности клеточного цикла при прорастании семян разного физиологического качества // Ботаника (исследования). Вып. XXXIV. Минск: «Право и экономика», 2006. С.33–42.
2. *Батыгин Н.Ф.* Онтогенез высших растений. М.: «Агропромиздат», 1986. 100 с.
3. *Животовский Л.А.* Приспособленность и популяционный стресс // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 2. С.126–140.
4. *Левина Р.Е.* Морфология и экология плодов. М.: Наука, 1987. 160с.
5. *Лыкова Н.А.* Адаптивность злаков (Poaceae) в связи с условиями превегетации и вегетации // С.-х. биология. 2008. № 1. С. 48–54
6. *Лыкова Н.А.* Эффект превегетации: экологические последствия. СПб.: Наука, 2009. 311 с.
7. *Титов А.Ф., Акимова Т.В., Галанова В.В., Толочева Л.В.* Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.
8. *Fenner M., Thompson K.* The ecology of seeds. Cambridge, UK: University Press. 2006. 250 pp.
9. *Reymond M.* Genetics of Plant Performance // MPIZinside. 2006. 4. P. 3–6

ANALYSIS OF HABITUAL FORMS OF NORWAY SPRUCE IN THE TRACT «DUBKI» (STRUNINO, VLADIMIR REG.)

Makhrova T.G.

Moscow State Forest University, E-mail: mathilda2604@mail.ru

Abstract. The tract «Dubki» is an artificial community consisting of native species of spruce and oak, and contains a large number of unique forms of Norway spruce in aged over 100 years. Such a diversity of Norway spruce collected in a small area in our country is no longer. Able to identify six forms of eating crown in the form of differing appearance and variously used in the organization of the spatial structure of the plantation. Five of the six identified forms are not described in any dendrological classification, so they cause a great deal of interest.