

УДК 633.1:631.524.02:632.954

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ У ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР КАК ПРОЯВЛЕНИЕ АДАПТАЦИИ СОРТА К СТРЕСС-ВОЗДЕЙСТВИЮ ГЕРБИЦИДОВ В РЯДУ ПОКОЛЕНИЙ

В. А. ЗИНЧЕНКО

(Кафедра химических средств защиты растений)

Последствие гербицидов в поколениях является результатом адапционных перемен как в состоянии самих растений, так и сортовой популяции в целом. Оценивать модификационную изменчивость, вызванную гербицидами в ряду поколений, следует не по интегральным показателям (урожайность и др.), не по направленности отдельных процессов обмена веществ, а по степени их выраженности. Воздействие гербицидов на фенотип при однолетних и многолетних обработках различно: однолетние приводят к увеличению размаха изменчивости, а многолетние — к ограничению ее.

Первичная реакция устойчивых к гербицидным препаратам культурных растений на послевсходовые гербициды схожа с их реакцией на природные стресс-воздействия. Однако степень влияния последних нарастает, как правило, постепенно, тогда как первые вызывают слишком быстрые изменения физиолого-биохимического состояния, с которым репарационная система растений часто не справляется, что и сказывается в одном-двух последующих поколениях.

Устойчивость культур к гербицидам определяется различными факторами: скоростью их поступления в растения, особенностями транслокации и детоксикации действующего

вещества, способностью восстанавливать изменения в метаболизме, вызванные гербицидами.

Результат применения гербицидов обычно оценивается по такому суммарному показателю, как урожайность, которая определяется, с одной стороны, отзывчивостью сорта на снижение засоренности, а с другой — непосредственным угнетающим воздействием на него гербицида. К настоящему времени накоплен большой материал о влиянии гербицидов на продуктивность культур и качество урожая, и тем не менее актуальным остается изучение специальных вопросов, связанных с действием на культурные защищаемые растения повторяющихся из

года в год обработок. Особенно оно важно в случае зерновых культур, специфика семеноводства которых такова, что воздействию гербицидов могут подвергаться 4—5 поколений и более.

Не исключено, что отклонения в обмене веществ растений, вызываемые гербицидами, могут привести к изменению конкурентной способности, устойчивости к неблагоприятным воздействиям, вредителям, болезням и отзывчивости к различным благоприятным факторам не только у отдельно взятых растений, но и у сорта в целом, т. е. они могут иметь экологические последствия.

Действие послевсходовых гербицидов на зерновые культуры при обработках ряда поколений изучалось нами в полевых опытах при разных уровнях засоренности и в разных почвенно-климатических зонах. Чтобы исключить возможное последствие применяемых препаратов через почву, каждый год опытные делянки размещали на новых участках.

Дополнительную информацию получали в вегетационных, лабораторных опытах и аналитических исследованиях, в которых использовали семена полевых опытов. Поскольку потенциальные различия между растениями наиболее четко проявляются в экстремальных условиях, для выявления таких различий наряду с оптимальными условиями выращивания создавались и неблагоприятные — недостаточное питание или избыток удобрений. Согласно оригинальной схеме опытов с нарастающим по годам количеством вариантов во всех случаях сравнивали действие гербицида на растении одной и той же репродукции сорта в одинаковых условиях среды при первичной обработке и после обработок им ряда поколений. Например, на пятой репродукции со-

поставляли необработанные растения (вариант, обозначаемый шифром 00000) с обрабатываемыми впервые (00001) и обрабатываемыми в течение 5 лет (11111), а также периодически обрабатываемыми через год (10101) [5]. Как видно из этого примера, через 0 обозначаем репродукцию, выращиваемую без гербицида, через 1 — с его применением.

Основные результаты экспериментов опубликованы ранее [4, 6, 8, 9]. Они свидетельствуют о существенных различиях в реакции зерновых культур на гербициды при однолетних и многолетних обработках. В данной работе делается попытка анализа теоретических аспектов изменчивости сорта, индуцированной гербицидами при обработках ряда поколений.

Формы изменчивости

Известно, что развитие растений определяется генетической программой и средой. Во всех наших опытах реализация генотипа осуществлялась в одинаковых условиях среды, но приводила к различным результатам при первичном и многолетнем применении гербицидов. В опыте с ячменем Московским 121 существенным было влияние 3-го года обработки 2,4-Д на фоне одного и двухлетних обработок, а также последствие 2-го года обработки этим гербицидом на фоне 1-го года обработки. Значения многих показателей (биометрии и обмена веществ) в вариантах однолетних обработок и периодических через год были близкими, а в вариантах многолетних обработок существенно отличались от них [8]. Урожайность и большинство физиолого-биохимических показателей у растений в последствии однолетних и многолетних обработок гербицидами приближались к контролю.

Следовательно, отклонения, вы-

званные гербицидами, носили временный характер и, если обработки не повторялись, они постепенно ослабевали, не наследовались. При ежегодно повторяющихся воздействиях гербицида измененная реакция сорта на обработку воспроизводилась из года в год, т. е. она проявлялась, пока сохранялись породившие ее условия, что характерно для приспособительных изменений, происходящих по типу длительных модификаций.

Химические вещества могут вызывать наследственные и ненаследственные перемены. М. Д. Голубовский [3] предлагает в наследственной системе любого вида выделить 2 компонента: облигатный, отклонения в котором приводят к мутациям, и факультативный, являющийся основой вариаций, наследуемых по типу длительных модификаций. Многие исследователи наблюдали мутагенный эффект гербицидов [11, 15]. Однако проявлялся он обычно при непосредственном воздействии на прорастающие семена препаратов в дозах, значительно превышающих рекомендованные для использования при защите растений. В полевых опытах многолетнее применение 2,4-Д, банвела-Д, тордона в принятых дозах не приводило к повышению уровня хромосомных aberrаций у яровой пшеницы [7]. Об этом же свидетельствуют опыты с ячменем, семена которого даже с деформированных под влиянием аминной соли 2,4-Д колосьев по урожайным свойствам не отличались от контрольных и сохраняли признаки данного сорта [18].

Таким образом, проведенная работа позволила выявить особую, не констатируемую ранее предопределенность в развитии фенотипа, обусловленную скорее всего длительной модификационной изменчивостью, и показала, что продуктивность сорта определяется не

только генетической программой и средой культивирования, но и последствием факторов среды, оказывающих воздействие на материнские растения.

Причины изменчивости сорта под влиянием гербицидов

Изменчивость сорта, вызываемую воздействием факторов среды, следует рассматривать как суммарный результат перемены в состоянии растений, составляющих сортовую популяцию. Чтобы разобраться, что же является причиной длительной изменчивости, в первую очередь необходимо рассмотреть возможность воздействия на дочернее поколение остатков интактного гербицида. Известно, что гербициды, в частности 2,4-Д, поглощаются культурными растениями, обнаруживаются в растительной массе, а в отдельных случаях — и в зерне. В наших опытах содержание 2,4-Д в сухой массе растений через 1—3 дня после обработки составляло 9—58 мг/кг, далее оно снижалось, но все же гербицид обнаруживался еще 20—40 дней. В зерне остатков 2,4-Д не было найдено [6], однако это не исключает возможности присутствия в нем весьма малых количеств препарата (ниже пределов чувствительности современных методов).

Последствие гербицидов может быть результатом глубинных перестроек самого растения без радикальных изменений его наследственности. Скорее всего это связано с влиянием их на фитогормональную систему растений, которая оказывает регуляторное действие на генетическую информацию в клетках, регулирует скорость развития, вызывает перераспределение питательных веществ в них. Некоторые ученые [19] считают, что она служит посредником между генотипом и средой.

Определение вариации биометри-

ческих показателей позволило установить, что гербициды вызывают значительные внутрисортные перестройки в количественном соотношении растений, характеризующихся разной интенсивностью роста и развитием репродуктивных органов, причем неодинаковые при однолетних и многолетних обработках. К этому следует добавить, что под влиянием гербицидов изменялся и фракционный состав семян как по размерам зерна, так и по ориентации его в электрическом поле.

Разнокачественность семян можно объяснить неравномерным распределением препаратов при опрыскивании и неодинаковой реакцией отдельных растений на гербицид.

Удельный вес различных групп растений может изменяться также и в результате отбора, происходящего при использовании гербицидов в ряду поколений и зависящего от гетерогенности сорта и состояния агрофитоценоза. Поскольку гербициды в год обработки не уничтожали пшеницу и ячмень, не изреживали посевов, то отбор скорее всего обусловлен отклонениями в развитии растений последующих поколений. Многочисленные определения полевых качеств семян показали, что в большинстве случаев под влиянием гербицидов и лабораторная, и полевая всхожесть не изменялась, но в отдельные годы наблюдались существенные различия в энергии прорастания семян, количестве нормально взошедших проростков, массе 100 проростков, что могло определить неодинаковую выживаемость растений в полевых условиях. Причем наиболее сильное действие препараты оказывают на те растения, которые к периоду обработки были более высокими, с хорошо развитой листовой поверхностью, удерживающей большие количества гербицида. Эти растения скорее других будут исключаться из сортовой

популяции, в результате чего в последней возрастет процент медленно растущих растений. Быстрорастущие растения, характеризующиеся большим размахом изменчивости, наиболее отзывчивы на благоприятные факторы среды, в том числе удобрения, и способны обеспечить более высокую продуктивность. Исключение их из сортовой популяции при многолетних обработках гербицидами ряда поколений объясняет происходящее при этом снижение урожайности сорта. В сильно засоренных посевах при высокой технической эффективности гербицидов различия в состоянии популяций, не обрабатываемых гербицидами и обрабатываемых ими ежегодно, будет нарастать особенно быстро, так как в первом случае из сортовой популяции исключаются слабые, малопродуктивные растения, которые не выдерживают конкуренции с сорняками, а в последнем — наиболее отзывчивые и продуктивные.

Следовательно, имеющиеся в нашем распоряжении экспериментальные данные позволяют считать, что под влиянием гербицидов происходят как изменения самих растений, так и внутрисортные перестройки. Это приводит к формированию неспецифической реакции сорта на воздействие различных стресс-факторов среды.

Критерии оценки модификационной изменчивости, индуцированной стресс-факторами

Исходя из общих представлений о неспецифичности действия защитных механизмов у растений (в отличие от высших организмов — позвоночных) [17], а также из положений о том, что адаптация к химической среде по механизму своего возникновения в сущности ничем не отличается от адаптации к другим абиотическим факторам [10], мы сопоставили процессы адаптации к действию гербицидов у устойчивых

к ним растений с процессами адаптации к различным неблагоприятным факторам среды (стрессам) — высоким и низким температурам, засолению, засухе и т. п.

По имеющимся данным [1, 16], эти процессы состоят из нескольких основных фаз, которые могут повториться во времени в виде затухающих волнообразных колебаний, что обусловлено системой саморегуляции растительных организмов.

В наших опытах характер изменений у зерновых культур под влиянием гербицидов в общих чертах был сходен с описанным в [1, 16]. У обработанных растений уже в первые часы после воздействия отмечались изменения биоэлектрического потенциала, через несколько суток обнаруживались изменения в обмене веществ, угнетение роста и накопления сухой биомассы, а через 7—10 дней начинались усиление синтетических процессов, ускорение роста. Однако обработка гербицидами не всегда приводила к увеличению урожайности: если в период репарации преобладали благоприятные условия, она повышалась, если неблагоприятные — понижалась. Значит, в зависимости от условий вегетации культурные растения по-разному реагируют на воздействие гербицидов.

Как отмечалось выше, изменения, вызываемые гербицидами, являются модификационными, а для модификаций характерна однозначность (одно и то же воздействие вызывает одинаковую и вполне определенную модификацию у всех генетически сходных особей). В связи с этим становится очевидным, что модифицирующее действие гербицидов следует оценивать не по интегральному показателю — уровню урожайности, а по какому-то другому, который сам изменяется однозначно, но на итоговые параметры влияет

по-разному в зависимости от условий среды.

Всесторонний анализ литературных и полученных нами данных о действии на растения гербицидов и других химических и абиотических факторов привел к мысли о том, что гербицид (и, видимо, любой другой стрессор) у устойчивых к нему растений действует не на направленность отдельных процессов или звеньев обмена веществ, не на характер признаков, а на их выраженность, степень их реализации и в целом на отзывчивость организма к различным воздействиям. Он не изменяет качественно норму реакции растений, определяемую генотипом, а регулирует ее количественно, увеличивая или уменьшая размах фенотипической изменчивости. Меняется активность, а не структура генетического аппарата, и это проявляется в ряду поколений.

В наших опытах с разными уровнями питания растений под влиянием многолетних обработок изменялась реакция сорта не только на гербициды, но и на удобрения. Так, улучшение питания пшеницы Саратовской 29 в вегетационных опытах с 2,4-Д приводило к повышению массы зерна у контрольных растений на 52,1 %, у впервые обрабатываемых этим препаратом — на 46,5, систематически обрабатываемых — на 38,2 %, в опытах с тордным 22К — соответственно на 40,4, 31,1 и 19,9 %. Это указывает на то, что изменчивость, вызванная гербицидами, неспецифическая, поскольку проявляется и при воздействии удобрений и, надо полагать, будет проявляться при воздействиях любых факторов среды.

Таким образом, для модификационной изменчивости сорта, вызванной многолетним применением гербицидов, характерна неспецифичность, а степень выраженности ее следует оценивать не по направлен-

ности отдельных процессов, а по скорости их реализации.

**Формирование
определенной направленности
в модификационной изменчивости
под влиянием гербицидов**

Формирование изменчивости сорта следует рассматривать с учетом процессов адаптации растений к факторам среды. При первичном воздействии химического вещества в результате процессов адаптации происходит перестройка в обмене веществ, мобилизация всех сил организма на восстановление постоянства внутренней среды, что сопровождается усилением активности метаболических процессов. Ю. В. Ракитин [12] отмечает, что повысить продуктивность культур можно, создавая благоприятные условия для роста и развития растений и воздействуя на него веществами, вызывающими первоначально угнетение, а затем стимуляцию роста и развития (сравнимо с положительной реакцией на стресс). Наблюдаемое усиление обмена веществ приводит к временному увеличению размаха фенотипической изменчивости, к повышению отзывчивости растений на действие различных факторов среды.

Модификации, которые вызываются обычными природными факторами, многократно воздействующими на растения во многих репродукциях, имеют адаптивный характер и представляют собой полезную приспособительную реакцию организма. При отклонениях от нормального состояния, вызванных постепенными изменениями среды, механизмы приспособления, обеспечивающие гомеостаз клеток и организма в целом, возвращают систему к стабильному состоянию, характерному для данного этапа онтогенеза.

Специфика гербицидов как модифицирующего фактора заключается

в том, что они являются экзогенными химическими веществами, с которыми растительный организм не сталкивался ранее. При слишком быстрых отклонениях в метаболизме растений, вызванных такого рода веществами, репарационная система не может полностью восстановить нормальное функционирование организма в одном поколении и указанные изменения продолжают проявляться в 2—3 последующих поколениях. Последствием в поколениях также сказывается на размахе выраженности признаков, но в меньшей степени, чем прямое действие гербицидов, и постепенно исчезает в 3—4-м поколениях.

При систематически повторяющихся обработках последовательных репродукций культуры гербицид превращается в ежегодно действующий фактор и реакция сорта на него стабилизируется. На это указывает тот факт, что отклонения в урожайности ячменя и пшеницы после 2—3-летних обработок гербицидом не нарастали, хотя последние повторялись в течение 4—10 лет. Таким образом, стабилизация реакции сорта на применяемые в наших опытах гербициды происходила при обработках трех поколений сорта.

Первичная обработка культуры гербицидом 00001, как указывалось выше, вызывает увеличение размаха, усиление степени выраженности фенотипической изменчивости, что требует дополнительных затрат энергии и веществ для компенсации отклонений и поддержания возросшей активности организма. Имеются данные [13], свидетельствующие о том, что химические вещества могут возбудить в ферменте дополнительные резервы его катализа, но в природе при этом достигается лишь мимолетный выигрыш, а объект естественного отбора от вмешательства таких дополнительных каталитических средств теряет несрав-

ненно больше. Видимо, по Р. Риклефсу [14], это и есть «плата за регулирование».

Наши полевые опыты показали, что одинаковое снижение засоренности пшеницы и ячменя под влиянием 2,4-ДА при первичном и многолетнем воздействии препарата на сорт в первом случае сопровождалось получением значительных прибавок урожая, а в последнем — существенным их снижением, по-видимому, из-за уменьшения отзывчивости растений на улучшение условий произрастания (уничтожение сорняков). Развитие растений здесь детерминировано не только геномом и средой, но и последствием (в поколениях) гербицидной обработки. Таким образом, применение в 2—3 поколениях культуры гербицидов как бы ограничивает фенотипическую изменчивость последующих поколений. И подобно всякой детерминации она, обеспечивая реализацию фенотипа в определенном направлении, ограничивает онтогенетическое развитие в других возможных направлениях, что приводит к уменьшению размаха изменчивости.

При периодических (через поколение) обработках культур гербицидами (10101) не происходит столь заметного изменения размаха фенотипической изменчивости, так как в процессе развития 2-го поколения (без обработки) последствие гербицида ослабевает, а обработка 3-го поколения (101) хотя и приводит к увеличению размаха изменчивости, наблюдаемому при первичном воздействии, но не вызывает такого значительного ее уменьшения, как при многолетних обработках (111).

Таким образом, влияние гербицидов на фенотипическую изменчивость при однолетних и многолетних обработках различно: однолетние приводят к увеличению размаха изменчивости, а многолетние — к его снижению.

Прогнозирование прибавок урожая от гербицидов при разных схемах применения их в ряду поколений

Н. И. Вавилов [2] писал, что модификационная изменчивость в практике сельского хозяйства имеет большое значение, что «... все учение об агротехнике и удобрениях, по существу, имеет дело с ненаследуемой, или индивидуальной, изменчивостью как в смысле количества, так и качества урожая».

Предлагаемая нами гипотеза о действии гербицидов на размах модификационной изменчивости позволяет прогнозировать прибавки от гербицидов. Она объясняет, почему один и тот же фактор (в частности, гербицидная обработка) может оказывать разное воздействие на урожайность в зависимости от условий окружающей среды.

Использование метода группировок позволило проанализировать урожайные данные отдельно в более благоприятные и менее благоприятные для культур вегетационные периоды (таблица).

Во всех случаях разница прибавок урожаев в вариантах однолетних и многолетних обработок была больше в лучшие для культуры годы, чем в худшие. У пшеницы эта разница составила 3,4—5,7 %, а у ячменя — 11,0—11,7 %. В среднем по всем наблюдениям разница между прибавками в более и менее урожайные годы составила 8 % и была существенной при уровне значимости 0,01.

В экстремально неблагоприятных условиях уменьшение размаха изменчивости признаков под влиянием многолетних обработок гербицидом обеспечивает большую устойчивость сорта. Например, в вегетационном опыте с тордоном 22К при избытке удобрений происходило снижение массы зерна в контроле на 22 %, в варианте с однолетней обработ-

Изменение прибавок урожая (уровень значимости 0,01) при многолетних обработках гербицидами в благоприятных (числитель) и неблагоприятных (знаменатель) условиях выращивания зерновых культур

Культура, опыт, годы	Общее число наблюдений в опытном варианте	Урожайность в контроле, ц/га (г/сосу)	Прибавка урожая, % к контролю		Разность прибавок (%) от многолетних обработок	
			однолетняя обработка	многолетняя обработка	по сравнению с однолетними	в более благоприятные годы
Полевые опыты:						
пшеница Саратовская 29, 1973—1976 гг.	24	27,7	—2,9	—9,6	—6,7	—3,4
		11,0	—5,1	—8,4	—3,3	
пшеница Московская 21, 1978—1980 гг.	10	33,6	7,1	—1,8	—8,9	—5,7
		15,6	38,5	35,3	—3,2	
ячмень Московский 121, 1980—1983 гг.	8	50,2	13,3	—1,6	—15,1	—11,7
		29,5	1,7	—1,7	—3,4	
Веgetационные опыты:						
ячмень Московский 121, 1982—1984 гг.	10	24,4	0,4	—9,4	—9,8	—11,0
		17,5	5,7	6,9	1,2	
В среднем по всем опытам	52	—	—	—	—	—8,0

кой — на 27, а с многолетней — всего лишь на 12 %.

Естественно, что в полевых условиях растения в течение вегетации испытывают воздействия различного характера, одни из которых благоприятствуют развитию признака, другие сдерживают его. Многие же показатели, например размах и масса вегетативных органов, продуктивность культур, являются интегральными и зависят от суммарного эффекта тысяч реакций, согласованных и взаимосвязанных, направленных на поддержание генетически обусловленного стабильного состояния организма в постоянно меняющихся условиях внешней среды.

Практически невозможно учесть направленность и степень влияния всех воздействий, определяющих величину признака. К тому же степень реализации одного признака оказывает влияние на степень выраженности последующих. Например, значительное увеличение общей кустистости может сказаться на продук-

тивной кустистости, развитии колоса, наливе зерна и в зависимости от условий последующего периода уменьшить или увеличить продуктивность культуры. Тем не менее, несмотря на зависимость от условий среды, взаимозависимость последовательных этапов развития и сложность контроля за воздействием на растения многолетних обработок гербицидами, выявленные закономерности значимы и определены. Их можно выразить в следующих основных положениях.

1. Послеуборочные гербициды оказывают многостороннее воздействие на зерновые культуры и вносят существенные поправки в процесс формирования урожайности нескольких поколений. Воздействие их на фенотипическую изменчивость при однолетних и многолетних обработках различно: первые приводят к увеличению размаха изменчивости, последние — к его ограничению.

2. Количественные различия признаков растений при однолетних и многолетних обработках гербици-

дами тем больше, чем разнообразнее условия среды, больше факторов, способствующих или ограничивающих реализацию этих признаков, и выше отзывчивость и продуктивность сорта.

3. Многолетние обработки гербицидами ряда поколений культуры приводят к уменьшению размаха фенотипической изменчивости сорта, в результате чего при преобладании благоприятных для развития факторов среды они уменьшают урожайность сорта, а при неблагоприятных экстремальных условиях — повышают ее (по сравнению с контролем и однолетними обработками).

4. Обработки гербицидами ряда поколений изменяют реакцию сорта не только на эти препараты, но и на удобрения и другие факторы из-за неспецифичности процессов адаптации сорта к новым ежегодно действующим экзогенным веществам, какими стали в настоящее время гербициды. Явление это следует рассматривать как одну из негативных сторон ежегодного применения химических средств борьбы с сорняками.

Установленные закономерности позволяют априорно выделить по крайней мере 2 ситуации, в которых многолетние обработки гербицидами приобретают особое значение, а учет специфики проявления их действия дает возможность предотвратить неоправданный расход препарата и предупредить негативное воздействие на сорт, что важно не только для экономики, но и для охраны окружающей среды.

1. В системе Госсортоиспытаний при сравнительной оценке равных по продуктивности сортов, возделываемых с применением гербицидов, преимущество будет за тем сортом, у которого семенные посевы не подвергались воздействию гербицидов.

2. Систематическое применение

послевсходовых гербицидов на участках размножения и семенных посевах снизит отзывчивость растений на удобрения и агротехнические приемы, направленные на повышение их продуктивности. Наиболее четко это проявится при интенсивных технологиях возделывания в условиях, способствующих реализации потенциально возможной урожайности сорта.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Альтергог В. Ф.* Введение.— В кн.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск: Наука, 1966, с. 3—9.
2. *Вавилов Н. И.* Среда и наследственность. Ненаследуемая изменчивость, географическая изменчивость, экологическая пластичность сортов пшеницы.— Избр. тр. М.: Наука, 1962, т. 3, с. 53—63.
3. *Голубовский М. Д.* Организация гено типа и формы наследственной изменчивости эукариот.— В кн.: Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1985, с. 146—162.
4. *Зинченко В. А.* Модификационная изменчивость у зерновых культур, индуцированная гербицидами.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 2, с. 13—26.
5. *Зинченко В. А.* Методические указания по изучению действия гербицидов на зерновые культуры при обработках посевов ряда поколений.— М.: ВАСХНИЛ, 1988.
6. *Зинченко В. А.* Методологические и агрохимические аспекты изучения действия гербицидов на зерновые культуры при обработках ряда поколений.— Докт. дис. М.: ТСХА, 1988.
7. *Зинченко В. А., Березкин А. Н., Таболина Ю. П., Мякинков А. Г.* Влияние гербицидов при систематическом их применении на уровень хромосомных aberrаций у сорта яровой пшеницы Саратовская 29.— Докл. ТСХА, 1977, вып. 233, с. 58—59.
8. *Зинченко В. А., Небытов В. Г.* Влияние трехлетнего применения 2,4-Д на динамику сахаров, азота и продуктивность ячменя.— В сб.: Применение гербицидов в условиях интенсивной химизации сельск. хоз-ва.— В сб. научн. тр. ТСХА. М., 1984, с. 11—43.
9. *Зинченко В. А., Таболина Ю. П., Игнатова Н. Г., Моска-*

ленко Г. П. Урожай, качество пшеницы и фракционный состав белков зерна при ежегодных в течение пяти лет обработках гербицидами.— Изв. ТСХА, 1979, вып. 3, с. 78—86.— 10. Колчинский Э. И. Геохимические факторы эволюции биосферы (история советских исследований) — В кн.: Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984, с. 166—181.— 11. Куринный А. И. Оценка пестицидов как мутагенов.— Тез. докл. IX ежегодной конф. Европ. об-ва по мутагенам внешней среды.— М., 1984, с. 274.— 12. Ракигин Ю. В. Стимуляция растений и фитогормоны.— В сб.: Рост растений / Львовский ун-т, 1959, с. 15—22.— 13. Рапопорт И. А. Действие генетически активных веществ на фенотип и чистоту генетического состояния.— В кн.— Химический мутагенез в повышении продуктивности с.-х. растений. М.: Наука, 1984, с. 3—21.— 14. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979.— 15. Стоян, Цаков, Петков. Цитогенетичен и биохимичен ефект на някои хербициди върху *P. sativum*.— Автореф. канд. дис., Плов-

див, 1982.— 16. Удовенко Г. В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям.— Тр. по прикладной бот., генет. и селек., 1979, т. 64, вып. 3, с. 5—22.— 17. Уилсон Д. Тело и антитело. М.: Мир, 1974.— 18. Хохлова И. К. Изменение некоторых свойств семян ячменя в условиях интенсивной химизации сельск. хоз-ва. М.: ТСХА, 1982, с. 42—47.— 19. Чекуров В. М., Сергеева С. И., Холодарь А. В., Швецов С. В. Изменение активности рострегулирующих соединений у контрастных по полеганию сортов яровой пшеницы при пониженной освещенности и воздействии гиббереллином.— В кн.: Роль фитогормонов в проявлении некоторых признаков у растений / Ин-т цитологии и генетики. Новосибирск, 1983, с. 56—77.— 20. Шишкин М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (Еще раз о роли модификации).— В кн.: Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984, с. 196—217.

Статья поступила 9 сентября 1992 г.

SUMMARY

Aftereffect of herbicides in generations is the result of adaptational changes both in the state of the plants and in that of varietal population as a whole. Modificational variability caused by herbicides in a series of generations should be estimated not by integral qualities (yield etc.), not by the trend of certain metabolic processes, but by the level to which they are expressed. The effect of herbicides on the phenotype with annual and perennial treatments is different: annual treatments result in higher range of variability, perennial ones — to its limitation.