

УДК 633.1:632.954

**МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР,  
ИНДУЦИРОВАННАЯ ГЕРБИЦИДАМИ**

**В. А. ЗИНЧЕНКО**

**(Кафедра химических средств защиты растений)**

Обработки пестицидами, применяемые при возделывании сельскохозяйственных культур, направлены на создание условий, способствующих реализации потенциальной продуктивности сорта благодаря уничтожению вредных организмов. Однако пестициды как физиологически активные вещества могут оказывать и непосредственное воздействие на защищаемые растения. Среди них особенно опасны в этом отношении гербициды, которые при первичных испытаниях отбираются по фитотоксичности.

Обычно об устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды судят по степени депрессии урожая. Результат применения гербицидов также оценивается по влиянию их на урожайность, но последнее определяется, с одной стороны, отзывчивостью сорта на снижение засоренности, а с другой — непосредственным воздействием на него гербицида, т. е. прибавка урожая является функцией уменьшения кон-

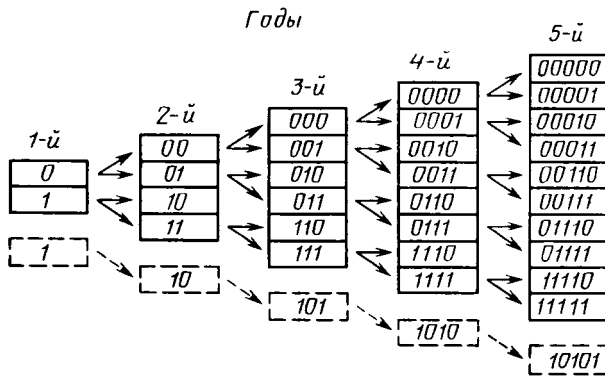


Рис. 1. Принципиальная схема многолетних опытов.

0 — вариант без обработки гербицидом; 1 — обработка гербицидом.  
Количество знаков в строке соответствует числу лет проведения опыта. Стрелками указано, из каких вариантов предыдущего года взяты семена для посева.

курении сорняков, реакции сорта на улучшение условий произрастания и устойчивости его к гербициду.

Высокая отзывчивость растений на удобрения, агротехнические приемы и другие благоприятные факторы среды — характерные свойства сортов интенсивного типа. Исследования показали [2], что новые более короткостебельные сорта интенсивного типа озимой пшеницы, ячменя и овса обладают меньшей конкурентной способностью по отношению к сорнякам, что определяет необходимость обработки их гербицидами, которая в посевах таких сортов обеспечивает получение значительных прибавок урожая. Но, к сожалению, указанные сорта в большей степени, чем другие, страдают от непосредственного воздействия гербицидов [3].

В связи с этим важно знать механизмы воздействия гербицидов на культурные растения, для чего необходимо исследовать влияние гербицидов на культуры не только при обработках одной репродукции сорта, но и при ежегодных обработках гербицидами последовательного ряда поколений, выяснить, одинакова ли реакция растений на гербицид при первичном воздействии и после применения его в посевах ряда предшествующих репродукций (поколений).

Для решения этих вопросов нами проводились многолетние полевые и вегетационные опыты на ряде поколений сортов пшеницы и ячменя по принципиально новым схемам с нарастающим из года в год количеством вариантов [9, 11] (рис. 1). Они позволили в одинаковых условиях на одной и той же репродукции сорта сравнить рост, развитие и продуктивность растений, не подвергаемых воздействию химических обработок в течение, например, 5 лет (00000), обрабатываемых

Т а б л и ц а 1

Урожайность пшеницы и ячменя в зависимости от засоренности посевов и схем применения гербицидов в ряде поколений.  
Средние многолетние данные полевых опытов

Культура, годы проведения опытов, гербициды	Урожайность в контроле, ц/га	Прибавка урожая, % к контролю, при обработках гербицидами		
		1 год	многолетних	через год
Слабая засоренность (1 балл)				
Пшеница Саратовская 29, 1973—1977 гг.:				
2,4-Д (С <sub>7</sub> —С <sub>9</sub> )	18,9	—3,8	—5,3	—
Банвел-Д	20,7	—4,3	—10,6	—
Тордон 22К	18,9	—0,6	—7,9	—
Средняя или сильная засоренность (3—4 балла)				
Пшеница Московская 21, 1978—1980 гг., 2,4-ДА				
	24,6	+17,1	+8,9	+20,7
Ячмень Московский 121, 1980—1983 гг., 2,4-ДА				
	39,8	+9,1	—1,8	+15,8

гербицидом впервые (00001) и обрабатываемых ежегодно на протяжении 5 поколений (11111). Эти схемы дают возможность также изучить эффективность различных систем применения гербицидов в ряду поколений, в частности, систему периодических (через поколение) обработок культуры гербицидом (10101).

По таким схемам проведены опыты с целью определить действие различных по химическому строению гербицидов 2,4-Д ( $C_7-C_9$ ), тордона 22К, банвела Д (производных феноксиуксусной, пиколиновой и бензойной кислот) на пшеницу Саратовскую 29 (в течение 11 лет), 2,4-ДА на пшеницу Московскую 21 (в течение 6 лет) и ячмень Московский 121 (в течение 7 лет) [8, 14, 15, 18, 27, 29]. Препараты применялись в рекомендованных количествах и в оптимальные сроки.

В данной статье обобщаются итоги исследований реакции зерновых культур на многолетние обработки их (в ряде поколений) гербицидами, а также рассматриваются общие вопросы устойчивости растений к гербицидам и другим факторам среды.

Обработка гербицидами не приводила к визуально наблюдаемым повреждениям культурных растений. Однако по темпам роста, накопления сухой массы и многим физиолого-биохимическим показателям существенными были различия не только между контролем и опытными вариантами, но и между вариантами первичной обработки данной репродукции и многолетних обработок.

Различия в действии на пшеницу и ячмень первичных однолетних и многолетних обработок отмечались уже в первые часы после нанесения гербицида при сопоставлении биоэлектрического потенциала проростков, а затем в течение всего вегетационного периода растения указанных вариантов различались по содержанию и динамике азотных, фосфорных соединений и сахаров [10, 12, 17, 19, 20, 28], по темпам роста, накоплению вегетативной массы и общей продуктивности [13, 16, 22, 25].

Действие гербицидов на продуктивность культур зависело от условий вегетационных периодов, количества и видового состава сорняков, интенсивности развития растений и степени реализации потенциальной урожайности сорта. Как в полевых, так и в вегетационных опытах наибольшие различия в урожайности при одно- и многолетних обработках гербицидами наблюдались в условиях, обеспечивающих высокую продуктивность культуры [27, 28].

При сильном засорении посевов ячменя Московского 121 первичные обработки 2,4-ДА в среднем за 4 года приводили к увеличению урожайности на 9,1 %, периодические (через год) — на 15,8 %, а многолетние, несмотря на такое же уничтожение сорняков, не повышали урожая, в сильно засоренных посевах пшеницы Московской 21 в среднем за 5 лет урожайность соответственно повысилась на 17,1 %, 20,7 и 8,9 % (табл. 1).

При слабом засорении посевов пшеницы Саратовской 29 в вариантах с гербицидами 2,4-Д ( $C_7-C_9$ ), банвелом Д и тордоном 22К урожайность снизилась в среднем за 5 лет при однолетних обработках на 0,6—4,3 %, а при многолетних — на 5,3—10,6 %.

Основные закономерности в действии одно- и многолетнего применения гербицидов на продуктивность зерновых культур были подтверждены многочисленными вегетационными опытами.

Урожайность и большинство физиолого-биохимических показателей растений в последствии однолетних и многолетних обработок гербицидами приближались к контролю. Однако обнаруживались и существенные отклонения по некоторым показателям: накоплению вегетативной массы проростков ячменя, поглощению калия и фосфора пшеницей, характеру процессов светозависимых стадий фотосинтеза и др. [6—8, 26]. В отдельные годы последствие гербицидов сказывалось и на урожайности. Причем направленность ее изменений зависела от условий формирования как материнских (обрабатываемых) растений, так и последующих поколений, которые гербицидом не обрабатывались.

Например, в первом поколении последствие 2,4-ДА (010 и 1010) в условиях 1980 г., благоприятных для развития культуры, выразилось в снижении урожая ячменя по сравнению с контролем на 4,3 % (существенно при вероятности 0,95), а в условиях вегетационного периода 1981 г., характеризующегося высокой температурой воздуха и недостаточным количеством осадков в наиболее ответственные фазы развития культуры, в его повышении на 19,1 %. Во втором поколении последствие 2,4-Д (100 и 010100) в условиях 1980 г. совсем не проявилось, а в условиях 1983 г. урожай культуры в этих вариантах повысился на 13,2 % [29].

Статистическая оценка данных об урожае в опыте 1980 г. с ячменем свидетельствует о существенности влияния 3-го года обработки 2,4-ДА на фоне одно- и двухлетних обработок, а также последствия 2-го года обработки этим гербицидом на фоне 1-го года обработки.

Если следующее после применения гербицида поколение культуры не подвергалось его воздействию, то реакция растений третьего поколения на гербицид приближалась к наблюдаемой у первично обрабатываемых растений (001 и 101).

Значения многих показателей в вариантах однолетних (001) и периодических (101) обработок гербицидом были близкими, а в вариантах многолетних обработок (111) существенно отличались от них. Видимо, отклонения, вызванные гербицидом, в случае отсутствия химических обработок в последующих поколениях, постепенно ослабевали, исчезали (не наследовались), а при повторяющихся воздействиях 2,4-ДА воспроизводились из года в год, изменяя реакцию сорта на гербицид. В этом случае можно говорить о проявлении модификационной изменчивости сорта, индуцированной гербицидом, причем изменчивости длительной, проявляющейся в двух-трех последующих поколениях.

Во многих работах отмечается наличие мутагенного эффекта гербицидов [23, 34, 41]. Но обычно он появляется при обработках значительно большими, чем рекомендованные, дозами препаратов и при воздействии на прорастающие семена.

В наших опытах с пшеницей Саратовской 29 одно- и многолетнее применение гербицидов в рекомендованных дозах в фазу кущения не приводило к повышению уровня хромосомных aberrаций в последующем поколении. У яровой твердой пшеницы не выявлены хромосомные перестройки при воздействии 2,4-Д [24]. В опытах с ячменем Московским 121 показано, что семена даже с деформированных под влиянием аминной соли 2,4-Д колосьев по урожайным свойствам не отличались от контрольных и сохраняли признаки данного сорта [38].

И. А. Рапопорт [32] отмечает, что химические мутагены могут вызвать и наследственные, и ненаследственные изменения. Большие их дозы дают отрицательные модификации, а малые — всегда положительные. В наших исследованиях гербициды вызывали, судя по всему, ненаследственные изменения, которые можно рассматривать как длительные модификации. Н. И. Вавилов писал, что модификационная изменчивость в практике сельского хозяйства имеет большое значение, что «...все ученые об агротехнике и удобрении, по существу, имеют дело с ненаследуемой, или индивидуальной, изменчивостью как в смысле количества, так и качества урожая» [4].

Последствие гербицидных обработок изменяло реакцию растений не только на новые (в поколениях) обработки гербицидом (о чем сказано выше), но и уменьшало отзывчивость их на удобрения. Так, в вегетационных опытах с пшеницей Саратовской 29 прибавки урожая зерна от удобрений при обработке 2,4-Д (С<sub>7</sub>—С<sub>9</sub>) и тордоном 22К в течение 10—11 лет были меньше, чем в контроле (пересев в те же годы без применения гербицида). При избытке элементов питания, когда проявлялось угнетающее действие удобрений, масса зерна в контроле и в варианте с первичной обработкой гербицидами была меньше, чем при многолетнем их применении. Например, в 1982 г. внесение удобрений из расчета 2NPK привело к увеличению массы зерна пшеницы в контро-

ле на 38,7 %, при обработке 2,4-Д (C<sub>7</sub>—C<sub>9</sub>) 1 год — на 27,5 %, а в течение 10 лет — на 22,5 %. Повышение уровня питания до 4NPK сопровождалось снижением прибавок в первых двух случаях соответственно до 11,0 и 18 %, а в последнем она даже увеличилась до 30,6 % [8].

Следовательно, последствие гербицида направляло реализацию фенотипа нескольких поколений, изменяя его реакцию на воздействие гербицидов, удобрений и, надо полагать, любых других факторов среды.

Известно, что развитие растений определяется генетической программой и средой. Общая предопределенность свойств организма генетическим материалом выражается понятием «детерминация». Детерминация проявляется в том, что из общего запаса наследственной информации фактически реализуется только определенная ее часть, причем она различна для разных органов и тканей организма, неодинакова в периоды онтогенеза и может изменяться при изменении внешних условий [35].

Во всех вариантах наших опытов реализация фенотипа сорта осуществлялась в одних и тех же условиях среды под влиянием одной и той же генетической детерминации при одинаковых обработках гербицидами, но приводила к различным результатам в случаях первичного и многолетнего их применения. Следовательно, развитие растений в случае многолетних обработок направлялось не только генотипом и средой, но и последствием гербицидных обработок.

Таким образом, примененные нами схемы многолетних опытов позволили выявить особую неизвестную ранее предопределенную направленность в развитии растений, обусловленную длительной модификационной изменчивостью, индуцированной гербицидами.

Первоначально предполагалось, что многолетние обработки повышают чувствительность культур к гербицидам, поскольку в указанных вариантах отмечалось более сильное, чем в вариантах однолетнего применения препарата, угнетение (отставание) роста и накопления вегетативной массы, повышение содержания простых форм азотистых веществ и сахаров, уменьшение значений ЕД<sub>16</sub> гербицидов для проростков, нередко снижение урожайности культур. Однако в этом случае невозможно объяснить особенности влияния гербицидов в последствии и проявление действия на культуры однолетних и многолетних обработок при различных уровнях питания, особенно наблюдаемое значительное увеличение по сравнению с контролем урожайности пшеницы Саратовской 29 при многолетних обработках на фоне избыточного питания. Следовательно, в зависимости от условий вегетации многолетние обработки гербицидами могут как снижать, так и повышать урожайность культур. 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). Степень выраженности модификации, ее размах пропорциональны силе и продолжительности действия на организм фактора, вызывающего модификацию, в данном случае гербицида. В связи с этим становится очевидным, что модифицирующее действие гербицидов следует оценивать не по конечному показателю — уровню урожайности, а по их влиянию, причем однозначному, на какие-то другие свойства, реализация которых определяет урожайность культур.

Исходя из общих представлений о неспецифичности действия защитных механизмов у растений (в отличие от высших организмов— позвоночных) [37], мы сопоставили характер изменений в обмене веществ под влиянием гербицидов у устойчивых к ним растений с процессами адаптации, обеспечивающими устойчивость растений к неблагоприятным воздействиям (стрессам), таким, как высокие и низкие температуры, засоление, засуха и т. п.

Процессы адаптации растений к различным воздействиям имеют неспецифический характер и состоят из нескольких основных фаз, кото-

рые могут повторяться во времени в виде затухающих волнообразных колебаний, что обусловлено системой саморегуляции растительных организмов. В первые минуты после воздействия стрессора начинается фаза раздражения, выражающаяся в резких отклонениях от нормы многих параметров, в первую очередь биофизических. Она сменяется фазой повреждения, длящейся 5—7 сут. В этот период наблюдаются торможение синтетических процессов, накопление фитогормонов ингибиторного типа, подавление деления и растяжения клеток, в результате чего тормозятся рост и накопление сухой массы. Если стрессовый фактор снижается или уменьшается, включаются механизмы репарации, приводящие к усилению всех процессов, заблокированных неблагоприятными факторами [1, 36].

В наших исследованиях характер изменений у сортов пшеницы и ячменя, устойчивых к применяемым гербицидам, в общих чертах был сходен с описанным выше. У обработанных растений отмечались изменения биоэлектрического потенциала уже в первые часы после воздействия, через несколько суток обнаруживались изменения в обмене веществ, угнетение роста и накопления сухой массы, которые через 7—10 дней сменялись усилением синтетических процессов, ускорением роста. Обработка 2,4-Д не всегда приводила к увеличению урожайности. Было замечено, что если в период репарации преобладали благоприятные условия, продуктивность культуры повышалась, если неблагоприятные — понижалась. Значит, и при однолетних (первичных), и при многолетних обработках гербицидами устойчивые растения могут по-разному реагировать на их воздействие в зависимости от условий вегетации.

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 на различные воздействия. Он не изменяет качественно норму реакции растений, определяемую генотипом, а регулирует ее количественно, увеличивая или уменьшая размах модификационной изменчивости.

Однозначность последствия гербицидов заключается в определенном влиянии его на размах изменчивости: многолетнее воздействие гербицидов на ряд поколений сорта приводит к уменьшению (сужению) размаха модификационной изменчивости количественных признаков сорта и в связи с этим к снижению отзывчивости его на различные воздействия.

Чтобы разобраться в особенностях реализации генотипа в различных условиях среды и при многолетнем воздействии гербицида, представим схему фенотипа в виде постоянного прямоугольника, символизирующего генотип, и меняющегося по размерам треугольника, изображающего размах модификационной изменчивости (рис. 2).

Размах изменчивости отдельного гипотетического количественного признака или интегральных показателей, таких, например, как рост, продуктивность и пр., выразим в виде площади, как бы перекрываемой маятником при колебаниях в стороны от вертикальной прямой вправо и влево (соответственно положительное и отрицательное влияние на изменчивость).

Часть площади, выделенной пунктирной линией, везде в схемах одинакова и выражает размах изменчивости признака фенотипа, реализованного в контроле без гербицида при воздействии факторов средней напряженности. Если в качестве признака представить урожайность сорта, то в данном случае будет выражен средний уровень урожайности. Сплошной линией показано, что при изменении условий возможно максимальное определенное генотипом данного сорта увеличение или

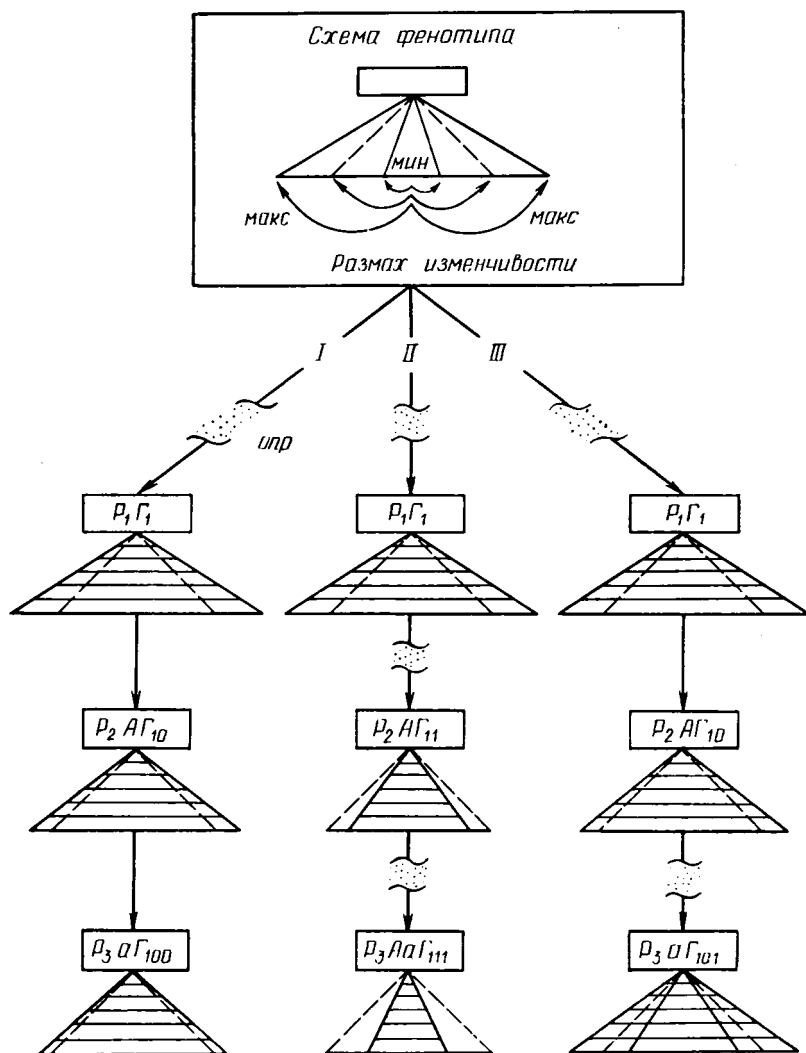


Рис. 2. Размах изменчивости количественных признаков в зависимости от схем применения гербицида на трех поколениях сорта.

$P_1, P_2, P_3$  — последовательные репродукции;  $\Gamma$  — гербицид,  $\Gamma_1$  — обработка гербицидом;  $\Gamma_0$  — без обработки гербицидом;  $A, a$  — последствие гербицида в 1-й и 2-й годы; *опр* — опрыскивание гербицидом. Обработки гербицидом: I — однолетние (100); II — многолетние (111); III — периодические (101).

уменьшение урожайности. Например, средняя урожайность сорта 33 ц/га, потенциально возможная — 63 ц/га, минимальная — 3 ц/га, размах колебаний под влиянием факторов среды  $\pm 30$  ц/га.

Обозначим репродукции сорта символом  $P$  с индексом, указывающим номер репродукции ( $P_1, P_2, P_3$  и т. д.), воздействие гербицидом  $\Gamma$  с индексом, указывающим количество обработок в поколениях культуры ( $\Gamma_1$  — однолетняя,  $\Gamma_{II}$  — двухлетняя,  $\Gamma_{III}$  — трехлетняя и т. д.).

Последствие гербицида в поколениях, не подвергаемых обработкам, обозначим в первый и второй год соответственно через  $A$  и  $a$ . Тогда длительную модификационную изменчивость, индуцированную гербицидом, можно выразить как  $P_1 \Gamma_1 \rightarrow P_2 A \rightarrow P_3 a \rightarrow P_4$ . В данном примере последнее действие сказывалось на двух поколениях  $P_2$  и  $P_3$ , а в  $P_4$  уже не проявлялось.

Представим, что при строгом постоянстве факторов внешней среды изменяются только схемы применения гербицидов (I, II, III) на трех поколениях сорта. В первом случае (1-й ряд слева на рис. 2) проводит-

ся однолетняя обработка гербицидом первой репродукции  $P_1Г_1$ , а последующие поколения возделываются без применения гербицида.

При первичном воздействии химического вещества в результате процессов адаптации, упомянутых выше, происходит перестройка в обмене веществ, мобилизация всех сил организма на восстановление постоянства внутренней среды, что сопровождается усилением активности метаболических процессов. В опытах с 2,4-Д установлено [30], что наиболее заметная стимуляция, приводящая к получению более мощных растений, происходила при концентрациях препарата, вызывающих временное торможение роста.

Повысить продуктивность культур можно, как известно [31], создавая благоприятные условия для роста и развития растений и воздействуя на него веществами (в частности 2,4-Д), вызывающими первоначальное угнетение, а затем как реакцию на непривычное воздействие — стимуляцию роста и развития (сравнимо с положительной реакцией на стресс). Это усиление обмена веществ приводит к временному увеличению размаха модификационной изменчивости, к повышению отзывчивости растений на различные факторы 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 это экзогенные химические вещества, с которыми растительный организм не сталкивался ранее. При слишком быстрых отклонениях от нормы 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 двух-трех последующих поколениях. Последствие в поколениях  $A$  и  $a$  также сказывается на размахе выраженности признаков, но в меньшей степени, чем прямое действие гербицидов, и постепенно исчезает в третьем — четвертом поколениях.

При систематически повторяющихся обработках последовательных репродукций культуры (2-й ряд в центре на рис. 2) 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 нарастают, 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.

В нашей схеме воздействие гербицида на вторую репродукцию записывается следующим образом:  $P_2AГ_2$ , на третью —  $P_3AaГ_3$ , что отражает наряду с прямым воздействием гербицида первое  $A$  и второе  $a$  его последствия. На четвертой репродукции сорта последствие 1-го года обработки уже не будет проявляться, 2-го года — выразится через  $a$ , 3-го — через  $A$ , т. е. запись снова возвращается к виду, полученному для третьей репродукции. Следовательно, происходит стабилизация реакции сорта на модифицирующее действие многолетних гербицидных обработок. Это действительно для идеально постоянных условий.

В реальных условиях степень выраженности и продолжительность модификационного действия гербицидов зависят от количества препарата, нанесенного на растения, абиотических факторов и состояния каждого растения в период обработки, от вида и степени воздействия различных факторов в последующий период, поэтому могут быть различия в воздействии на сорт обработки гербицидом на 3-й, 4-й и последующие



годы, но они будут значительно меньше различий, вызванных первичной обработкой и многолетними.

Первичная обработка культуры гербицидом, как указывалось выше, вызывает увеличение размаха, степени выраженности модификационной изменчивости, что требует дополнительных затрат энергии и вещества для компенсации отклонений и поддержания возросшей активности организма. Имеются данные [32], свидетельствующие о возможности химических веществ возбудить в ферменте дополнительные резервы его катализа, но в природе при этом был бы достигнут мимолетный выигрыш, а объект естественного отбора от вмешательства таких дополнительных каталитических средств потерял бы несравненно больше. Видимо, по Риклефсу [33], это и есть «плата за регулирование».

Данные наших полевых опытов показали, что снижение засоренности пшеницы и ячменя под влиянием 2,4-ДА при первичном воздействии препарата на сорт сопровождалось увеличением урожая, тогда как при таком же снижении засоренности в вариантах с многолетними обработками прибавка существенно уменьшалась. По-видимому, в последнем случае ухудшалась отзывчивость культуры на улучшение условий произрастания (уничтожение сорняков).

Следовательно, при многолетних обработках в процессе стабилизации реакции сорта на гербицид происходит уменьшение размаха модификационной изменчивости по сравнению с его значением у этого же сорта, не подвергаемого воздействию гербицида и тем более обрабатываемого им впервые (2-й ряд в центре на рис. 2). Это связано с тем, что развитие растений здесь детерминировано не только геномом и средой, но и последствием (в поколениях) гербицидной обработки. Таким образом, обработка двух-трех поколений культуры гербицидами как бы ограничивает модификационную изменчивость последующих поколений. И, подобно всякой детерминации, она, обеспечивая реализацию фенотипа в определенном направлении, ограничивает онтогенетическое развитие в других возможных направлениях [35], что приводит к уменьшению размаха изменчивости.

При периодических (через поколение) обработках культур гербицидами (3-й ряд справа на рис. 2) не происходит столь значительного изменения размаха модификационной изменчивости. В процессе развития второго поколения  $P_2A$ , не подвергаемого непосредственному воздействию гербицидов, последствие гербицидной обработки  $P_1$  ослабевает. Обработка третьего поколения (101) в этом случае хотя и не приводит к увеличению размаха изменчивости, наблюдаемого при первичном воздействии, но и не вызывает такого значительного ее уменьшения, как многолетние обработки (111). Это еще раз указывает на то, что изменения реакции растений на гербицид не наследуются и ослабевают, если обработка не повторяется.

В наших исследованиях остатков гербицидов в семенах не обнаружено, поэтому последствие обработок в поколениях не может быть связано с наличием в посевном материале интактного действующего вещества препарата. Есть основание полагать, что оно вызывается перестройками фитогормональной системы растения, зафиксированными в семенном материале и проявляющимися при развитии нового поколения. Фитогормональная система оказывает регуляторное действие на генетическую информацию в клетках, регулирует скорость развития, вызывает перераспределение питательных веществ в них [5, 21, 39]. Она служит посредником между генотипом и средой. Некоторые исследователи [40] считают, что исследование фитогормонального баланса позволит понять роль фитогормонов в приеме растениями информации о внешней среде и в ее реализации в соответствии с генетически определенной нормой реакции. В связи с обнаружением длительного последствия гербицидов необходимо выяснить также роль фитогормонов в передаче указанной информации последующим поколениям.

Вегетационные опыты с разными уровнями питания растений показали, что под влиянием многолетних химических обработок изменяется

реакция сорта не только на гербициды, но и на удобрения. Так, улучшение уровня питания пшеницы Саратовской 29 в вегетационных опытах 1982—1983 гг. с 2,4-Д (С<sub>7</sub>—С<sub>9</sub>) приводило к повышению массы зерна контрольных растений на 52,1 %, впервые обрабатываемых гербицидом — на 46,5 %, систематически обрабатываемых — на 38,2 %, в опытах с тордоном 22К — соответственно на 40,4, 31,1 и 19,9 % [8]. Значит, модификационная изменчивость, вызванная гербицидами, является неспецифической, поскольку проявляется также и при воздействии удобрений и, надо полагать, будет проявляться при воздействиях любых факторов среды.

Представление о действии гербицидов на размах модификационной изменчивости сорта позволяет объяснить различия в урожайности культур при однолетних и многолетних обработках в зависимости от условий вегетационных периодов и уровней питания.

Чтобы правильно понять особенности формирования урожая в полевых условиях, рассмотрим сначала гипотетический пример реализации урожайности сорта в зависимости от условий выращивания и схем применения гербицида на ряде поколений культуры.

Предположим, что средний уровень урожайности сорта составляет 20 ц/га, улучшение условий выращивания приведет к повышению ее максимуму на 18 единиц, а значительное их ухудшение — к снижению до 2 ц/га. Следовательно, размах изменчивости урожайности от средней в данном примере будет равен  $\pm 18$  единицам.

В оптимальных условиях выращивания в чистых посевах применение гербицидов впервые не влияет на размах изменчивости сорта или увеличивает его, и урожайность может достигнуть максимального уровня — 38 ц/га. В этих же условиях при обработках гербицидом ряда поколений происходит уменьшение размаха изменчивости, например на 8 единиц, поэтому и урожайность достигнет только 30 ц/га.

При сильной засоренности и благоприятных метеорологических условиях в контроле будет получена более низкая, чем в оптимальных условиях, урожайность, например, 30 ц/га. Уничтожение сорняков гербицидом при первичном воздействии на сорт будет способствовать увеличению ее на 6 ц/га, а при многолетнем — лишь на 3 ц/га, так как размах изменчивости уменьшен в результате последствия многолетних обработок гербицидом.

В экстремально неблагоприятных условиях, когда продуктивность в контроле сильно снижается под их действием, уменьшение размаха изменчивости под влиянием многолетних обработок гербицидом обеспечивает большую устойчивость культуры к неблагоприятным воздействиям и увеличение урожая по сравнению с его уровнем в контроле и в варианте первичной обработки.

Таким образом, данный пример показывает, как изменения размаха модификаций количественных признаков сорта приводят к тому, что один и тот же фактор (гербицидная обработка) может оказывать разное воздействие на урожайность культур.

Экспериментальные данные, полученные в наших полевых и вегетационных опытах, подтверждают эти закономерности. Так, если в целом за вегетацию или в период прохождения отдельных наиболее важных этапов развития растений преобладали факторы среды, благоприятствующие формированию признаков, обеспечивающих высокую продуктивность культур (продуктивная кустистость; число развитых колосков, озерненность колоса и др.), то в случае многолетних обработок гербицидом, приведших к уменьшению размаха изменчивости положительных модификаций, урожай был более низким, чем при однолетних.

В полевом опыте 1980 г. с ячменем был получен максимальный урожай, потенциально возможный для данного сорта (табл. 2). Условия вегетации, уровень питания были весьма благоприятными для культуры, что обеспечило максимальную выраженность положительной модификационной изменчивости. В этих условиях особенно четко проявилось последствие гербицидов на реализацию фенотипа. Обработки 2,4-ДА

Урожайность ячменя в полевых опытах 1980—1983 гг.  
при обработках посевов 2,4-ДА

Показатель	1980	1981	1982	1983	Среднее за 4 года
Урожайность в контроле, ц/га	62,3	23,6	35,4	38,0	39,8
Прибавка зерна от обработок					
% к контролю:					
однолетних	+10,3	+16,5	-8,2	+18,4	+9,0
многолетних	-9,6	+16,5	-13,8	+11,1	-1,8
периодических	+11,4	+25,4	+13,8	+18,1	+15,8
% к однолетним обработкам:					
многолетних	-18,0	0	-6,2	-6,2	-10,0
периодических	+1,0	+7,6	+24,0	-0,2	+6,2
% к многолетним обработкам:					
однолетних	+22,0	0	+6,6	+6,6	+10,0
периодических	+23,3	+7,9	+32,1	+6,4	+17,9
НСР <sub>05</sub> , ц/га	2,8	1,5	2,1	2,0	—
P, %	4,5	6,4	5,9	5,5	—

снизили засоренность и обеспечили при однолетнем применении повышение продуктивности на 10,3 %, а при многолетнем — снижение ее на 9,6 %. В результате уменьшения размаха изменчивости признаков под влиянием трехлетних обработок гербицидом последовательных поколений сорта снизилась отзывчивость культуры на улучшение условий произрастания.

Вегетационный период 1981 г. характеризовался очень интенсивным развитием культуры до выхода в трубку, а затем жаркая погода и длительное отсутствие дождей приостановили рост, что отрицательно сказалось на продуктивности культуры. Участок был сильно засорен, и применение 2,4-ДА, уменьшив конкуренцию сорняков за влагу, привело к увеличению урожая на 16,5 % как при однолетней, так и многолетних обработках. В данных условиях при многолетних обработках влияние гербицида на размах изменчивости не было реализовано, но проявилось в варианте периодических обработок. Последний вариант оказался лучшим и в условиях полевого опыта 1982 г., отличающегося тем, что участок был засорен видами, устойчивыми к 2,4-ДА, и поэтому обработка гербицидом, практически не снизив засоренности, отрицательно сказалась на урожайности. А вот в 1983 г. была получена значительная прибавка в вариантах с гербицидами, но при многолетних обработках существенно меньшая, чем при однолетней.

Если в период вегетации или на отдельных этапах развития преобладали факторы среды, тормозящие развитие признаков, которые обеспечивают продуктивность, или приводящие к диспропорции в их развитии, т. е. преобладали отрицательные (для продуктивности) изменения, то уменьшение размаха модификационной изменчивости под влиянием многолетних обработок гербицидом обеспечивало относительно более высокую урожайность, чем в контроле и при однолетних обработках, где отмечалось значительное снижение урожайности. Этим можно объяснить увеличение урожайности пшеницы Саратовской 29 в вариантах с многолетними обработками гербицидами при избыточном уровне минерального питания.

По существу, правильнее было бы сказать, что если в период вегетации преобладают факторы, лимитирующие рост и развитие растений, отрицательно действующие на продуктивность, урожай культуры при многолетних обработках гербицидом снижается по сравнению с потенциально возможным в меньшей степени, чем при однолетних и в контроле. В вегетационном опыте с тордоном 22К (1983 г.) при внесении

удобрений на планируемый урожай масса зерна, выраженная в процентах от потенциально возможного уровня (25 г/сосуд), составила в контроле 86,0 %, в случае однолетней обработки гербицидом — 78, 2-летней — 68 %, а при избытке удобрений — соответственно 78 %, 73 и 88 %. Следовательно, избыток элементов питания вызвал снижение массы зерна в контроле на 22 %, в варианте с однолетней обработкой — на 27, а с многолетней — всего лишь на 12 %.

Однако если условия среды значительно и длительно тормозили развитие многих признаков, различий в продуктивности растений при однолетних и многолетних обработках не наблюдалось. Так было при сильной и продолжительной засухе в ряде опытов с пшеницей Саратовской 29 и ячменем Московским 121 в полевом опыте 1981 г.

В полевых условиях растения в течение вегетации испытывают воздействия различного характера, одни из которых благоприятствуют развитию признака, другие сдерживают его. Многие же показатели, например размер 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 продуктивной 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 характеризуют следующие основные положения:

— гербициды оказывают влияние на многие как положительные, так и отрицательные слагаемые урожайности сельскохозяйственных культур и вносят существенные поправки в процесс формирования урожая у нескольких поколений сорта;

— различия в количественных показателях признаков растений при однолетних и многолетних обработках гербицидами тем больше, чем разнообразнее условия среды, чем больше факторов, способствующих или ограничивающих реализацию этих признаков, и чем выше отзывчивость и урожайность сорта;

— многолетние обработки гербицидом ряда последовательных репродукций приводят к уменьшению размаха модификационной изменчивости, в результате чего при преобладании благоприятных факторов среды урожайность сорта уменьшается, а неблагоприятных — повышается (по сравнению с ее уровнем в контроле и вариантах с однолетней обработкой).

Используемые нами схемы многолетних опытов с нарастающим количеством вариантов позволяют выявлять и исследовать длительную модификационную изменчивость, вызываемую не только гербицидами, но и другими факторами.

## Выводы

1. Установлено, что обработки посевов пшеницы гербицидами 2,4-Д, банвелом Д, тордоном 22К и ячменя — 2,4-ДА вызывают длительную модификационную изменчивость растений, проявляющуюся в двух последующих поколениях.

2. Выявлены изменения в развитии растений, обусловленные длительной модификационной изменчивостью, которая индуцирована гербицидами.

3. Ежегодные обработки гербицидами двух-трех поколений культуры приводят к уменьшению размаха модификационной изменчивости, изменяя реакцию сорта на гербициды, удобрения и, видимо, любые другие факторы среды.

4. Полученные результаты позволяют предположить, что длительная модификационная изменчивость, индуцированная гербицидами, обусловлена перестройками в фитогормональной системе растений, которые могут влиять на развитие последующего поколения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф. Введение. — В кн.: Физиолог. механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск: Наука, 1966, с. 3—9. — 2. Баздырев Г. И., Купрушин В. А. Вредоносность сорных растений и эффективность гербицидов в посевах зерновых культур интенсивного типа. — Защита растений в условиях интенсивной химизации сельск. хоз-ва / Научн. тр. ТСХА. М., 1982, с. 13—16. — 3. Батеджим Нуджалбай. Формирование урожая у некоторых сортов риса интенсивного типа при обработке гербицидами. — Автореф. канд. дис. М., 1985. — 4. Вавилов Н. И. Среда и наследственность. Ненаследуемая изменчивость, географическая изменчивость, экологическая пластичность сортов пшеницы. — Избр. тр. Т. 3. М.: Наука, 1962, с. 53—63. — 5. Гамбург К. З., Кулаева О. Н., Муромцев Г. С., Прусакова Л. Д., Чкаников Д. И. Регуляторы роста растений. М.: Колос, 1979. — 6. Грибова З. П., Солнцев М. К., Зинченко В. А. и др. Действие тордона на световые стадии фотосинтеза пшеницы при первичной и многолетней обработках. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 2, с. 85—91. — 7. Грибова З. П., Зинченко В. А., Гунар Л. Э. Изучение спектров ЭПР листьев пшеницы и ячменя при многолетних обработках семенных посевов гербицидом 2,4-Д. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1985, вып. 1, с. 72—80. — 8. Гунар Л. Э. Действие одно- и многолетних обработок на пшеницу при различных уровнях минерального питания. — Автореф. канд. дис. М., 1984. — 9. Зинченко В. А., Таболина Ю. П., Калитина Н. В. Об особенностях действия гербицидов при их систематическом многолетнем применении. — Изв. ТСХА, 1976, вып. 5, с. 157—169. — 10. Зинченко В. А., Губашиева М. С., Таболина Ю. П., Калитина Н. В. Влияние ежегодных в течение 4 лет обработок гербицидами на вынос основных элементов питания пшеницей и содержание их в растениях. — Изв. ТСХА, 1977, вып. 3, с. 164—169. — 11. Зинченко В. А., Таболина Ю. П. Методические аспекты изучения действия и последствия многолетних обработок пестицидами. — В сб.: Проблемы и методы экотоксикологического моделирования и прогнозирования. ИАП АН СССР, Пушкино, 1977, депон. в ВИНИТИ, № 532—78 от 15.02.78, с. 166—171. — 12. Зинченко В. А., Груздев Л. Г., Калитина Н. В., Таболина Ю. П. Динамика аминокислотного состава зеленой массы пшеницы в период вегетации при четырехлетнем применении гербицидов. — Изв. ТСХА, 1978, вып. 2, с. 81—89. — 13. Зинченко В. А., Таболина Ю. П., Игнатова Н. Г., Москаленко 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. — 14. Зинченко В. А., Таболина Ю. П. Влияние гербицидов на пшеницу при многолетних обработках семенных посевов в условиях Северного Казахстана. — В кн.: Акт. вопр. борьбы с сорными растениями. М.: ВАСХНИЛ, 1980, с. 238—247. — 15. Зинченко В. А., Таболина Ю. П., Игнатова Н. Г., Москаленко Г. П. Влияние химпрополки на пшеницу. — Защита раст., 1981, № 2, с. 26—27. — 16. 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 / Науч. тр. ТСХА. М., 1984, с. 11—43. — 17. Зинченко В. А., Небытов В. Г., Калинина Т. С. Действие аминной соли 2,4-Д на динамику азотсодержащих веществ и сахаров в вегетативной массе пшеницы Московской 21 при четырехлетних в поколениях обработках. — В кн.: Применение гербицидов в условиях интенсивной химизации сельск. хоз-ва / Науч. тр. ТСХА. М., 1984, с. 3—7. — 18. Игнатова Н. Г. Влияние многолетних обработок гербицидами на обмен азотсодержащих веществ пшеницы. — Автореф. канд. дис. М., 1979. — 19. Игнатова Н. Г., Зинченко В. А., Плешков Б. П. Динамика форм азота в пшенице после 5—6-летних обработок предшествующих репродукций гербицидами. — Изв. ТСХА, 1980, вып. 1, с. 88—97. — 20. Игнатова Н. Г., Зинченко В. А., Плешков Б. П. Динамика содержания азота в вегетативной массе яровой пшеницы при обработке растений трех поколений аминной солью 2,4-Д. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 3, с. 79—85. — 21. Калинин Ф. Л. Биологически активные вещества в растениеводстве. — Киев: Наукова думка, 1984. — 22. Калитина Н. В., Зинченко В. А., Груздев Л. Г. и др. Влияние систематических (четырёхлетних) обработок гербицидами на урожай и качество пшеницы. — Изв. ТСХА, 1977, вып. 1, с. 140—148. — 23. Куринный А. И. Оценка пестицидов как мутагенов. — Тез. докл. IX ежегод. конф. Европ. о-ва по мутагенам внешней среды. М., 1984, с. 274. — 24. Логвиненко В. Ф., Шкварников П. К., Моргунов В. В. Генетические последствия обработки яровой твердой пшеницы пестицидами. — В кн.: Эксперимент. генетика растений. Киев: Наукова думка, 1981, с. 29—39. — 25. Москаленко Г. П., Зинченко В. А., Таболина Ю. П. Действие гер-

бицидов на пшеницу в условиях вегетационного опыта после обработки ими пяти предшествующих репродукций — Докл. ТСХА, 1978, вып. 238, с. 31—36. — 26. Москаленко Г. П., Зинченко В. А. Влияние 3-летних обработок 2,4-Д на посевные качества пшеницы. — В кн.: Науч. основы разработки и внедрения комплексных мер борьбы с сорняками и проблемы использования гербицидов в условиях интенсивного земледелия в свете решений июльского (1978) Пленума ЦК КПСС/Тез. докл. Всес. совещ. ВАСХНИЛ, М., 1979, с. 58. — 27. Москаленко Г. П. Влияние многолетнего применения гербицидов на развитие, урожайность и фосфорный обмен яровой пшеницы. — Автореф. канд. дис., М., 1979. — 28. Москаленко Г. П., Зинченко В. А. Действие многолетнего применения гербицида на обмен фосфорсодержащих соединений у пшеницы Саратовской 29. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 4, с. 62—67. — 29. Небытов В. Г. Действие аминной соли 2,4-Д на продуктивность ячменя, содержащего сахаров в вегетативной массе и зерне при однолетнем и многолетнем применении гербицида. — Автореф. канд. дис. М., 1985. — 30. Поволоцкая К. Л., Ракитин Ю. В. Некоторые биохимические изменения растений под влиянием стимулирующих и тормозящих доз 2,4-Д. — В кн.: Рост растений. Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1959, с. 271—274. — 31. Ракитин Ю. В. Стимуляция растений и фитогормоны. — В кн.: Рост растений. Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1959, с. 15—22. — 32. Рапорт И. А. Действие генетически активных веществ на фенотип и чистота генетического состояния. — В кн.: Химич. мутагенез в повышении продуктивности с.-х. растений. — М.: Наука, 1984, с. 3—21. — 33. Риклефс Р. Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 34. Стоян Цаков Петков. Цитогенетичен и биохимичен ефект на някои хербициди върху *P. Sativum*. — Автореф. канд. дис. Пловдив, 1982. — 35. Терминология роста и развития высших растений. — М.: Наука, 1982. — 36. Удовенко Г. В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1979, т. 64, вып. 3, с. 5—22. — 37. Уилсон Д. Тело и антители. — М.: Мир, 1974. — 38. Хохлова И. К. Изменение некоторых свойств семян ячменя Московский 121 под влиянием 2,4-Д. — В кн.: Защита растений в условиях интенсивной химизации сельск. хоз-ва/Науч. тр. ТСХА. М., 1982, с. 42—47. — 39. Чайлахян М. Х. Роль регуляторов роста в жизни растений и практике сельск. хоз-ва. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1982, вып. 1, с. 5—25. — 40. 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 гибберелином. — В кн.: Роль фитогормонов в проявлении некоторых признаков у растений/Сб. науч. тр. Ин-та цитологии и генетики. Новосибирск, 1983, с. 56—77. — 41. Skogupskа H. — Genet. polon., 1976, t. 16, N 314, p. 301—311.

*Статья поступила 10 сентября 1985 г.*

#### SUMMARY

Long-term experiments have shown that a variety changes its response to herbicides (2,4-D, lordon 22K, banvel-D) after applying herbicides to a number of crop generations. The effect of herbicides on the scope of modifications in plants resistant to herbicides has been described. The phenomenon of phenotype development correction induced by herbicide treating a number of generations of resistant crops has been found. This has been supposed to be due to changes in phytohormonal system in the seeds influencing the development of new generations. This correction is not specific and can be caused by many unusual environment factors for the plants or usual factors at high rates. Programme of experiments is suggested to find and study long-term modification variability.