

УДК 575.581.5

DOI 10.25230/2412–608X–2018–2–174–29–40

## ЦЕЛОСТНОСТЬ РАСТЕНИЙ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ НА ПРИМЕРЕ ТАБАКА (*NICOTIANA TABACUM L.*)

**А.Э. Шпаков,**

доктор биологических наук

ФГБОУ ВО «Кубанский государственный  
университет»

350040, г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149

E-mail: vseгда93@yandex.ru

**В.В. Дробышев,**

специалист

ООО «КОМПАНИЯ АПИ «ГАРАНТ»

350002, г. Краснодар, ул. Промышленная, 74

E-mail: direct@apigarant.ru

*Для цитирования:* Шпаков А.Э., Дробышев В.В. Целостность растений в индивидуальном развитии на примере табака (*Nicotiana tabacum L.*) // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2018. – Вып. 2 (174). – С. 29–40.

**Ключевые слова:** табак, фенологический тип, факторный анализ, мофогенез, генетика, самоидентичность, хронотоп.

Проблема целостности в биологии представляет собой классическую фундаментальную проблему, значение которой можно проиллюстрировать на примерах таких основополагающих областей биологии, как теория вида, теория наследственности, теория индивидуального развития. Целью работы является выявление фактора, объединяющего и упорядочивающего процессы морфогенеза в ходе индивидуального развития растений, на примере табака. Работа представляет собой специально спланированный полевой эксперимент, осуществлённый для проверки гипотезы о том, что генеральным фактором, объединяющим и упорядочивающим всё многообразие процессов, протекающих в ходе индивидуального развития табака, является его временная организация. Материалом исследования послужили две линии табака заведомо различного происхождения – потомства

индивидуальных растений, полученных путём самоопыления. Учёту в течение всего периода вегетации подлежали показатели прироста выделенных морфологических признаков за периоды прохождения растениями трёх различных феноинтервалов (пластохронов) вегетативного и генеративного периодов развития табака. Полученные полевые экспериментальные данные с применением конфирматорного факторного анализа в модели с латентными переменными подтвердили два следствия из выдвинутой гипотезы: 1) в одном сорте развитие различных частей растений в пределах заданных феноинтервалов пропорционально друг другу; 2) у разных сортов развитие различных частей растений относительно заданных феноинтервалов сортоспецифично. Установлено, что генеральным фактором, объединяющим и упорядочивающим все разнообразные процессы индивидуального развития табака, является его пространственно-временная организация (хронотоп), предполагающая наличие у растений собственной шкалы времени, относительно которой все наблюдаемые параметры различных процессов, протекающих в организме на разных уровнях, изменяются одинаково, т.е. коррелируют друг с другом и все вместе – с хронотопом. Таким образом, хронотоп является объективным показателем целостности и определяет самоидентичность естественных организменных систем. Отдельные элементы и процессы, происходящие в организме, несомненно, связаны между собой, однако все они задаются целостностью, практическое исследование которой открывает возможность описания и оценки хронотопа как пространственно-временной организации системы.

UDC 575.581.5

### **Integrity of plants in individual development, for example tobacco (*Nicotiana tabacum L.*)**

**A. E. Shpakov,** doctor of biology

FGBOU VO "Kuban State University"

149, Stavropolskaya str., Krasnodar, 350040, Russia

E-mail: vseгда93@yandex.ru

**V.V. Drobyshev,** specialist

ООО "COMPANY API "GARANT"

74, Promyshlennaya str., Krasnodar, 350002, Russia

E-mail: direct@apigarant.ru

**Key words:** tobacco, phenological type, factor analysis, morphogenesis, genetics, self-identity, chronotope.

Self-identity means that in different circumstances, at different stages of development, we are dealing with the same object, phenomenon or process. In experimental biology, the description of self-identity and the possibility of its quantitative accounting are of fundamental importance. In particular, self-identity

reflects the integrity of the individual development of plant organisms. The aim of the work is to identify the factor that combines and sequencing the processes of morphogenesis in the course of individual plant development, using the example of tobacco. The work is a specially planned field experiment carried out to test the hypothesis that the general factor that unites and regulates the whole variety of processes occurring in the course of individual development of tobacco is its temporary organization. The material for the study was served by two lines of tobacco of obviously different origin – the offspring of individual plants obtained by self-pollination. During the entire vegetation period, the parameters of growth of the allocated morphological characters for the periods of passage by the plants of three different phenotypes of the vegetative and generative periods of tobacco development were subject to the calculation. As a result of the analysis of the obtained field experimental data with the use of confirmatory factor analysis in a model with latent variables, two consequences of the hypothesis put forward have been confirmed: 1) in one variety the development of different parts of plants within the limits of the specified intervals is proportional to each other; 2) in different varieties the development of different plant parts relative to the specified pheno-intervals is variety-specific. Morphological characters and other indicators of different structural levels are characteristics of the spatial organization of plants. The dynamics of these characteristics in the scale of their own biological time determines the spatial-temporal organization of living systems (chronotope). The identification of the chronotope as a general factor uniting and ordering the whole variety of processes that occur during the individual development of tobacco means that the spatial-temporal organization is an objective indicator of integrity and determines the self-identity of natural organism systems.

**Введение.** Проблема целостности в биологии представляет собой классическую фундаментальную проблему, значение которой можно проиллюстрировать на примерах таких основополагающих областей биологии, как теория вида, теория наследственности, теория индивидуального развития.

История развития теории вида, начиная с работ Д. Рея, насчитывает более 300 лет. Так, ещё в 30-е годы XIX века проблема реальности биологического вида как явления природы не была решена. Только благодаря работам В.Л. Комарова, И.К. Печёского и Н.И. Вавилова вид (или как его тогда называли «линнеевский» вид) был представлен как система, как

объективно существующая форма организации жизни [1].

Обширные исследования различных сельскохозяйственных культур привели к пониманию вида как сложной системы, т.е. целого, состоящего из связанных друг с другом частей. Для видов характерен не только сборный характер, но и определённая правильность в процессах формообразования, определённые закономерности, по которым происходит образование сортов и разновидностей. По словам Н.И. Вавилова: «Виды, с которыми имеет дело современный ботаник, возникают в пространстве и во времени; без учёта этих факторов даже углублённое на основе гибридологического анализа знание не полно и не точно» [2].

Проблема целостности как предмет генетических и селекционных исследований выявлена и разработана в трудах С.С. Четверикова и его учеников (Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.К. Беляев и др.) [3]. Ими созданы концепции о генотипической среде и о генотипической конституции, в контексте которых проявления генов, т.е. контролируемые ими признаки, представляют собой результат многообразного взаимодействия всех генов, составляющих генотип организма. Таким образом, по словам С.С. Четверикова, отпало представление о мозаичности строения организма из отдельных независимых признаков, обусловленных отдельными же независимыми генами [4].

Н.В. Тимофеев-Ресовский видел значение генотипической конституции, во-первых, в частичной зависимости генов друг от друга при их проявлении и, в связи с этим, в наследственном предрасположении к определённой форме фенотипического проявления наследственных признаков; во-вторых, в наследственном предрасположении к внешним воздействиям (болезни, яды, температура, и др.); в-третьих, в том, что в определённой наследственной конституции может присутствовать наследственный признак или признаки, которые не как гены, а чисто фенотипически, как признаки, могут оказывать влияние на проявление ря-

да наследственных и ненаследственных признаков [5].

Н.К. Беляев в своих генетико-селекционных исследованиях тутового шелкопряда выявил сопряжённость селекционно значимых признаков и установил, что отбор по одному признаку, сопряжённому с таким конституциональным признаком, как вольтинность (число генераций за сезон), изменяет породу по всему комплексу коррелированных признаков. Совокупность данных генетических и селекционных признаков, систематики и механики развития позволила выявить существование определённой направленности изменчивости у тутового шелкопряда, существование определённых параметров сдвига – каналов изменчивости. Подобные каналы изменчивости свойственны самым разным видам организмов. Селекционные сдвиги легче всего совершаются в направлении этих каналов, в то время как ведение селекции вне этих каналов разрывает имеющиеся корреляции и результаты даются с большим трудом. Выявленная сопряжённость изменчивости хозяйственно ценных признаков у тутового шелкопряда изменила представления о породах животных и сортах растений, установив, что они представляют собой целостные динамические системы, быстро реагирующие на отбор согласованными изменениями всей системы характеристик в целом. Представление классической генетики о породах и сортах как об относительно стабильных явлениях дополнено представлениями о них как о динамических лабильных процессах [3]. Работы московской школы генетики, созданной С.С. Четвериковым, стали отправным этапом применения системного подхода и практического использования системного анализа в конкретных экспериментальных исследованиях. Системный анализ представляет собой анализ комплекса коррелированных признаков. Его применение позволило успешно развить целый ряд направлений популяционной генетики и генетических основ селекции [6; 7; 8; 9; 10].

Несмотря на многочисленные успехи в области генетики и биологии индивидуального развития, ещё очень мало известно о том, что представляет собой программа развития организма. Развитие не сводится к развёртыванию последовательных цепей молекулярных событий и метаболических циклов – оно проявляется также в формообразовательных процессах, в становлении специализированных органов и тканей. Эти органы и ткани у каждого вида организмов имеют свою специфическую форму. В целом организм развивается целесообразно: весь цикл индивидуального развития подчинён одной задаче – обрести некую дефинитивную форму. До сих пор практически ничего не известно о том, связана ли реализация наследственной информации, заключённой в ДНК и проявляющейся в последовательном синтезе различных органических веществ, со становлением специфической формы или нет. Для разных организмов можно описать стадии их химического развития и стадии их морфологического развития, можно однозначно сопоставить эти стадии: определённой фазе химических изменений всегда будет соответствовать определённая стадия формообразования. По химической характеристике зародыша можно определить, какую форму он имеет в данный момент, и наоборот. Но причинной связи между этими двумя рядами процессов не установлено и неизвестно, будет ли она установлена вообще. Необъяснённая связь между реализацией наследственной информации на молекулярном уровне, с одной стороны, и процессами морфогенеза, с другой, – реальная трудность генетики развития. Молекулярный и генетический «языки» остаются пока что полностью автономизированными, несмотря на то, что они более или менее эффективны в своих областях. Это означает, что в современной биологии отсутствует метод, позволяющий описать индивидуальное развитие как гармоничный, единый и целостный процесс [11].

Целостность биологических объектов различного уровня организации означает, в том числе, что поведение и развитие отдельных элементов и характеристик биологических систем являются производными целостности этих систем как универсального свойства организации жизни. Разнообразные по силе и форме связи между признаками, свойствами и элементами есть опосредованное выражение их обусловленности целостностью самой системы. В этом смысле понятно, например, почему верхушка побега тогипотентна и почти не зависит от остального растения, несмотря на его пространственное единство. Можно предположить, что и механизмы дифференциации клеток, тканей и органов определены не на уровне отдельных веществ и структур, но на уровне организма в целом.

Онтогенез – процесс становления целостности организма. Основным предметом исследования индивидуального развития, таким образом, являются интегрирующие факторы развития, т.е. то, что объединяет части в единое целое и подчиняет их ему. Регуляция биологических систем на надгенных уровнях организации представляет собой предмет современной эпигенетики. Эпигенетические исследования направлены на выявление и контроль генотипических и экологических корреляций в комплексе компонент продуктивности, динамики лимитирующих факторов среды в индивидуальном развитии [12]. Актуальность этих направлений как путей развития теоретических основ селекции показал ещё Н.И. Вавилов: «Необходимо подходить к организму с учётом всей сложности комплекса признаков и свойств органов и их функций, их взаимоотношения со средой в развитии» [13]. Любой организм – не сумма, а система, т.е. сложная соподчинённая взаимосвязь частей, дающая в своих противоречивых тенденциях, в своём непрерывном движении высшее единство – развивающуюся организацию [14].

Целостность биологических систем различного уровня организации как фундаментальная биологическая проблема должна быть приведена к своему практическому, экспериментальному разрешению. Во-первых, это означает выявление количественных критериев целостности, обеспечивающих различие целостных биологических объектов различного уровня организации: растения внутри популяций, популяции внутри видов, виды между собой и др. Во-вторых, создание методов прогнозирования поведения отдельных элементов и характеристик биологических систем на основе количественной оценки их целостности как универсального свойства организации жизни.

Одним из аспектов проблемы целостности является оценка самоидентичности биологических систем. Самоидентичность означает, что в разных обстоятельствах, на разных этапах развития мы имеем дело с одним и тем же объектом, явлением или процессом. Меняться может лишь то, что при этом остаётся самим собой, т.е. в чём-то главном не меняется. Самоидентичность отражает целостность индивидуального развития растительных организмов как в пространстве, так и во времени.

В своём развитии растения проходят череду фенологических фаз, характеризующихся соответствующими фенологическими признаками. Исследования структуры изменчивости комплекса фенологических признаков в коллекции сортов табака позволили выявить независимость генетической детерминации вегетативного и генеративного периодов развития табачных растений. Формализация понятий «фенологический тип», «генотип» и «генетическая программа» с последующим логическим анализом их соотношений показала, что интерпретация генетической программы как единого алгоритма регуляции работы генотипа в течение всей жизни растений является недостаточной для решения проблемы реализации наследственной информации в индивидуальном развитии. Правильнее

говорить об «онтогенетической программе» в том смысле, что не только генотип определяет фенологический тип, но и сама динамика развития растения, непосредственно связанная с лимитирующими факторами среды, оказывает влияние на регуляцию генетических процессов [10].

О том, что фенотипическая изменчивость живых организмов и особенности их индивидуального развития определяются не только генотипом, взаимодействующим со средой, в отечественной генетике известно со времён работ Б.Л. Астаурова. Изучение неполного проявления мутации “tetraptera” у *D. Melanogaster* выявило существование самостоятельной изменчивости, не сводимой только к наследственному и средовому влиянию. Изменчивость, обусловленная флуктуацией морфогенетических процессов, была названа «онтогенетический шум» [3].

Онтогенез – это упорядоченное единство последовательно чередующихся состояний целостности организма, позволяющее наблюдать факт его самоидентичности во времени. Фундаментальной биологической проблемой является выявление существенных, главных факторов, определяющих тождество организма с самим собой в интервалах меняющихся внешних условий [15]. Конституциональные признаки (такие как фенологический тип) представляют собой сложные процессы, развивающиеся во времени в тесном взаимодействии с меняющимися в течение суток, недель, месяцев лимитирующими факторами внешней среды. Реализация этих процессов происходит на фоне дифференциальной активности генов в разных фазах развития растений [16].

Независимость генетической детерминации вегетативного и генеративного периодов развития табака означает, что ни генотип, ни генетическая программа не представляют собой фактора, определяющего самоидентичность организма.

Динамика развития растений, выраженная в виде системы меняющихся во времени фенологических состояний отражает единый функциональный ритм развития

организма, который и можно рассматривать в качестве главного фактора, обеспечивающего его целостность. Это предположение вполне согласуется с тем очевидным фактом, что целостность организма можно формализовать и продуктивно изучать только в его развитии во времени. Реальными элементами системы, задаваемыми на объекте, через которые можно предпринять попытку изучить этот объект в его целостности, в большей степени являются динамично протекающие в нём процессы, нежели его структурные элементы и характеризующие их признаки.

В учебнике по физиологии А.А. Ухтомский отмечал, что организм в своём фактическом течении есть множество органов и механизмов, которые всё время, в каждый данный момент делаются объединённым механизмом для своих очередных достижений. Многие же противоречия в понимании жизни организма возникают от привычки рассматривать его статично – вне времени [18]. Целостность объекта, в том числе и живого организма, можно характеризовать, формализовать и продуктивно изучать только во времени.

Временная организация означает наличие у растений единого темпа развития разнообразных процессов, протекающих в организме на различных уровнях относительно собственной шкалы времени, что проявляется в согласованности изменения наблюдаемых параметров указанных процессов относительно физического времени. Отрезок физического времени между соответствующими стадиями развития растений называют «феноинтервалом» или «пластохроном» [19].

Существование особой временной организации живых систем означает соответствующую динамику структуры организма, т.е. его пространственных характеристик. Морфологические признаки и другие показатели различных структурных уровней представляют собой характеристики пространственной организации растений. Рассматривая динамику этих характеристик в шкале собственного био-

логического времени растения табака и учитывая при этом неразрывную связь времени и пространства, следует говорить не просто о его временной организации, но об особой структуре пространства-времени. Такую пространственно-временную организацию живых систем в контексте исследований по физиологии развития А.А. Ухтомский определил понятием «хронотоп» [18].

В нашей работе осуществлена проверка гипотезы о том, что генеральным фактором, объединяющим и упорядочивающим многообразные процессы индивидуального развития растений-самоопылителей, является их пространственно-временная организация. Справедливость этой гипотезы может быть установлена прямой экспериментальной проверкой двух её возможных следствий: 1) в одном сорте развитие различных частей растений в пределах заданных пластохронов пропорционально друг другу; 2) у разных сортов развитие различных частей растений относительно заданных пластохронов сортоспецифично.

**Материалы и методы.** Материалом для исследования послужили две линии табака заведомо различного происхождения (Остролист и № 108) – потомства индивидуальных растений, полученных путём самоопыления.

Линия Остролист получена на основе сортотипа Остролист. Позднеспелая. Тип табачного сырья – скелетный. Этот сортотип создан в Советском Союзе во Всесоюзном институте табака и махорки (г. Краснодар).

Линия № 108 выделена в потомстве от скрещивания (Venki Hercegovac × Басма) × Дюбек. Раннеспелая. Тип табачного сырья – ароматичный. Родительские сорта линии № 108 относятся к трём различным сортотипам: Герцеговина, Басма (происхождение – Балканы) и Дюбек (происхождение – Крым). По существующей классификации к скороспелым относят сорта с продолжительностью вегетации 61–90 дней, к среднеспелым – 91–120, к позднеспелым – 120–150 дней [20].

Выбор признаков определён целью работы, основной гипотезой, ориентирован на простоту и точность учёта в полевых условиях. Детерминация фенологического типа табака двумя независимыми генетическими системами означает, в контексте нашего исследования, что для описания временной организации жизни растений необходимо выделить фенологические признаки, отражающие динамику как вегетативного, так и генеративного периодов развития.

**Результаты исследований.** Вегетационный период развития характеризуется отрезком времени от даты, когда 15-й по порядку закладки лист отдельного растения достигал размера 150 × 65 мм (фаза  $\tau_1$ ), до даты, когда тех же размеров достигал 16-й лист (фаза  $\tau_2$ ). Генеративный период характеризуется двумя отрезками времени: 1) от фенодаты бутонизация до фенодаты начало цветения; 2) от фенодаты начало цветения до фенодаты начало созревания коробочек. Морфологические признаки, измеренные во время прохождения растениями отмеченных фенодат, представлены в таблице 1.

Из таблицы 1 видно, что динамика морфологических признаков, характеризующих развитие различных частей растений табака, описана относительно трёх заданных пластохронов:  $dt = \tau_2 - \tau_1$ ;  $dt = \tau_2 - t_1$ ;  $dT = T - t_2$ . В каждой из двух линий описано по 100 растений. Наблюдения за прохождением растениями фенодат, а также за динамикой выделенных морфологических признаков проведены в течение всей вегетации: от одновременной посадки рассады в поле до начала созревания коробочек.

Анализ полученных полевых экспериментальных данных осуществлён с применением конфирматорного (подтверждающего) факторного анализа в модели с латентными переменными. Этот вариант факторного анализа более всего сообразен задачам нашего исследования.

Таблица 1

**Морфологические признаки, измеренные по наступлению фенодат, характеризующих различные стадии развития табачных растений**

Фенодата		Морфологический признак
$\tau_1$	Достижение 15-м по порядку закладки листом размера 150 × 65 мм	Высота растения (H 1) Длина 14-го листа (A 14) Ширина 14-го листа (B 14) Длина 17-го листа (A 17) Ширина 17-го листа (B 17)
$\tau_2$	Достижение 16-м по порядку закладки листом размера 150 × 65 мм	Высота растения (H 2) Длина 14-го листа (A'14) Ширина 14-го листа (B'14) Длина 17-го листа (A'17) Ширина 17-го листа (B'17)
$t_1$	Бутонизация	Высота растения (h 1) Длина 9-го листа (a 9) Ширина 9-го листа (b 9) Длина 10-го листа (a 10) Ширина 10-го листа (b 10)
$t_2$	Начало цветения	Высота растения (h 2) Длина 9-го листа (a'9) Ширина 9-го листа (b'9) Длина 10-го листа (a'10) Ширина 10-го листа (b'10)
T	Начало созревания коробочек	Высота растения (S) Длина 9-го листа (c 9) Ширина 9-го листа (d 9) Длина 10-го листа (c 10) Ширина 10-го листа (b 10)

*Примечание:* обозначения фенодат и морфологических признаков ниже в тексте сохраняются

Факторный анализ позволяет выявить зависимость между наблюдаемыми явлениями, т.е. обнаружить скрытую основу нескольких явлений или свойств изучаемого объекта, встречающихся одновременно. Такое одновременное проявление нескольких свойств обычно выражают с помощью коэффициента корреляции  $r_{jk}$  переменных  $x_j$  и  $x_k$ , численно представляющих реальные эмпирические свойства  $j$  и  $k$ . Ответ на вопрос, почему эти свойства коррелированы, дает факторный анализ на основе предположения о существовании скрытой (латентной) переменной  $f$ , с которой и коррелированы переменные  $x_j$  и  $x_k$ ; кроме того, они коррелированы между собой, поскольку их измерения указывают на общую величину  $f$ . Однако если переменные  $x_j$  и  $x_k$  наблюдаемы непосредственно, то переменная  $f$

непосредственно не наблюдаема, и мы судим о ней косвенно – по наблюдениям переменных  $x_j$ ,  $x_k$ . Оценка значения латентной переменной  $f$  проводится на основе информации о переменных  $x_j$ ,  $x_k$ , получаемой математическими методами в предположении справедливости некоторой математической модели с латентными переменными. Факторный анализ является одной из таких моделей, и латентная переменная  $f$  имеет в нём специальное название – общий (или генеральный) фактор. Суть факторного анализа в случае одного генерального фактора  $f$  состоит в том, чтобы объяснить корреляцию между наблюдаемыми переменными как следствие существования ненулевых коэффициентов корреляции  $r(x_j, f)$ ,  $j = 1, 2, \dots, n$  между наблюдаемыми переменными  $x_j$  и латентной переменной  $f$  [21].

Экспериментальной проверке подвергнуты следствия из гипотезы о том, что главным фактором, объединяющим и упорядочивающим всё многообразие процессов, протекающих в ходе индивидуального развития табака, является его временная организация. В нашем случае, при использовании конфирматорного факторного анализа в модели с латентными переменными в качестве генерального фактора представлен единый темп развития растения относительно собственной шкалы времени. Наличие данного генерального фактора можно считать подтвержденным в случае сильной ( $> 0,70$ ) или средней (0,50–0,69) корреляции наблюдаемых темпов развития отдельных частей растения относительно фиксированного промежутка шкалы развития растения, принятого за единицу (пластохрон), с указанным генеральным фактором.

Показатели связи – корреляции (факторные нагрузки) темпов прироста количественных характеристик отдельных частей растений в трёх описанных пластохронах с генеральным фактором (временная организация) и собственные значения фактора (т.е. дисперсии, выде-

ляемые факторами) для обеих исследованных линий представлены в таблице 2.

Таблица 2

**Факторные нагрузки темпов развития отдельных частей табака из различных линий и собственные значения фактора в каждом пластохроне**

Пластохрон	Темп изменения признака	Линия № 108		Линия Остролист	
		фактор 1	фактор 2	фактор 1	фактор 2
$dt = \tau_2 - \tau_1$	$dH/dt$	-0,65	-0,41	-0,82	0,34
	$dA14/dt$	-0,81	0,39	-0,87	-0,32
	$dB14/dt$	-0,67	0,65	-0,72	-0,64
	$dA17/dt$	-0,87	-0,30	-0,90	0,22
	$dB17/dt$	-0,91	-0,24	-0,91	0,29
Собственные значения		3,12	0,88	3,59	0,76
$dt = t_2 - t_1$	$dh/dt$	-0,78	0,63	-0,80	0,11
	$da9/dt$	-0,93	-0,13	-0,94	-0,06
	$db9/dt$	-0,93	-0,12	-0,81	0,48
	$da10/dt$	-0,96	-0,13	-0,84	-0,49
	$db10/dt$	-0,95	-0,14	-0,91	-0,03
Собственные значения		4,16	0,46	3,73	0,49
$dT = T - t_2$	$dS/dT$	-0,75	0,65	-0,71	0,29
	$dc9/dT$	-0,91	-0,19	-0,85	0,12
	$dd9/dT$	-0,83	-0,11	-0,86	-0,35
	$dc10/dT$	-0,88	-0,21	-0,73	-0,55
	$dd10/dT$	-0,90	-0,05	-0,66	0,59
Собственные значения		3,68	0,52	2,92	0,87

*Примечания:*  $dt$ ;  $dt$ ;  $dT$  – интервалы времени трёх последовательных пластохронов;  $dH$  и др. – прирост морфологических признаков за указанные интервалы времени

В соответствии с критерием Кайзера [22] будем отбирать факторы с собственными значениями  $\geq 1$ . По существу это означает, что если фактор не выделяет дисперсию, эквивалентную, по крайней мере, одной переменной, то он опускается. Из таблицы 2 видно, что в нашем случае можно выделить только один фактор с собственными значениями, превышающими единицу ( $> 1$ ) – это фактор 1, который в соответствии с критерием Кайзера может рассматриваться в качестве генерального фактора, характеризующего временную организацию растений.

Исследованные переменные в каждом из трёх пластохронов и в обеих линиях различного происхождения, показали преимущественно сильные (27 из 30) и всего три средние корреляции с генеральным фактором. Таким образом, установлено действительное существование

фактора временная организация, объединяющего и упорядочивающего процессы морфогенеза в ходе индивидуального развития растений на примере табака.

Следствие № 1 подтверждено установлением связи каждой из переменных с выявленным генеральным фактором. Достоверность и универсальность полученных выводов определены тем, что в эксперименте исследовано по три различных пластохрона, отражающих как вегетативный, так и генеративный периоды развития растений в двух линиях различного происхождения, которые отличаются друг от друга темпом роста и продолжительностью вегетации, биологическими особенностями и комплексом хозяйственно ценных признаков.

Проверка Следствия № 2 о сортоспецифичности временной организации растений табака проведена с использованием того же варианта конфирматорного факторного анализа с латентными переменными, который проведён отдельно для каждого пластохрона. В анализ включены показатели динамики морфологических признаков линий Остролист и № 108. Во всех трёх случаях результаты анализа оказались однотипными. В таблице 3 представлены объединённые в одном факторном анализе показатели связи (факторные нагрузки) темпов прироста количественных характеристик обеих линий и собственные значения факторов в рамках одного пластохрона бутонизация – начало цветения.

Из таблицы 3 видно, что и у фактора 1, и у фактора 2 их собственные значения превышают единицу ( $> 1$ ), т.е. временную организацию каждой из двух линий характеризуют не один, а оба фактора. Все исследованные переменные показали сильные корреляции (факторные нагрузки) с выявленными факторами для каждой линии табака. По фактору 1 сильные корреляции установлены для переменных линии № 108, а по фактору 2 – для Остролиста. Сортоспецифичность временной организации табака иллюстрирует рисунок.



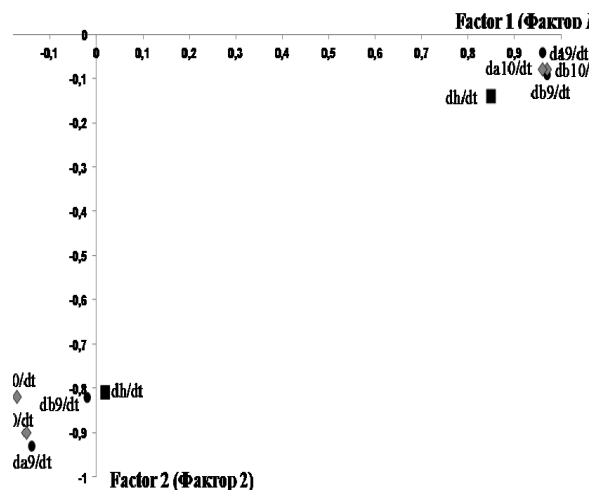
Таблица 3

**Факторные нагрузки объединённых показателей темпов развития частей растений из различных линий табака и собственные значения факторов временная организация в заданном пластохроне бутонизация – начало цветения**

Линия табака	Темп изменения признака	Фактор 1	Фактор 2
№ 108	dh/dt	0,85	-0,14
	da9/dt	0,96	-0,04
	db9/dt	0,97	-0,08
	da10/dt	0,96	-0,08
	db10/dt	0,97	-0,09
Остролист	dh/dt	0,02	-0,81
	da9/dt	-0,14	-0,93
	db9/dt	-0,02	-0,82
	da10/dt	-0,17	-0,82
	db10/dt	-0,15	-0,90
Собственные значения		4,52	3,72

На рисунке видно, что на плоскости двух генеральных факторов сформированы две ясно различимые и компактно расположенные плеяды показателей темпа развития растений из двух линий табака. Одну плеяду составляют показатели линии № 108, другую – Остролиста. Таким образом, следствие № 2 о сортоспецифичности временной организации растений табака полностью подтверждено. Поскольку в результате экспериментальной проверки оба следствия оказались полностью верифицированы [23], то подтверждена гипотеза о том, что генеральным фактором, объединяющим и упорядочивающим всё многообразие процессов, протекающих в ходе индивидуального развития табака, является его временная организация.

Результаты экспериментального исследования пространственно-временной организации табака соответствуют основному выводу из ранее проведенного логического анализа соотношения понятий генотип, фенологический тип, генетическая программа – именно динамика развития растения, формально выраженная в виде системы фенологических состояний, оказывает непосредственное влияние на регуляцию генетической системы, обеспечивая при этом целостность онтогенеза [10].



**Рисунок – Распределение в пространстве двух генеральных факторов показателей темпов развития частей растений из различных линий табака в пластохроне бутонизация – начало цветения**

Представления о времени как мере движения в науке известно давно. Н.И. Лобачевский определил время как движение одного тела, принимаемое за известное, для сравнения с другими телами [24]. Использование такого способа хронометрирования, при котором исследуемые биологические процессы измеряются не в астрономических единицах физического времени, а в особых единицах длительности, выделяемых при помощи тех или иных процессов самого изучаемого живого организма, обнаруживает удивительное единообразие в развитии организмов и свидетельствует о существовании внутренних динамических законов развития, которые не могут быть выявлены при использовании общепринятых физических единиц измерения времени [25].

В биологии идея самостоятельности фактора «время» связана прежде всего с исследованиями онтогенеза. В генетике индивидуального развития известен целый ряд классических работ, посвящённых анализу времени действия различных генов [3]. Процессы дифференцировки и морфогенеза в целом происходят в определённом правильном временном соотноении друг с другом при взаимодей-

вии дифференцирующихся частей организма [17].

Верификация исходной гипотезы нашей работы означает, что пространственно-временная организация является генеральным фактором, объединяющим и упорядочивающим всё многообразие процессов, происходящих в ходе индивидуального развития табака и, таким образом, объективным показателем целостности живого организма. Между объектами, к которым применимо понятие «система», существует фундаментальное различие, касающееся интерпретации понятия «целостность» как системообразующего фактора. Целесообразно выделить «естественные системы» и «конструируемые системы». Для первого типа систем целостность реальна (субстанциональна), для второго – условна. Предметом исследования в конструируемых системах является не столько сам изучаемый объект, сколько некоторый список взаимосвязанных параметров, выделенных или заданных на объекте. В этом контексте живой организм следует интерпретировать и изучать в качестве естественной системы.

В современном естествознании бытуют диаметрально противоположные мнения относительно феномена целостности как объекта или методологии исследования – от признания его в качестве исключительно конструктивной программы [26] до объявления попытки субстанционировать целостность метафизическим трюком, «дезориентирующим многих исследователей» [27]. Пространственно-временная организация естественной системы – это её эмерджентное свойство, т.е. свойство целого, не сводимое к свойствам частей. Ещё академик П.К. Анохин сформулировал важнейшее свойство систем: «Целое, или система, обретает свои собственные принципы организации, не переводимые на принципы и свойства тех отдельных компонентов и процессов, из которых она формируется» [28]. Не части определяют свойства целого, а целое – свойства частей.

Воздействие пространственно-временной организации на самые разнообразные

процессы организма (в том числе и на генетические) вполне возможно рассматривать как эпигенетический феномен. Понятие «эпигенетика» предложено в 1940 г. К. Уоддингтоном для определения в широком немолекулярном смысле «всего комплекса процессов развития», который соединяет генотип с фенотипом [29]. Р. Холлидэй определил эпигенетику как «изучение механизмов временного и пространственного контроля активности генов в процессе развития организмов» [30]. В рамках эпигенетической парадигмы, в отличие от парадигмы геноцентрической, морфогенез представляет собой не признаки, детерминированные генами, а идущие во времени процессы самосборки органов в постоянном взаимодействии с меняющимися в течение суток, недель, месяцев лимитирующими факторами среды [16]. Даже если принять, что каждый шаг морфогенеза связан с активацией или репрессией определённых генов, то пространственно-временное расписание активации и репрессии генов не может быть определено ими самими, а только вне-(эпи)-генетическими факторами, прямо или косвенно связанными с морфогенезом [31]. Исходя из результатов нашего исследования, этим вне-(эпи)-генетическим фактором является временная организация живой системы как показатель (феномен) её целостности.

Неотъемлемым элементом эпигенетической парадигмы является представление о том, что каждое последующее состояние системы есть следствие всех её предыдущих состояний. События прошлого не исчезают, а только накапливаются и, удаляясь от нас во времени, продолжают влиять на настоящее, равно как и создаваемые события будущего определяют пути развития системы в настоящем. Представление о хронотопе как эмерджентном свойстве организма, определяющем протекающие в нём самые разнообразные процессы, меняют понимание роли генов и генетических процессов. Гены и генетические процессы в данном контексте – это такие же важные структуры и процессы организма, как и все остальные, и, как всем остальным, им

не следует приписывать какие-либо особые детерминирующие функции. Индивидуальное развитие организма на всех этапах и всех уровнях его организации определяется его «целостностью», возможность экспериментального исследования которой открывает понятие «хронотоп» как пространственно-временная организация системы.

Возможность описания феномена целостности в реальных экспериментах открывает ряд возможностей, связанных с идентификацией естественных систем, их классификацией и прогнозированием поведения любых их компонентов в контексте конкретных исследований. Таким образом, понятие «целое» или «целостность» переходит из области полуинтуитивных представлений в форму вполне доступную эмпирическому описанию и теоретическому исследованию.

**Выводы.** 1. Генеральным фактором, объединяющим и упорядочивающим все разнообразные процессы индивидуального развития табака, является его пространственно-временная организация (хронотоп).

2. Пространственно-временная организация означает, в том числе, наличие у растений собственной шкалы времени, относительно которой все наблюдаемые параметры многообразных процессов, протекающих в организме на разных уровнях, изменяются одинаково, т.е. коррелируют друг с другом и все вместе с хронотопом как генеральным фактором.

3. Выявление хронотопа как генерального фактора, объединяющего и упорядочивающего все многообразие процессов, происходящих в ходе индивидуального развития табака, означает, что пространственно-временная организация является объективным показателем целостности и определяет самотождественность естественных организменных систем.

4. Отдельные элементы и процессы, происходящие в организме, несомненно, связаны между собой, однако все они задаются целостностью, практическое исследование которой открывает возможность описания и оценки хронотопа как

пространственно-временной организации системы.

#### Список литературы

1. Вавилов Н.И. Линеевский вид как система. – М.-Л.: Наука, 1967. – 468 с.
2. Завадский К.М. Учение о виде. – Л.: ЛГУ, 1961. – 256 с.
3. Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики / Отв. ред. Д.К. Беляев. – М.: Наука, 1985. – 214 с.
4. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Классики советской генетики (1920–1940 гг.) / Отв. ред. П.М. Жуковский. – М.-Л.: Наука, 1968. – 540 с.
5. Тимофеев-Ресовский Н.В. Структурные уровни биологических систем // Системные исследования. Ежегодник / Ред. кол. И.В. Блауберг, О.Я. Гельман [и др.]. – М.: Наука, 1970. – С. 80–113.
6. Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. – М.: Наука, 1984. – 183 с.
7. Глотов Н.В. Необходимость эколого-генетического синтеза в теории микроэволюции // Дарвинизм: история и современность. – Л.: Наука, 1988. – С. 45–56.
8. Бойко Ю.С., Волчков Ю.А., Цаценко Л.В. Структура сорта как фактор его продуктивности в изменяющихся условиях возделывания // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2007. – Вып. 4. – С. 182–192.
9. Тюрин В.В., Волчков Ю.А. Определение минимального числа признаков, разделяющих генетически различные группы рыб в системном морфометрическом анализе // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2009. – № 5 (20). – С. 132–136.
10. Шпаков А.Э., Волчков Ю.А., Дробышев В.В. Структура изменчивости и генетическая детерминация фенологического типа растений (по результатам исследования табака) // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18. – № 2. – С. 416–427.
11. Корочкин Л.И. Взаимодействие генов в развитии. – М.: Наука, 1977. – 280 с.
12. Драгавцев В.А., Попов Е.Б., Малецкий С.К. Н.И. Вавилов как один из основателей современной // Успехи современной науки. – 2017. – № 9. – Т. 1. – С. 8–17.
13. Вавилов Н.И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных // Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Л.: Наука, 1987. – С. 224–246.
14. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии // Избранные труды. – М.: Наука, 1982. – 383 с.
15. Драгавцев В.А. О количественных критериях целостности в биологии // Проблема целостности в современной биологии / Отв. ред. Г.А. Югай. – М.: Наука, 1968. – С. 128–139.
16. Драгавцев В.А., Малецкий С.К. Эволюция парадигм наследования и развития и их ведущая роль в создании инновационных селекционных технологий // Биосфера. – 2015. – Т. 7. – № 2. – С. 155–168.
17. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – М.: Мир, 1986. – 402 с.

18. Ухтомский А.А. Доминанта. – СПб.: Питер, 2002. – 448 с.
19. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И.А. Дудки. – Киев: Наукова думка, 1984. – 307 с.
20. Физиология сельскохозяйственных растений: В 12 томах. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. – Т. 11: Физиология табака / Отв. ред. Б.А. Рубин. – 389 с.
21. Благуш П. Факторный анализ с обобщениями. – М.: Финансы и статистика, 1989. – 248 с.
22. Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У. Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ: сб. ст.; пер. с англ. / Под. ред. И.С. Енюкова. – М.: Финансы и статистика, 1989. – 215 с.
23. Поппер К. Логика и рост научного познания. – М.: Прогресс, 1983. – 606 с.
24. Вернадский В.И. Биосфера и ноосфера. – М.: Айрис-Пресс, 2004. – 573 с.
25. Хасанов И.А. Биологическое время. – М.: ИПК госслужбы, 1999. – 39 с.
26. Блауберг И.В., Садовский В.Н., Юдин Э.Г. Системные исследования и общая теория систем // Системные исследования. Ежегодник / Ред. кол. И.В. Блауберг, О.Я. Гельман [и др.]. – М.: Наука, 1969. – С. 7–29.
27. Канке В.А. Философия науки: краткий энциклопедический словарь. – М.: Омега-Л, 2008. – 328 с.
28. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. – М.: Психология, 1980. – 216 с.
29. Уоддингтон К. Морфогенез и генетика / Пер. С.Г. Васецкого, под ред. В.Л. Рызжкова. – М.: Мир, 1964. – 259 с.
30. Holliday R. Mechanisms for the control of gene activity during development // Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc. – 1990. – Is. 65. – P. 431–471.
31. Белоусов Л.В. Морфогенез, морфомеханика и геном // Вестник ВОГиС. – 2009. – Т. 13. – № 1. – С. 29–35.

## References

1. Zavadskiy K.M. Uchenie o vide. – L.: LGU, 1961. – 256 s.
2. Vavilov N.I. Lineevskiy vid kak sistema. – M.-L.: Nauka, 1967. – 468 s.
3. Babkov V.V. Moskovskaya shkola evolyutsionnoy genetiki / Otв. red. D.K. Belyaev. – M.: Nauka, 1985. – 214 s.
4. Chetverikov S.S. O nekotorykh momentakh evolyutsionnogo protsessa s tochki zreniya sovremennoy genetiki // Klassiki sovetskoy genetiki (1920–1940 gg.) / Otв. red. P.M. Zhukovskiy. – M.-L.: Nauka, 1968. – 540 s.
5. Timofeev-Resovskiy N.V. Strukturnye urovni biologicheskikh sistem // Sistemnye issledovaniya. Ezhegodnik / Red. kol. I.V. Blaumberg, O.Ya. Gel'man [i dr.]. – M.: Nauka, 1970. – S. 80–113.
6. Zhivotovskiy L.A. Integratsiya poligennykh sistem v populyatsiyakh. – M.: Nauka, 1984. – 183 s.
7. Glotov N.V. Neobkhodimost' ekologo-geneticheskogo sinteza v teorii mikroevolyutsii // Darvinizm: istoriya i sovremennost'. – L.: Nauka, 1988. – S. 45–56.
8. Boyko Yu.S., Volchkov Yu.A., Tsatsenko L.V. Struktura sorta kak faktor ego produktivnosti v izmenyayushchikhsya usloviyakh vozdeystviya // Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2007. – Vyp. 4. – S. 182–192.
9. Tyurin V.V., Volchkov Yu.A. Opredelenie minimal'nogo chisla priznakov, razdeleyayushchikh geneticheski razlichnyye gruppy ryb v sistemnom morfometricheskom analize // Trudy Kubanskogo

gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2009. – № 5 (20). – S. 132–136.

10. Shpakov A.E., Volchkov Yu.A., Drobyshev V.V. Struktura izmenchivosti i geneticheskaya determinatsiya fenologicheskogo tipa rasteniy (po rezul'tatam issledovaniya tabaka) // Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. – 2014. – T. 18. – № 2. – S. 416–427.
11. Korochkin L.I. Vzaimodeystvie genov razvitiya. – M.: Nauka, 1977. – 280 s.
12. Dragavtsev V.A., Popov E.B., Maletskiy S.K. N.I. Vavilov kak odin iz osnovateley sovremennoy // Uspekhi sovremennoy nauki. – 2017. – № 9. – Т. 1. – S. 8–17.
13. Vavilov N.I. Kriticheskoy obzor sovremennoy sostoyaniya geneticheskoy teorii selektsii rasteniy i zhivotnykh // Zakon gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoy izmenchivosti. – L.: Nauka, 1987. – S. 224–246.
14. Shmal'gauzen I.I. Organizm kak tseloe v individual'nom i istoricheskom razvitiy // Izbrannye trudy. – M.: Nauka, 1982. – 383 s.
15. Dragavtsev V.A. O kolichestvennykh kriteriyakh tselostnosti v biologii // Problema tselostnosti v sovremennoy biologii / Otв. red. G.A. Yugay. – M.: Nauka, 1968. – S. 128–139.
16. Dragavtsev V.A., Maletskiy S.K. Evolyutsiya paradigm nasledovaniya i razvitiya i ikh vedushchaya rol' v sozdaniy innovatsionnykh selektsionnykh tekhnologiy // Biosfera. – 2015. – Т. 7. – № 2. – S. 155–168.
17. Reff R., Kofmen T. Embriony, geny i evolyutsiya. – M.: Mir, 1986. – 402 s.
18. Ukhtomskiy A.A. Dominanta. – SPb.: Piter, 2002. – 448 s.
19. Slovar' botanicheskikh terminov / Pod obshch. red. I.A. Dudki. – Kiev: Naukova dumka, 1984. – 307 s.
20. Fiziologiya sel'skokhozyaystvennykh rasteniy: V 12 tomakh. – M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1971. – Т. 11: Fiziologiya tabaka / Otв. red. B.A. Rubin. – 389 s.
21. Blagush P. Faktornyy analiz s obobshcheniyami. – M.: Finansy i statistika, 1989. – 248 s.
22. Kim Dzh.-O., M'yuller Ch.U. Faktornyy analiz: statisticheskie metody i prakticheskie voprosy. Faktornyy, diskriminantnyy i klasternyy analiz: sb. st.; per. s angl. / Pod. red. I.S. Enyukova. – M.: Finansy i statistika, 1989. – 215 s.
23. Popper K. Logika i rost nauchnogo poznaniya. – M.: Progress, 1983. – 606 s.
24. Vernadskiy V.I. Biosfera i noosfera. – M.: Fyris-Press, 2004. – 573 s.
25. Khasanov I.A. Biologicheskoe vremya. – M.: IPK gossluzhby, 1999. – 39 s.
26. Blaumberg I.V., Sadovskiy V.N., Yudin E.G. Sistemnye issledovaniya i obshchaya teoriya sistem // Sistemnye issledovaniya. Ezhegodnik / Red. kol. I.V. Blaumberg, O.Ya. Gel'man [i dr.]. – M.: Nauka, 1969. – S. 7–29.
27. Kanke V.A. Filosofiya nauki: kratkiy entsiklopedicheskoy slovar'. – M.: Oмега-L, 2008. – 328 s.
28. Anokhin P.K. Uzlovye voprosy teorii funktsional'noy sistemy. – M.: Psikhologiya, 1980. – 216 s.
29. Uoddington K. Morfogenez i genetika / Per. S.G. Vasetskogo, pod red. V.L. Ryzhkova. – M.: Mir, 1964. – 259 s.
30. Holliday R. Mechanisms for the control of gene activity during development // Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc. – 1990. – 65. – P. 431–471.
31. Belousov L.V. Morfogenez, morfomekhanika i genom // Vestnik VOGiS. – 2009. – Т. 13. – № 1. – С. 29–35.