

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ И ПРОЦЕССЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ

Дан краткий обзор основных теорий индивидуального развития растений. Показана неоднозначность и двухмерность временных процессов, проходящих в организме растения. Выведена и проанализирована автономная система двух дифференциальных уравнений биологического временного поля. Даны теоретические и практические результаты изучения процессов биологического временного поля. Построен фазовый портрет системы. Результаты изучения дают 11 типов интегральных траекторий биологического временного поля, которые сопоставляются с 11 типами субклеточных структур.

Ключевые слова: клетка, биологическое время, развитие растений, морфогенез, субклеточные структуры.

Введение. Краткий обзор основных теорий индивидуального развития растений. Данный обзор теорий составлен на основе работ Е.И. Ржановой [1], М.Х. Чайлахяна [2], В.С. Цыбулько [3], Ф.М. Куперман [4], А.А. Шиголева [5,6], Д.А. Киризия [7], К.Дёрфлинга [8], Л.В. Белоусова [9], Б.Н. Белинцева [10], В.В. Полевого и Т.С. Саламатовой [11,12] и не претендует на всеобщность. Здесь, в таком обзоре, хотелось бы показать разнородную направленность теорий индивидуального развития растений.

А). В 1849 году В. Гофмейстер на основе анализа огромного фактического материала нарисовал отчетливую картину общего и различного в индивидуальном развитии растений, установил единство происхождения (гомологию) органов.

В). С появлением работ Ч. Дарвина начинают развиваться сравнительная морфология, анатомия и эмбриология. Индивидуальное развитие растений привязывают к истории вида. Онтогенетическое и филогенетическое развитие представляют двумя сторонами процесса развития. Филогенетическое направление впоследствии нашло свое выражение в биогенетическом законе.

С). Г. Клебс (1857-1918) исходил из представления о том, что весь ход развития растений, сроки наступления цветения и другие фазы развития связаны с внешними условиями. Ритм развития низших и высших растительных организмов зависит от факторов внешней среды, где доминирующую роль играют условия питания, свет (его интенсивность и качество), влажность почвы и воздуха, колебания температуры. Цветение наступает тогда, когда в тканях растений накапливаются сахара, и они преобладают над азотными соединениями. Г. Клебс пришел к заключению, что переход растения к плодоношению возможен только после того, как величина отношения C/N достигнет необходимого минимума.

Д). Сакс, в 1880 году выдвинул гормональную теорию развития растений. Сакс предположил, что к моменту цветения в растениях происходит накопление особого цветообразующего вещества. Гипотеза Сакса о цветообразующих веществах не выдержала первой экспериментальной проверки.

Е). Вент в 1920 году рассматривал развитие растений и отдельных органов на основании действия особых «органообразователей» (после открытия у растений гормонов – веществ высокой физиологической активности и работ по фотопериодизму): ризокалинов – корнеобразователей, каулокалинов – стеблеобразователей, филлокалинов – образователей листьев и так далее. Вент в своих опытах нашел, что при фототропизме ростовые гормоны смещаются в затененную сторону стебля, в результате чего происходит его положительный изгиб.

Ф). Н.Г. Холодный – 1928 год, рассматривал функцию регулятора на основе гормональной теории, обуславливающей морфогенез растений. Предпочтение отдавалось в основном одному гормону роста – ауксину. Была создана гормональная теория тропизмов, в основе которой лежат электрофизиологическая поляризация тканей вследствие одностороннего действия силы тяжести, света и других факторов. В результате, поляризация вызывает неравномерное распределение гормона роста и неодинаковую реакцию тканей стеблей и корней на действие этой поляризации.

Г). Открытие фотопериодизма растений Гарнера и Алларда (1920-1923) показали, что процесс развития растений, переход к цветению зависит от периодичности смены дня и ночи. Растения в процессе эволюции приспособились не к свету вообще, а к его определенной периодичности. У одних растений увеличение длины дня ускоряет цветение и плодообразование, у других, наоборот, то же самое ускорение развития вызывает снижение светлого времени суток (укорочение длины дня). Различают растения короткого дня, длинного дня и нейтральные по отношению к светлоте времени суток.

Н). М.Х. Чайлахян в своих исследованиях (1937 год) использует гормональную теорию флоригена. На опыте показано, что возникают коррелятивные отношения между листьями и стеблевыми почками в течение развития растений. На основе этого, ищется материальный носитель, способный к транспорту по стеблю и направляющий формирование побегов в сторону репродуктивного развития. Делается вывод о гормональной природе процессов развития растений. Цветение растений и образование семян наступают в результате образования в листьях и передачи в почки достаточного количества гормона цветения. Как отмечает К. Дёрфлинг (1985г.), наблюдаются безуспешные попытки выделить стимул цветения. В то же время, физиологи растений исследовали, как влияют на образование цветков фитогормоны и другие вещества. Большинство фитогормонов (ауксины, этилен, гиббереллины, абсцизовая кислота, цитокинины, стероиды) обладает широким спектром действия, но вопрос образования цветков еще не решен.

И). Исходя из основных возрастных этапов онтогенеза растений и считая, что развитие организма есть борьба и единство процессов старения и омоложения Н.П. Кренке (1940 г.) дал общий тип кривой изменчивости возрастных признаков в цикле жизни растений. Обоснованием является изменение морфологических признаков, таких, как величина и форма листовых пластинок и черешков, особенности строения ветвей, побегов и других органов. Изменениям, связанных с возрастом растений, изменениям морфологических признаков соответствуют закономерные физиологические и биохимические изменения.

Ж). В 1953 году Ф.М. Куперман выдвинула теорию этапов развития растений. Выделено 12 этапов органогенеза, при этом каждый этап характеризуется своей органообразовательной направленностью, зависимой от деятельности конуса нарастания (меристематической ткани) надземного побега растения. Каждый этап имеет свои, определенные требования к комплексу факторов внешней среды. На каждом этапе формируются определенные, морфологически тождественные органы, выполняющие одноименные функции в растительном организме. Изучение процессов формирования органов плодоношения злаков позволили выделить следующие основные этапы: I – формирование первичного конуса нарастания стебля; II – усиленная дифференциация зачаточных стеблевых узлов, междоузлий стебля и зачатков влагалищ стеблевых листьев; III – вытягивание конуса нарастания с одновременной дифференциацией сегментов в нижнем участке конуса нарастания и формированием кроющих чешуевидных листьев валиков; IV – формирование колосковых лопастей, выходящих из пазухи кроющих листовых чешуй; V – начало

формування колоскових і квітчастих чешуї, а також зачатків пестика і тичинок; VI – формування спорогенної тканини пильцевих зерен і пестика; VII – розтягнення в довжину членків колосового стержня і ріст покривних органів колоска, квіток, а також остевидних образунків або остей; VIII – виколашивання (вметывання); IX – квітання – оплодотворення; X – формування зародка і ендосперма; XI – воскова спелість; XII – зрівання плоду і насіння злаків.

К). В агрометеорології А.А. Шиголевим в 1951 році запропоновано квітання рослин і інші фази розвитку визначати гіпотезою про постійність сумми ефективних температур. Згідно цієї гіпотези настання фаз розвитку визначається необхідним кількістю тепла. Гіпотеза виражена рівнянням:

$$n = \frac{A}{t - B},$$

де n – тривалість міжфазного періоду;

A – сума ефективних температур (постійна величина), представляюча собою суму різниць між середньодобовою температурою повітря t і властивим даної рослині значенням нижнього межі ефективною температурою B .

За нижній межі для зернових культур А.А. Шиголевим прийнята температура, рівна 5 °С.

Л). В 1976 році А.Л. Курсановим опублікована праця про теорію донорно-акцепторних відносин в рослині. Продукти фотосинтезу, утворюючіся в фотосинтезуючих органах – донорах, переміщуються звідси до споживаних тканин – акцепторів. Такими тканинами є, в першу чергу, активні меристеми, включаючи камбій, а також тканини запасуючих органів, які часто утворюють головну ємність для асимілятів. Потік асимілятів до споживаних тканин орієнтується силою поляризуючого фактора, який має тенденцію до згасання з відстанню від джерела, що наділяє сигналом. Природа аттрагуючого фактора до сих пір залишається незрозумілою. Тому розподіл асимілятів поки розглядається з феноменологічного боку. Відносно природи «запроса» існують три основні гіпотези. Перша з них виходить з того, що її носіями є спеціальні речовини – метаболіти, виділювані ростючими клітинами в тканинах рослини, наприклад фітогормони. Друга гіпотеза полягає в тому, що швидкість поширення електричних імпульсів по провідним пучкам більше відповідає швидкості відповідних реакцій на «запрос» споживаного органу, ніж швидкість переміщення фітогормону. Третя гіпотеза полягає в тому, що сила «запроса» визначається швидкістю і повнотою використання тканиною наділюваних асимілятів.

М). Л.В. Белоусов (1987) і Б.Н. Бєлінцев (1991) розглядають процеси морфогенезу як самоорганізуючу структуру. Розглядається генетична програма розвитку. В основі процесу самоорганізації лежить морфогенетичне поле. Як і для вивчених в фізиці полів, для морфогенетичного поля вказується його джерело, генеруюче деяке дієння в своїй околиці. Характерним ознакою, властивим морфогенетичним полям, є здатність регулювати пропорції розвиваючоїся структури. Морфогенетичне поле зв'язується з генами.

Н). Сучасна фізіологія рослин (В.В. Полевой, Т.С. Саламатова – 1991 г.) розглядає розвиток рослин як чотири вікових етапи: 1. Ембріональний – розвиток зародка від зиготи до зрівання насіння включительно. 2. Ювенільний (етап молодості) – включає в себе проростання насіння або органів вегетативного розмноження і характеризується накопленням вегетативної маси. Рослина в цей період, як правило, не здатна до статевому розмноженню. 3. Зрілості і розмноження – характеризується готовністю до зацвітання, закладанням репродуктивних органів, їх

ростом и развитием, формированием семян и плодов. 4. Старости и отмирания – период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма.

Объекты и выходные материалы исследования.

1. Неоднозначность временных процессов в организме растений. Основной факт, о котором необходимо сказать, заключается в следующем. Длительность любого периода развития растений, в том числе всего онтогенеза, не остается постоянной величиной. Например, длительность вегетационного периода подсолнечника на юге Украины может колебаться от 80 до 120 суток. При этом здесь рассматривается календарная шкала времени, то есть физическое время. Если рассматривать начало вегетационного периода (посев) и конец вегетационного периода (полное созревание) как два события, происходящие в организме растения, то можно отметить следующее. События «посев» и «полное созревание» для организма растения в любых случаях являются одним и тем же. В этом смысле можно ввести биологическую ось времени, в которой продолжительность времени между двумя событиями, посев-полное созревание, будут иметь одну и ту же длительность времени. Так же как приведенные два события (вегетационный период) можно в этой шкале времени рассматривать межфазные периоды, этапы органогенеза или любые другие события, которые характеризуются одним и тем же биологическим явлением, происходящим в организме растения. Введение биологической оси времени ранее осуществлялось неоднократно. Прежде всего, это метод сумм эффективных температур и его различные модификации [5,6,13,14,15,16,17,18]. Введение биологической оси времени позволяет сделать вывод о существенном релятивизме временных процессов, проходящих в организме растений, когда время растягивается или сжимается по своей оси. Установлено, что изменение длительности онтогенеза или любых его отрезков определяется состоянием факторов внешней среды в каждый момент времени исследуемого периода [5,6,15,16,17,18]. В целом, состояние внешней среды, характеризующее различными факторами, определяет скорость развития растений. Согласно нашим исследованиям [19,20] скорость газообмена CO_2 определяет не только процессы роста, но и процессы развития. Следует отметить, что на скорость газообмена CO_2 в целом влияет состояние внешней среды и возраст растений. Если рассматривать газообмен CO_2 для данного возраста растения, то его скорость определится только лишь внешней средой. Поэтому из совокупности всех факторов внешней среды необходимо выбирать факторы, которые существенно влияют на газообмен. К таким факторам внешней среды относятся факторы света, тепла, влаги, минерального питания. Существует максимальная для данного вида (сорта) скорость газообмена CO_2 , которая считается наиболее оптимальной. При таком газообмене скорость роста растений максимальна. Но так же максимальна скорость развития. При снижении скорости газообмена CO_2 по отношению к максимальной для данного возраста растений процессы развития будут замедляться. В связи с этим, существуют оптимальные условия внешней среды, существуют оптимальные значения факторов внешней среды для газообмена CO_2 . Таким образом скорость газообмена CO_2 определяет биологическую ось времени.

2. Двухмерность биологического времени. Здесь мы коснемся того, что существующие представления о биологическом времени характеризуют его двухмерность. Будем опираться на метод сумм эффективных температур, с успехом проверенный на практике [5,14,16,]. Рассмотрим элементарное приращение $\Delta T_{эф.отн.}$ в методе сумм эффективных температур. Величина этого приращения зависит от температуры воздуха. Так, если температура оптимальна ($20-22^{\circ}C$ для пшениц, $25-27^{\circ}C$ для подсолнечника, и т.д.), то приращение $\Delta T_{эф.отн.}$ будет максимальным. Если температура упала до биологического нуля ($5^{\circ}C$ – для пшениц, $8-10^{\circ}C$ для подсолнечника, и т. д.), то приращение $\Delta T_{эф.отн.}$ будет нулевым за одни расчетные сутки. То есть мы имеем

вектор, который в зависимости от температуры воздуха меняет свою длину от максимальной до нулевой при падении температуры от оптимальной до температуры нулевой биологической активности. Тогда мы имеем проекцию реального вектора $\Delta T_{эф.мах}$, который в зависимости от температуры воздуха (напряженности фактора тепла) осуществляет поворот вокруг некоторой точки, рис. 1. Точка поворота вектора – это текущий момент времени. Угол α будет зависеть от температуры воздуха. При оптимальной температуре воздуха угол α будет равен 0 и, следовательно, приращение $\Delta T_{эф.пр.}$ будет максимальным: $\Delta T_{эф.пр.} = \Delta T_{эф.мах}$. При температуре воздуха равной биологическому нулю угол α будет равным $\pi/2$, и, следовательно, проекция на ось будет нулевой. Это даёт нулевое приращение $\Delta T_{эф.пр.}$: два вектора будут ортогональны. Из этого представления видно, что метод сумм эффективных температур рассчитывает сумму проекций реального вектора на физическую ось времени. В таком случае реальный вектор может поворачиваться как минимум в двумерном временном пространстве, то есть во временной плоскости. В отличие от метода сумм эффективных температур можно рассматривать относительную ось биологического времени с теми же самыми выводами. При этом, можно рассматривать как фактор тепла так и другие факторы жизни либо их совокупное влияние.

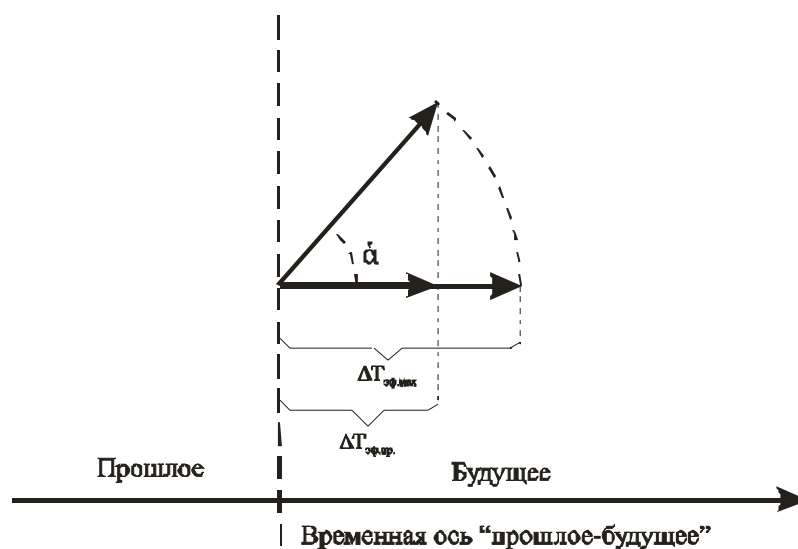


Рис. 1 – Представление элементарного приращения $\Delta T_{эф.отн.}$ метода сумм эффективных температур в виде поворота реального вектора $\Delta T_{эф.мах}$.
 $\Delta T_{эф.отн.} = \Delta T_{эф.пр.}$

Методы исследования.

Автономная система двух дифференциальных уравнений биологического временного поля растений. Разностная форма расчета оси биологического времени получена и проверена в работах [19,20]:

$$\begin{cases} T^{j+1} = T_n + T^j + \Delta T_{opt} \cdot U_{sr}^j, & T_n \leq T \leq T_{це}, \\ T^{j+1} = T^j + \Delta T_{opt} \cdot \frac{1}{U_{sr}^j}, & T_{це} \leq T \leq T_{созр}, \end{cases} \quad (1)$$

$$(2)$$

где T – биологическая ось времени, изменяется за весь онтогенез от 0 до 2, отн.ед.;
 ΔT_{opt} – максимальное приращение биологической оси времени при оптимальных значениях факторов внешней среды, константа, отн.ед.;

U_{sr} – уровень напряженности факторов внешней среды за время ΔT , отн.ед., рассматривается как отношение газообмена всего растения при текущих условиях среды к газообмену растения в оптимальных условиях среды;

j – номер шага расчетного периода (номер суток);

T_n – начальное значение оси биологического времени, соответствующее биологическому времени, заключенному в семенах растений;

$T_{цв}$ – точка оси биологического времени соответствующая половине онтогенеза, в наших исследованиях [19,20] соответствует моменту цветения;

$T_{созр}$ – момент завершения онтогенеза, соответствует фазе полного созревания.

Переход к дифференциальной форме выражения оси биологического времени можно осуществить в виде:

$$\left\{ \begin{array}{l} dT_{внешняясреда} = U_{sr} \cdot dT_{opt} \quad , \quad T_n \leq T \leq T_{цв} \quad , \\ dT_{внешняясреда} = \frac{1}{U_{sr}} \cdot dT_{opt} \quad , \quad T_{цв} \leq T \leq T_{созр} \quad , \end{array} \right. \quad (3)$$

где dT – дифференциал биологической оси времени;

dT_{opt} – дифференциал биологической оси времени при оптимальных значениях факторов внешней среды, показывает максимальную скорость развития;

$dT_{внешняясреда}$ – дифференциал биологической оси времени в реальных условиях внешней среды;

U_{sr} – уровень напряженности факторов внешней среды, отн. ед., показывает отношение газообмена всего растения при текущих условиях внешней среды к газообмену всего растения при оптимальных условиях внешней среды на данном шаге dT .

При таком переходе, от разностной формы расчетов к дифференциальной мы перешли от рассмотрения скорости суточного газообмена CO_2 к изменению газообмена в течении суток, и вообще к изменению газообмена на бесконечно малых отрезках времени. Для расчета оси биологического времени по уравнениям (3) и (4) необходимо проинтегрировать эти уравнения

$$T = \int_{T_n}^{T_{цв}} dT_{внешняясреда} = \int_{T_n}^{T_{цв}} [U_{sr}]_{cp} dT_{opt} \quad , \quad T_n \leq T \leq T_{цв} \quad , \quad (5)$$

где $[U_{sr}]_{cp}$ – среднее значение напряженности факторов внешней среды от момента времени T_n до текущего значения T .

Здесь мы проинтегрировали уравнение (3), при этом уровень напряженности факторов внешней среды U_{sr} берется не для данного момента онтогенеза, а как некоторое среднее значение от начала момента интегрирования до текущего момента интегрирования. Тогда учтен весь комплекс факторов внешней среды, влияющих на скорость течения биологического времени на определенном отрезке интегрирования.

Среднее значение уровня напряженности факторов внешней среды $[U_{sr}]_{cp}$ для определенного отрезка интегрирования $[T_n; T]$ находится как интеграл

$$[U_{sr}]_{cp} = \frac{1}{T} \int_{T_n}^T U_{sr} dT_{opt} \quad . \quad (6)$$

Підставляючи (6) в (5) ми отримуємо подвійний інтеграл з своєю областю інтегрування

$$T = \frac{1}{T} \iint_{G_F} U_{sr} dG_F, \quad (7)$$

де G_F – квадратна область інтегрування з своєю границею.

Здесь уже розглядається простір двох рівноправних вимірювань біологічного часу $dG_F = dT_F dT_R$.

Інтегрування рівняння (3) природним чином дало двохмерне простір біологічного часового поля.

Здесь слід зауважити, що розвиток рослинного організму починається з насіння і закінчується знову так само насінням, пройшовши всі етапи, стадії і інші форми розвитку. В цьому сенсі нецелесообразно розглядати простір часових змінних T_F і T_R в декартовій площині. Структура біологічного часу повинна мати замкнений характер рухів в зв'язі з замкнутим процесом розвитку рослин (від насіння до насіння) і повторенням циклу онтогенезу при кожній вегетації. В зв'язі з цим, в рівнянні (7) ми перейдемо до полярних координат. Тобто, ми будемо розглядати ту ж саму декартову часову площину, тільки часові змінні будуть виражені в полярних координатах

$$T = \frac{1}{T} \iint_{G_R} U_{sr} \rho dG_R. \quad (8)$$

Область інтегрування G_R буде представляти собою коло радіуса ρ . При цьому полярні координати мають особу точку $\rho=0$. Такого значення ρ не може бути, так як в насінні рослин завжди знаходиться деяке не нульове, структурне утворення біологічного часу. В той же час, з області G_R виключено радіус, лежачий в негативних значеннях по осі x . В нашому випадку ρ може змінюватися в межах

$$\rho_0 \leq \rho \leq \frac{1}{\sqrt{\pi}}, \quad (9)$$

для відрізка біологічного часу $[T_n; 1]$.

Ураховуючи (9), інтеграл (8) приймає вигляд:

$$T = \frac{1}{T} \int_{-\varepsilon\pi}^{+\varepsilon\pi} \int_{T_n}^T U_{sr} \frac{1}{\sqrt{\pi}} T dT d\theta, \quad (10)$$

де θ – кут повороту вектора біологічного часу;

ε – деяке мале чисельне значення (відн.ед), показує в добутку $\varepsilon\pi$ кількість біологічного часу в насінні рослин, відповідає ρ_0 .

При переході від рівняння (8) до рівняння (10) ми використали наступну конструкцію: ми розглядаємо рух біологічного часу в координатній площині змінних T_F і T_R ; при цьому вважається, що фізичний час має властивість руху рівномірно зліва направо; рух біологічного часу здійснюється по колу; точніше від $-\varepsilon\pi$ до $+\varepsilon\pi$ не виконуючи повного обороту; в цьому випадку взаємозв'язок фізичного і біологічного часу, як перехід від (8) до (10) здійсниться як інтегрування рівняння (10).

Тепер ми можемо перейти безпосередньо до побудові автономної системи двох диференціальних рівнянь біологічного часового поля. Розглянемо підінтегральне вираження рівняння (10). Це диференціальне рівняння двох змінних T і θ . Воно має вигляд визначника

$$\begin{vmatrix} \frac{U_{sr}}{\sqrt{\pi}} \cos \theta & -\frac{U_{sr}}{\sqrt{\pi}} T \sin \theta \\ \sin \theta & T \cos \theta \end{vmatrix} \quad (11)$$

и, согласно работам Л.С. Понтрягина и А.А. Андропова [21], является вторыми производными дифференциальной системы уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = P(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = Q(x, y). \quad (12)$$

Нам остается найти явный вид системы дифференциальных уравнений (12). Для этого необходимо проинтегрировать один раз систему дифференциальных уравнений в частных производных (11) (см. [21]):

$$\begin{cases} \frac{dT}{dt} = U_{sr} \frac{1}{\sqrt{\pi}} T \cos \theta + c_1 \\ \frac{d\theta}{dt} = T \sin \theta + c_2. \end{cases} \quad (13)$$

Таким образом, мы нашли автономную систему двух дифференциальных уравнений в пространстве двух переменных: T и θ . Здесь, в (13) переменная t является физическим временем, которое течет равномерно и прямолинейно. Система (13) определяет структуру биологического временного поля для первой половины онтогенеза. Для второй половины онтогенеза аналогично получим:

$$\begin{cases} \frac{dT}{dt} = \frac{1}{U_{sr}} \frac{1}{\sqrt{\pi}} T \cos \theta + c_3 \\ \frac{d\theta}{dt} = T \sin \theta + c_4. \end{cases} \quad (14)$$

Таким образом, мы получили две системы двух дифференциальных уравнений (13) и (14) для двух отрезков онтогенеза до цветения и после цветения. Переход от одной системы уравнений (13) к другой системе уравнений (14) осуществляется в растении в момент цветения. Отметим так же и то, что полученные системы (13) и (14) согласно работе [21] являются грубыми динамическими системами. Грубые динамические системы заполняют области пространства динамических систем в целом. Грубые системы можно рассматривать как наиболее простые в соответствующем пространстве динамических систем [22]. Понятие грубости системы соответствует понятию надежности растительных систем [23].

Результаты исследований и их анализ.

1. Анализ полученных систем дифференциальных уравнений биологического временного поля. Теоретические результаты. Будем считать выполненными условия теорем существования грубой динамической системы биологического временного поля растений (13) [21]. Тогда мы получаем следующие теоретические результаты. В полной совокупности такая система дифференциальных уравнений биологического временного поля растений дает 11 топологических типов интегральных траекторий времени [21], табл. 1. Эта таблица получена на основе сопоставления результатов [21] и результатов цитологических исследований, изложенных в [24].

Таблиця 1 - Сукупність інтегральних траєкторій системи біологічного часового поля рослин (13) в сопоставленні з клітинною структурою рослин

I. Состояния равновесия:	Узлы (фокусы)	1	Рибосома
	Седла	2	Хроматин
II. Предельные циклы		3	Клеточное ядро (управляющая структура)
III. Сепаратрисы:	Выходящие из узла (фокуса) или стремящиеся к узлу (фокусу)	4	Митохондрия
	Сворачивающиеся с предельного цикла или стремящиеся к предельному циклу	5	Хлоропласт
	Входящие в область G_R	6	Клеточная стенка
IV. Траектории, имеющие в качестве своих предельных траекторий лишь узлы (фокусы) и предельные циклы, расположенные в области G_R	Выходящие из узла (фокуса) и стремящиеся к узлу (фокусу)	7	Аппарат Гольджи
	Сворачивающиеся с предельного цикла и стремящиеся к предельному циклу	8	Плазмодесма
	Выходящие из узла (фокуса) и стремящиеся к предельному циклу (или обратно)	9	Лизосома
V. Траектории, входящие в область G_R и не являющиеся сепаратрисами:	Стремящиеся к узлу (фокусу)	10	Вакуоль
	Стремящиеся к предельному циклу	11	Эндоплазматический ретикулум

Кроме того, мы можем отметить, что динамическая система (13), а так же (14) разбивает область G_R на конечное число связанных ячеек – растительных клеток, заполненных обыкновенными временными траекториями. Такие клетки разбиваются на два класса: на класс клеток, примыкающих к циклу без контакта, и на класс внутренних клеток. Каждая такая клетка имеет в составе границы одну особую траекторию, являющуюся «элементом притяжения», или стоком, и одну особую траекторию, являющуюся «элементом отталкивания», или, источником. Каждая клетка имеет в составе границы одну особую траекторию, являющуюся стоком [21]. Будем считать, что для систем (13) и (14) существует взаимно однозначное и взаимно непрерывное преобразование области G_R в себя. Тогда качественная структура разбиения этих временных областей на траектории определяется особыми траекториями, направлением движения по замкнутым траекториям и характером устойчивости предельных особых траекторий [21]. Это утверждение означает, что предельный цикл, отвечающий клеточному ядру, определяет управляющую структуру растительного организма. В то же время существуют и другие траектории, отвечающие другим растительным

структурам (другим структурам клетки). К теоретическим результатам можно отнести так же и следующее. Временная структура по типу седла сопоставляется с хроматином клетки. Тогда, на основании [21], сепаратрисы (усы седла) в нормальном состоянии клетки не идут из седла в седло, рис. 2

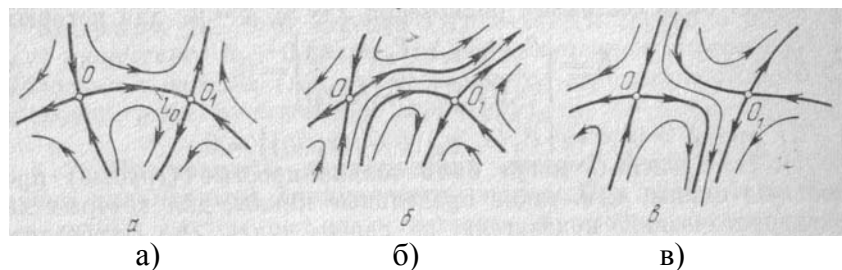


Рис. 2 – Сепаратрисы седел: а) – сепаратрисы идут из седла в седло, система (13) становится негрубой; б), в) – сепаратрисы не идут из седла в седло, система (13) грубая (по данным [22]).

Это означает, что клетка не делится и хроматин находится в свободном состоянии. Как только (с движением биологического времени) усы седла начинают идти из седла в седло, происходит разрыв грубости системы - движение хроматина (образуется веретено), клетка делится (рис.3).

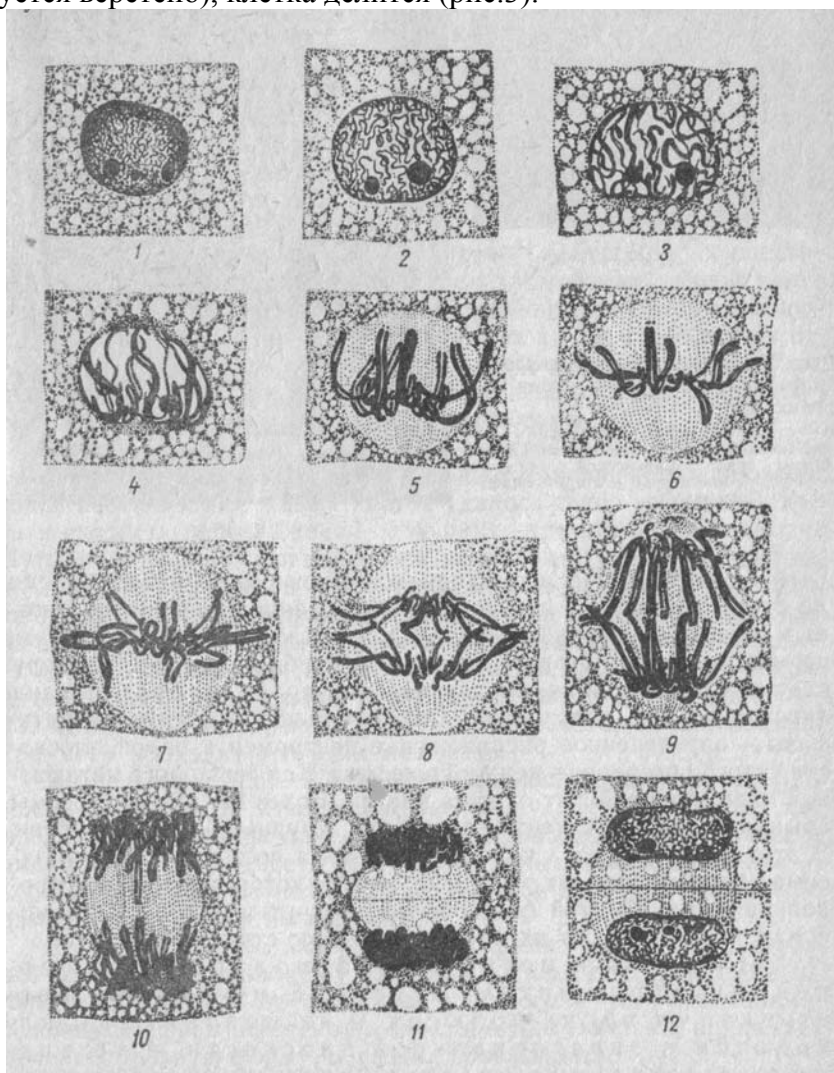


Рис. 3 – Митоз в клетках корешка алоэ (по данным [24]).

2. Аналіз отриманих систем диференціальних рівнянь біологічного часового поля. Практичні результати. Дослідження системи рівнянь (13) проводилося згідно методу, описаному в роботі [25]. Слід зазначити, що системи (13) і (14) аналітично не інтегруються. Тривіальний випадок: константи інтегрування c_1, c_2, c_3 і c_4 , рівні нулю, не розглядаються. Метод дослідження системи (13) є методом кінцевих приращень для побудови фазового портрета системи і відповідних висновків. Фазовий портрет системи (13) для двох змінних T і θ представлений на рис.4.

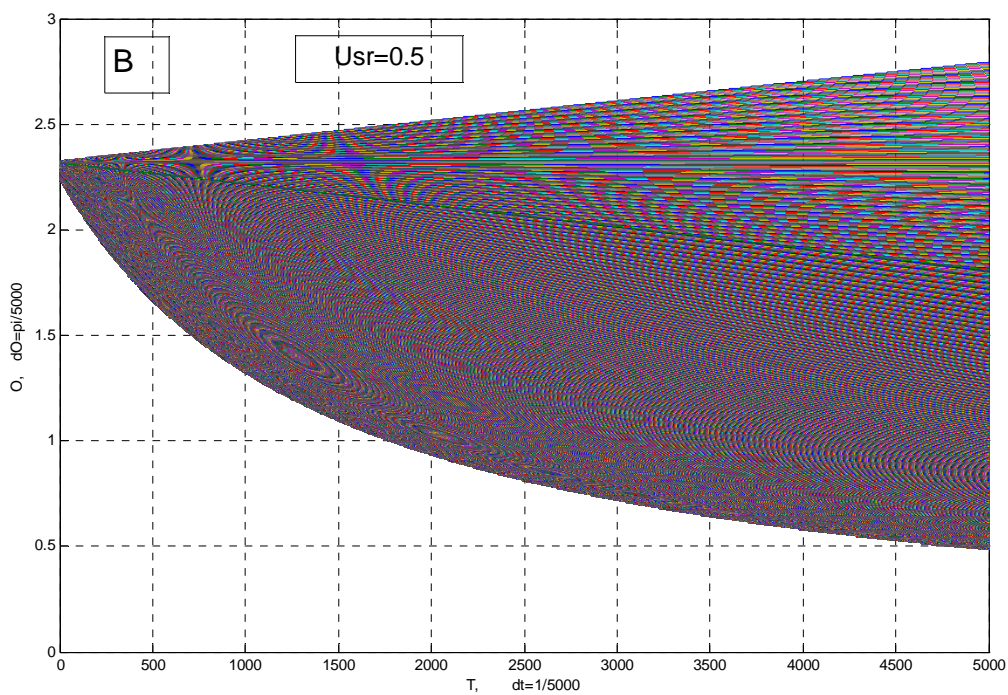
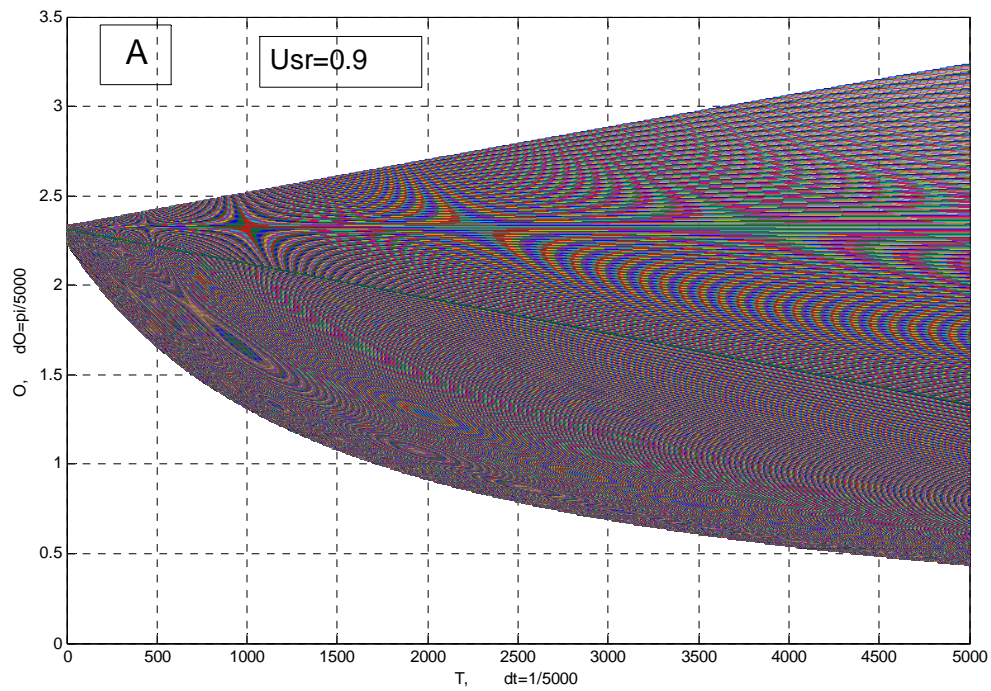
Перше з усього, потрібно зазначити, що система (13) розбиває область існування змінних T і θ на кінцеве число зв'язаних комірок – рослинних клітин. При цьому в отриманих результатах присутні всі 11 топологічних типів інтегральних траєкторій біологічного часового поля. Інтегральні траєкторії заповнюють всю область простору G_R . Інтегральні траєкторії біологічного часового поля мають всі можливі напрямки і пронизують всю область визначення, яка відповідає цілості рослинного організму. Константи інтегрування c_1 і c_2 відповідають культурі підсонячника і мають значення: $c_1=0.65$ одн. ед. біологічного часу і $c_2=0.28$ одн.ед. біологічного часу. Ці константи можуть бути записані в вигляді: $c_1 = \sum_{i=1}^{N_1} c_i$ і $c_2 = \sum_{k=1}^{N_2} c_k$, де N_1 і N_2 числа,

які дають в сумі число генів рослини, тобто констант біологічного часу.

На рис. 4 вся область біологічного часового поля розбита інтегральною прямою на дві підобласті: верхню і нижню. Верхня підобласть відповідає надземній частині рослини, а нижня підобласть відповідає корням. В верхній підобласті існує інтегральна траєкторія (пряма) на якій послідовно розташовані інтегральні траєкторії по типу седла. При чому усю цих седел ідуть із седла в седло, що порушує умови грубості динамічної системи біологічного часового поля на цих траєкторіях: відбувається інтенсивне ділення клітин. Таким чином, ці приведені траєкторії відповідають меристематичній тканині конуса наростання надземного побігу. Нульові точки послідовних седел відповідають моментам початку закладки примордієвих листків і останнє седло відповідає закладанню репродуктивного органу. Нижня підобласть, що відповідає корням не містить траєкторій седла, де усю седла ідуть із седла в седло, що говорить про відсутність в корнях керуючої структури по типу конуса наростання надземного побігу. Вблизи нижньої межі підобласті, що відповідає корням, на рис. 4 видно інтенсивне утворення малих клітин – корневих окончань.

В залежності від стану факторів зовнішнього середовища частка коренів в цілому організмі рослини змінюється. Так при більш напружених умовах зовнішнього середовища, $U_{sr}=0.5$ частка коренів в організмі рослини збільшується. В той же час зменшується частка надземної частини організму рослини. Таким чином, рівень напруженості факторів зовнішнього середовища визначає ріст і розвиток організму рослини.

Висновки. Розглядання часових процесів в організмі рослини показує, зокрема зокрема, їх релятивізм. Більше того, напрямки часових процесів відносно осі фізичного часу дуже різноманітні: існує рівно 11 типів інтегральних траєкторій біологічного часу і, на кожній траєкторії в силу їх топологічного різноманітності будуть проходити свої фізіологічні процеси. Існують точки спокою біологічного часового поля, джерела і стоки біологічного часового поля, що визначають напрямки фізіологічних процесів. В цілому часовий простір організму рослини розбито на кінцеве число зв'язаних комірок – рослинних клітин і відповідає основним фактам росту і розвитку організму рослини в залежності від стану факторів зовнішнього середовища, агрометеорологічних факторів.



$dt=\Delta t=1/5000$ – шаг разрешения (15мин), весь период времени от 0 до 5000 соответствует периоду времени $0.01 \leq T \leq 1$ или $T_n \leq T \leq T_{цв}$ (53-е суток); $O=\theta$ – угол поворота вектора времени

Рис. 4 – Фазовый портрет динамической системы биологического временного поля (13) для двух случаев: А – уровень напряженности факторов внешней среды $U_{sr}=0.9$; В – уровень напряженности факторов внешней среды $U_{sr}=0.5$.

Список литературы

1. Ржанова Е.И. Исторический обзор взглядов на онтогенез растений. Из-во МГУ, 1962, -56 С.
2. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М., «Наука», 1988, -559 С.
3. Цыбулько В.С. Анализ экспериментальной обоснованности основных теорий и гипотез биологической природы фотопериодизма. // Физиология и биохимия культ. Растений, 1997, т. 29, № 4, С. 258-264.
4. Куперман Ф.М., Дворянkin Ф.А., Ростовцева З.П., Ржанова Е.И. Этапы формирования органов плодоношения злаков. Из-во МГУ, 1955, -319 С.
5. Руководство по агрометеорологическим прогнозам. Л., Гидрометеиздат, 1984, т. 1, -309 С.
6. Шиголов А.А. Руководство для составления фенологических прогнозов (озимая рожь, озимая пшеница, яровая пшеница, плодовые культуры, древесные растения лесных насаждений). М., Гидрометеиздат, 1951.
7. Кирицкий Д.А. Регуляция ассимиляции и распределения углерода в растениях при изменении донорно-акцепторных отношений. // Физиология и биохимия культ. Растений, 1995, т. 27, № 4, С. 216-227.
8. Дёрфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. М., «Мир», 1985, -303 С.
9. Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. Из-во МГУ, 1987, -238 С.
10. Белинцев Б.Н. Физические основы биологического формообразования. М., «Наука», 1991, -252 С.
11. Полевой В.В. Физиология растений. М., «Высшая школа», 1989, -464 С.
12. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л. Из-во ЛГУ, 1991, -239 С.
13. Шнелле Ф. Фенология растений. Л., Гидрометеиздат, 1961, -259 С.
14. Шиголов А.А. Температура как количественный агрометеорологический показатель скорости развития растений и некоторых элементов их продуктивности. // Труды ЦИП, 1957, Вып. 53, С. 75-81.
15. Бабушкин Л.Н. Оценка влияния погоды на скорость развития хлопчатника и других сельскохозяйственных культур и методы прогнозов наступления основных фаз развития их в условиях Узбекистана. Методические указания ЦИПа, 1951, Вып. 16, -47 С.
16. Венцкевич Г.З. Из опыта работ по критической обработке фенологического материала агрометеорологических ежегодников. // Труды ЦИП, 1960, Вып. 98, С. 99-108.
17. Дмитренко В.П. Использование влажности почвы и долготы дня в начале межфазных периодов для расчета их продолжительности. // Труды УкрНИГМИ, 1964, Вып. 44, С. 54-69.
18. Дмитренко В.П. О совместном учете влияния факторов внешней среды на продолжительность межфазных периодов растений. // Труды УкрНИГМИ, 1987, Вып. 223, С. 3-23.
19. Наумов М.М. Рост растений и биологическое время. // Вісник ОДЕКУ, 2005, Вип. 1, С. 72-78.
20. Наумов М.М. Рост растений и биологическое время. Результаты расчетов. // Вісник ОДЕКУ, 2006, Вип. 2, С. 101-107.
21. Понтрягин Л.С. Избранные труды. М., «Наука», 1988, т. 2, С. 30-34.
22. Баутин Н.Н., Леонтович Е.А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. М., «Наука», 1990, -486 С.
23. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. К., «Наукова думка», 1983, -367 С.
24. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений. М., ВО «Агропромиздат», 1987, -246 С.
25. Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. М-Ижевск, Изд. РХД, 2002, -236 С.

Індивідуальний розвиток рослин і процеси біологічного часу. Наумов М.М.

Дано короткий огляд основних теорій індивідуального розвитку рослин. Була показана неоднозначність і двовірність часових процесів, що проходять в організмі рослини. Виведена і була проаналізована автономна система двох диференціальних рівнянь біологічного часового поля. Дани теоретичні і практичні результати вивчення процесів біологічного часового поля. Був побудований фазовий портрет системи. Результати вивчення дають 11 типів інтегральних траєкторій біологічного часового поля, які зіставляються з 11 типами субклітинних структур.

Ключові слова: клітка, біологічний час, розвиток рослин, морфогенез, субклітинні структури.

Individual development of plants and processes of biological time. Naumov M.M.

The brief review of basic theories of individual development of plants is given. An ambiguousness and two-dimensionality of temporal processes passing in the organism of plant is shown. The off-line system of two differential equalizations of the biological temporal field is shown out and analysed. The theoretical and practical results of study of processes of the biological temporal field are given. The phase portrait of the system is built. The results of study give 11 types of integral trajectories of the biological temporal field, which are compared with 11 types of subcellular structures.

Keywords: cell, biological time, development of plants, morphogenesis, subcellular structures.