

Г. Г. ГАБРИЕЛЯН

САМОРЕГУЛИРОВАНИЕ РОСТА КОРНЕЙ В РАННЕМ
ПЕРИОДЕ РАЗВИТИЯ КУКУРУЗЫ

Растение представляет организованную клеточную систему, целостность которой определяется строго установленными взаимоотношениями между структурными элементами клеток, тканей и частей организма. Тотипотентность и плюропотентность растительных клеток [1] свидетельствует о том, что как деление, так и дифференцировка каждой клетки «диктуется и регулируется остальными клетками организма».

Основным механизмом, обеспечивающим образование регуляторной системы организма, считается [2] способность каждой клетки воспринимать информацию из остальных клеток организма, перерабатывать ее в сигналы, направляющие работу метаболических систем и давать сигналы о состоянии своего обмена в обратном направлении. Таким образом, на основе прямых и обратных связей строятся все межклеточные, межтканевые взаимоотношения и в усложненном виде обеспечивается гомеостаз на организменном уровне. Однако устойчивая интеграция обменных процессов на организменном уровне растений, видимо, сохраняется не очень продолжительное время и периодически возникает необходимость в ликвидации неуравновешенного (в метаболическом отношении) состояния организма [3]. Этот пробел разрешается путем саморегулирования образованием полноценно функционирующих молодых метамеров, в результате чего вновь восстанавливается гомеостаз организма. Такое релаксационное колебание внутреннего состояния организма можно считать основным источником возникновения эндогенной ритмичности ростовых процессов (в течение суток или вегетации) и, вероятно, является пусковым механизмом генетической информации растений, охватывающим онтогенез в целом.

В настоящее время увеличивается число фактов, подтверждающих, что основной принцип регуляции метаболизма на генном уровне, по схеме Жакоба и Моно [4, 5], является универсальным [6, 7] и специфично суммируется и усложняется на более высоком структурном уровне. В настоящее время регулирующие системы организма изучаются в двух основных аспектах: с одной стороны, делаются попытки моделировать авторегуляторные механизмы в различных структурных уровнях, с другой — экспериментальным путем выявляются реально протекающие процессы. Однако построение модели регуляторных механизмов, хотя бы для отдельных подсистем организма, в настоящее время считается [8] не осуществимым, в основном из-за отсутствия достаточной информации. Настоящей работой мы пытались несколько восполнить этот пробел.

При исследовании принципов регуляции ростовых процессов растений, в первую очередь, возникает вопрос — в каком потенциальном диапазоне деления клеток осуществляется ее контроль на организменном уровне. При этом можно допустить три возможных варианта: в первом

случае (рис. 1А) потенциальная способность к делению отдельных клеток отсутствует и, следовательно, первым актом регуляции является стимулирование ростовых процессов извне. При этом после стимуляции можно допустить два возможных пути восстановления исходного состояния клеток: либо через систему, устраняющую стимулирующий сигнал, либо подавлением непосредственно через блокирование ростовых процессов. Весьма возможно существование такого принципа регуляции ростовых процессов, в частности, на начальном этапе восстановления частей растительного организма при регенерации, за счет дифференцированных клеток. Вместе с тем многие факты свидетельствуют о том, что регуляция ростовых процессов в норме осуществляется иным путем. Отправным пунктом при обсуждении данного вопроса может служить известное положение о том, что одним из основных свойств живого (клетки) является способность к самовоспроизведению (делению), хотя и эволюция клетки шла не только в направлении сохранения этой способности, но и возникновения регуляторной системы, ограничивающей ее (у многоклеточных). Наличие подавляющих рост механизмов в многоклеточных системах хорошо иллюстрируется судьбой отдельных, даже дифференцированных, клеток или тканей, перенесенных в культуру.

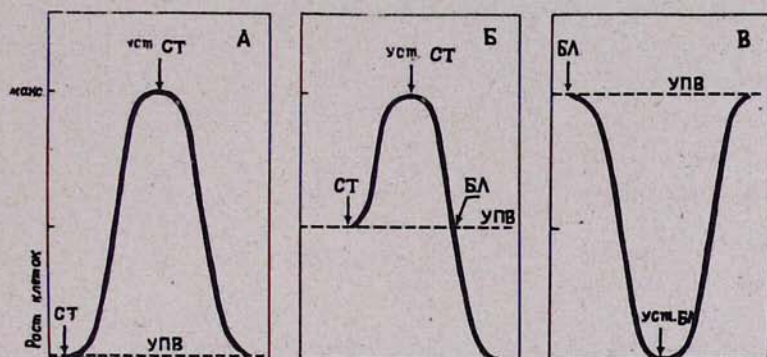


Рис. 1. Возможные варианты регуляции ростовых процессов растений.

СТ—стимулирующий сигнал; БЛ—блокирующий сигнал, уст.: СТ—устранение стимулирующего сигнала, УПВ (пунктирная линия)—уровень потенциальной способности клеток к делению (объяснение смотрите в тексте).

Таким образом, с большой уверенностью можно считать, что нормальной тенденцией для живой клетки является стремление к самовоспроизведению. В этой связи можно привести образную формулировку Д. Мезия [9]: «Грубо говоря, «стимул» фактически представляет не более чем выданное клетке «разрешение» делать то, что она бы делала, если бы прежде всего ее оставили в покое».

Вышесказанное позволяет допустить, что система регуляции ростовых процессов высших растений построена в основном на потенциальной способности меристематических клеток к делению, связанной с деятельностью внутриклеточного гуморального аппарата (рис. 1Б и В). Вместе с тем нельзя полностью отрицать и возможность существования регуляторной системы на организменном уровне с истинной стимуляцией. В сущности понятие «стимуляция или же блокирование ростовых процессов» в зависимости от уровня потенциальной возможности клеток приобретает два совершенно различных значения. Если потенциальная способность к делению изолированных клеток или частей имеет

нулевое (рис. 1А) или же среднее значение (рис. 1Б), то более быстрый рост клеток в системе организма может служить отражением процесса, связанного с истинной стимуляцией. Если же темп роста изолированных частей (при обеспечении нормального трофического режима) выражен большей величиной, чем в системе организма (рис. 1В), то «стимуляция» в этом случае должна быть связана с другим механизмом—через физиологическое устранение блокирующего фактора. При этом можно допустить различные пути устранения блокирующего эффекта: их можно искать в аллостерическом эффекте изменения активности ферментов, участвующих в обмене ингибиторов, в процессе комплексообразования с ингибитором и изменения активной его конформации, в эффекте конкурентной деятельности, альтернативных в физиологическом отношении компонентов, в изменении свойств клеточных мембран и др.

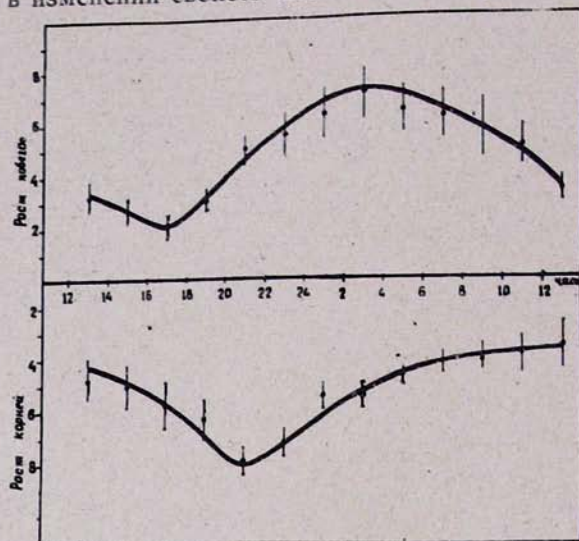


Рис. 2. Гетерохронность суточной ритмики линейного роста корней и побегов филодендрона (*Philodendron*).

Гетерохронность роста полярно расположенных частей легко обнаружить у филодендрона, воздушные корни которого позволяют произвести измерение с помощью ауксонографа (с высокой чувствительностью), не нарушая нормального состояния растения. Кривые отражают среднее значение из 27 определений. Измерения производились у двух растений в течение года. Минимальный рост для побегов наблюдается в 16³⁰ ч., а корней—в 21³⁰ ч. (с 6-часовой разницей). Такое несовпадение кривых суточного роста корней и побегов установлено также у проростков кукурузы и пшеницы (визуальный метод).

Как известно, генетическая информация фенотипа высших растений инициируется клетками, двух меристематических очагов. При этом клетки меристематических зон конуса нарастания корней и побегов, вероятно, являются как бы первой мишенью регулирующих рост сигналов, которые в конечном итоге обеспечивают биополярный рост организма. В каждом конкретном условиях внешней среды устанавливается оптимальная мощность полярно расположенных органов и соответственно регулируется аллометрическое значение отношения корень/побег, что, вероятно, является как бы одним из проявлений приспособительных свойств растительного организма.

При этом можно допустить, что источник регулирующих сигналов для двух полярно расположенных частей растений является единым в морфологическом отношении и реализуется синхронно в двух направлениях. Однако обнаруженная нами гетерохронность суточного роста (часы минимального и максимального роста не совпадают) корней и побегов (рис. 2 и 3) свидетельствует о том, что осциллирующая система ритмичности роста побегов и корней разобщена во времени и, вероятно, в пространственном отношении, как бы являясь одной из межсистемных связей целостности.

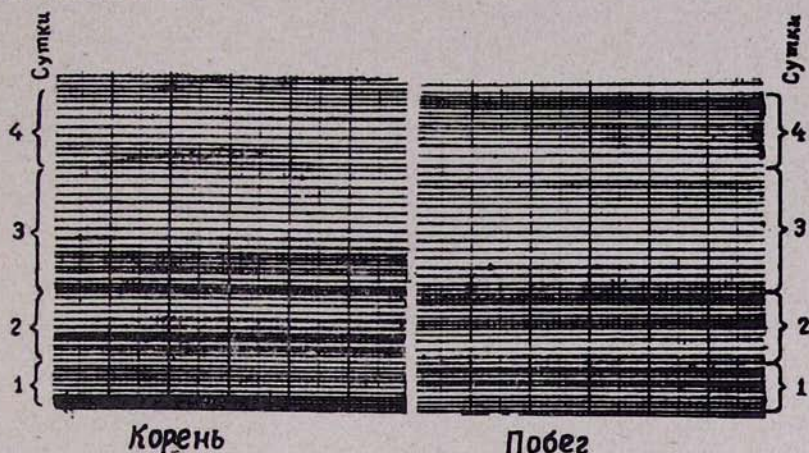


Рис. 3. Ауксонограммы.

Регистрация роста побега и корней филодендрона произведена параллельно. Видно, что в обеих ауксонограммах часы максимального и минимального роста не совпадают.

В настоящее время взаимоотношение корень $\rightleftharpoons$ побег считается [10] весьма многогранным и при изучении регуляторной системы на данном уровне оно часто вуалируется трофическими (производитель $\rightarrow$ потребитель) и ауксотрофными взаимоотношениями. Такое разделение корреляции, конечно, является в некоторой степени искусственным, ибо первичным сигналом для включения определенного регуляторного механизма растений может служить и трофический фактор. Кроме этого, метаболизм трофических и регуляторных компонентов (in toto) в общей интеграции обменных процессов является не разграниченным. Вместе с тем на трофическом фоне регулирующие рост взаимоотношение между указанными частями растений обычно проявляется как хорошо выраженный дискретный процесс, который делает его более доступным для изучения.

Методика опытов

Ориентировочные опыты с проростками некоторых представителей однодольных (кукуруза, пшеница) и двудольных (подсолнечник, конские бобы) растений показали, что особенности участия отдельных частей растений в общей системе регуляции проявляются не во всех случаях и их можно уловить лишь в определенных количественных диапазонах морфо-физиологических показателей, каковыми являются мощность (длина или же объем) побегов или корней, величина растущей их зоны

(величина суточного роста) и др. Однако диапазон указанных параметров в пределах одновозрастных проростков обычно бывает недостаточным для эксперимента, и возникает необходимость искусственного его увеличения. Опыты показали, что этот диапазон можно расширить различными способами: прежде всего надо подобрать семена с более выраженной асинхронностью суточного роста корней и надземной части. В качестве объекта исследования после проверки некоторых сортов и гибридных семян кукурузы были подобраны гибридные семена сорта ВИР-156.

Регуляторное взаимодействие корень $\rightleftharpoons$ побег и их оптимальное адлэтропическое значение в значительной мере определяется также условиями минерального питания. Предварительные опыты в этом аспекте показали, что при выращивании растений в дистиллированной воде взаиморегулирующее отношение на уровне полярно расположенных частей растений проявляется более наглядно. Поэтому и дальнейшие опыты по проращиванию семян и выращиванию проростков после хирургического вмешательства проводились в больших стеклянных кюветках на фильтровальной бумаге, погруженной в дистиллированную воду.

Серия хирургических опытов проведена по следующей схеме (табл. 1): первая часть опытов относится к вопросу регулирования линейного роста корней (схема 1), а вторая часть — к росту побегов (схема II)¹. В каждом случае взаимоотношение корень $\rightleftharpoons$ побег изучалось в условиях «нормального» питания путем сохранения эндосперма (опыт 1) и голодного обмена — удалением эндосперма (опыт 2). Это

Таблица 1

Условия опытов

Для количественной оценки значения отдельных частей проростков в регуляции величины суточного роста корней и побегов использованы данные I и II измерения. Удаление соответствующих частей проростков произведено в конце четвертых суток, после измерения длины корней и побегов.

Изучение регулирования суточного роста корней (схема I)

Опыт		20°С		30°С			20°С		
		С у т к и							
		1	2	3 измер. дли- ны корней и побегов	4 измер. длины кор- ней и побегов	5 измер. дли- ны корней	6 измер. дли- ны корней	7 измер. дли- ны корней	
1	Контроль	—	—	—	—	—	—	—	
	Опыт	—	—	—	Удаление побегов	Проростки без по- бегов			
2	Контроль	—	—	—	Удаление эндосп.	Проростки без эн- досп.			
	Опыт	—	—	—	Удаление побегов и эндосп.	Корни без эндосп. и побегов			

¹ Для целостности обсуждения вопроса о регуляции полярного роста растений автор приводит полную схему опытов, несмотря на то что результаты второй части опытов в настоящей статье не обсуждаются.

Изучение регулирования суточного роста побегов (схема II)

Опыт		20°C		30°C		20°C		
		Су т к и						
		1	2	3	4	5	6	7
				измер. длины корней и по- бегов	измер. длины корней и по- бегов	измер. длины побегов	измер. длины побегов	измер. длины побегов
1	Контроль	—	—	—	—	—	—	—
	Опыт.	—	—	—	Удаление корней	Проростки без кор- ней		
2	Контроль	—	—	—	Удаление эндосп.	Побеги без эндос- перма		
	Опыт.	—	—	—	Удаление корней и эндосп.	Побеги без эндос- перма и корней		

диктовалось тем обстоятельством, что в условиях нормального питания, как выше упоминалось, взаимоотношение между двумя полярно расположенными частями растений становится менее заметным. Кроме этого, учитывалась также возможность регулирования ростовых процессов через систему эндосперм → побег или эндосперм → корень в период прорастания семян.

Во всех опытах использованы трехдневные проростки кукурузы, выращенные в условиях контролируемой температуры ($20 \pm 0,5^\circ\text{C}$). После двухдневного прорастания семян производилось измерение длины побегов и корней, затем проростки помещались в течение суток в камеру с температурой $30 \pm 0,5^\circ\text{C}$. Повышение температуры на 10° дало возможность вести изучение ростовой зоны побегов или корней в более широком диапазоне. После второго измерения производилось удаление частей проростков соответственно вариантам схемы. Контрольные и опытные проростки (после хирургического вмешательства) вновь помещали в камеру с температурой $20 \pm 0,5^\circ\text{C}$. Далее в течение трех дней в определенные часы (12—14) производили третье, четвертое и пятое измерения. В результате этого трехдневный суточный рост корней (по схеме I) и побегов (по схеме II) изучался в связи с длиной указанных частей (данные второго измерения) и с величиной их ростовых зон (разница между вторым и первым измерениями).

Регуляторное взаимоотношение между различными параметрами (длина побегов, длина корней, длина растущей их зоны, величина суточного роста) отражено в кривых.

Предварительные опыты и подсчеты показали, что указанную корреляцию можно уловить в том случае, если среднее квадратичное отклонение для каждой точки составляет не более 10%. Для обеспечения такой точности число измерений побегов должно быть не менее 50-ти, а для корней—70-ти.

При проверке наличия корреляции между величиной суточного роста и различными морфогенетическими показателями, некоторые из них оказались индифферентными. Поэтому для детального обсуждения по-

добраны лишь результаты тех опытов, которые вскрывают указанную корреляцию.

Результаты опытов и их обсуждение

При изучении общего принципа регуляции ростовых процессов на организменном уровне и регуляторного взаимоотношения корень-побег на первый план выступает вопрос о наличии автономного эффекта в пределах корней или побегов и его связи с количественными показателями. При этом можно допустить, что если существует автономный эффект, влияющий на величину суточного роста корней или побегов, то вряд ли его можно обнаружить в нормальных условиях прорастания семян (у контрольных растений). Ниже приводятся кривые суточного роста корней неповрежденных проростков в зависимости от его длины (рис. 4, кривые с вертикальными линиями). Нетрудно заметить, что в течение первых суток прирост корней положительно коррелирует с их длиной (в диапазоне 15—110 мм). Далее, в течение вторых и третьих суток опыта диапазон положительной корреляции между указанными параметрами значительно суживается, составляя всего 15—60 мм. Вместе с тем, в течение третьих суток опыта (когда длина корней почти удваивается в сравнении с первоначальной длиной) суточный прирост корней у проростков с более длинными корнями (60—110 мм) значительно сокращается. Таким образом, в росте регулирующей системы неповрежденных (интактных) корней, по всей вероятности, определенное место занимает эффект ингибирования, связанный с высоким значением морфо-физиологических параметров корней.

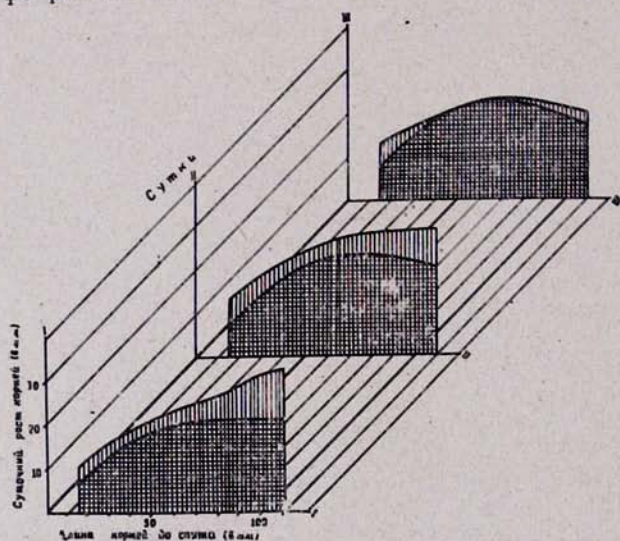


Рис. 4. Корреляция между длиной и суточным ростом корней этиолированных проростков кукурузы в условиях нормального питания (в присутствии эндосперма).

Кривые с вертикальными линиями показывают рост корней контрольных проростков, а с горизонтальными линиями — рост проростков после удаления побегов. В некоторых случаях (в основном в сравнительно низких значениях длины корней) наблюдается положительная корреляция между ростом и длиной корней. Видимо, стимулирующий эффект в этом случае осуществляется (по схеме Б, рис. 1) по принципу

«плюс—минус взаимодействия» $A \overset{+}{\underset{-}{\rightleftharpoons}} B$ или $A \overset{-}{\underset{+}{\rightleftharpoons}} B$ Завадского (11).

Автономный корневой эффект сравнительно лучше выявляется при удалении побегов (рис. 4, кривые с горизонтальными линиями). В этом случае положительная корреляция между общей длиной и суточным приростом корней, даже в течение первых суток опыта, не охватывает весь подопытный диапазон длины корней (как у контрольных проростков), а ограничивается в пределах 15—60 мм. Кроме того, при удалении побегов угнетающий эффект наблюдается на день раньше по сравнению с контрольными проростками.

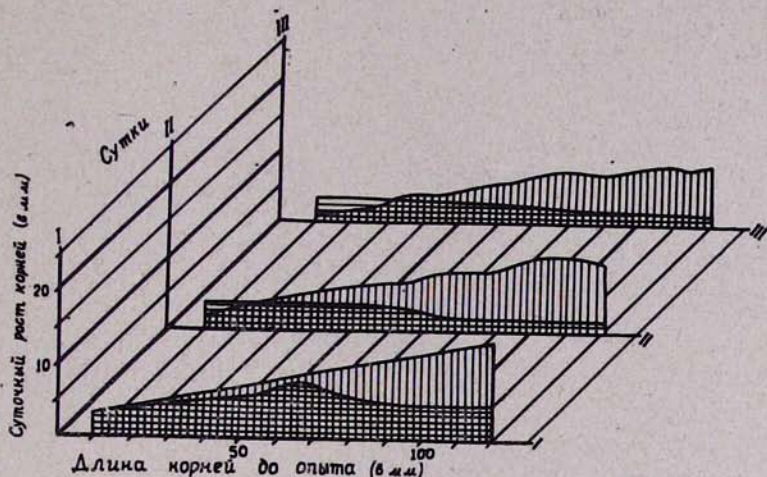


Рис. 5. Корреляция между длиной и суточным ростом корней проростков кукурузы в условиях голодного обмена (после удаления эндосперма).

Кривые с вертикальными линиями показывают суточный рост корней контрольных проростков, а с горизонтальными линиями—рост опытных проростков. Кривые контрольных растений в течение опыта становятся волнообразными, что, вероятно, связано с влиянием на рост нами не учтенных параметров.

Интересно отметить, что в условиях нормального трофического режима апогей между двумя кривыми (контрольными и опытными) в основном совпадает и лишь незначительно расходится в терминальных его частях. Постепенное сглаживание разницы роста корней контрольных и опытных проростков, вероятно, можно связать с отсутствием аутоτροφного питания, которое, видимо, не может полностью компенсироваться отправными метаболитами эндосперма.

Корреляция между общей длиной и приростом корней яснее выражается в условиях голодного обмена—в случае удаления эндосперма (рис. 5). В этом опыте у контрольных проростков положительная корреляция между общей длиной и приростом корней сохраняется на протяжении всего опыта и охватывает весь подопытный диапазон длины корней. Вместе с тем у изолированных корней такой характер корреляции (который охватывает всего 15—60 мм) исчерпывается в течение первых двух суток опыта. В условиях недостаточного питания автономный эффект ингибирования роста корней в первую очередь можно было бы связать с деятельностью его растущей зоны. Для обсуждения данного явления приведены следующие кривые.

Как видим, в течение трехдневного наблюдения зависимость между величиной суточного роста корней и их растущей зоны не наблюдается.

В этом отношении исключение составляют изолированные корни в условиях голодного обмена, суточный рост которых находится в линейной зависимости от величины их растущей зоны. В этом случае, видимо, доминирует влияние другого (не учтенного в кривых 4) показателя (по всей вероятности, специализированный участок корней), в результате чего вышеуказанная зависимость приобретает волнообразный характер. Кроме того, в высоких значениях растущей зоны корней угнетения ростовых процессов (как это имело место на рис. 4 и 5) не наблюдается. Такая картина проявляется у контрольных и опытных корней, как в условиях нормального питания (рис. 6), так и при удалении эндосперма (рис. 7).

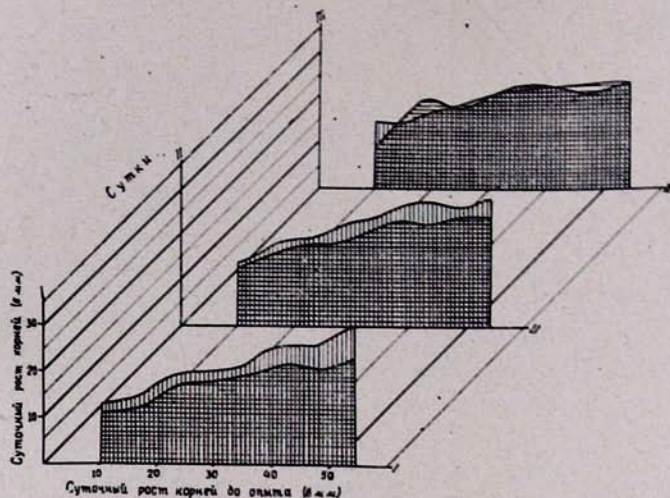


Рис. 6. Корреляция между суточным ростом корней и величиной их растущей зоны в условиях нормального питания (в присутствии эндосперма).

Кривые с вертикальными линиями показывают суточный рост корней контрольных проростков, а с горизонтальными линиями — рост опытных проростков. Показателем величины растущих зон служит величина суточного роста корней до опыта. Разница в кривых, относящихся к контрольным и опытным корням, сравнительно не велика и постепенно она сглаживается в последующие сутки. В течение опыта сглаживается также нечетко выраженная линейная зависимость между указанными параметрами.

Вышесказанное позволяет допустить, что эффект ингибирования ростовых процессов корней связан с деятельностью их участков со специализированными клетками. Подтверждением возможности такого допущения является тот факт, что ингибирование в условиях тканевых культур экспоненциально возрастает по мере дифференцировки клеток (1), в том случае как у быстрорастущих клеток (по типу опухолевого роста) оно почти не проявляется.

Таким образом, весьма вероятно, что автономный эффект ингибирования ростовых процессов корней является одним из элементов регуляторной системы на организменном уровне кукурузы и, видимо, это явление носит довольно универсальный характер: так, например, опыты с одноклеточными показали, что физиологическая активность и скорость деления клеток парamecium в клеточных взвешах меняется в зависимости от их густоты [12, 13, 14, 15]. Некоторые авторы [15] полагают, что эти результаты являются надежным доказательством сущест-

ования авторегуляторного механизма клеток, согласующего уровень цитофизиологической активности с концентрацией клеток во взвесах.

Многие примеры автономного ингибирования можно найти и на уровне клеточной колонии [16], а также на уровне отдельных органов и тканей высших растений в изолированной культуре, в условиях которой клетки постепенно утрачивают способность к размножению и возникает необходимость в периодическом пассировании после частичной агрегации [1, 17].

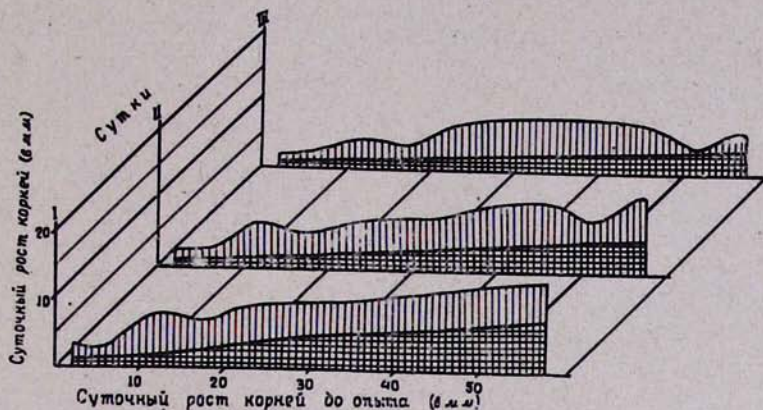


Рис. 7. Корреляция между суточным ростом корней и величиной их растущей зоны в условиях голодного обмена (после удаления эндосперма).

Кривые с вертикальными линиями показывают суточный рост корней контрольных проростков, а с горизонтальными линиями—рост опытных проростков. Показателем величины растущей зоны служит величина суточного роста корней до опыта. Волнообразный характер кривых контрольных корней сглаживается при удалении побега. Как видно, разница между кривыми контрольных и опытных проростков выражена в большой степени.

Если ингибирование роста корней осуществляется в высоких значениях их общей длины и носит автономный и «необратимый» характер (в пределах данного органа), то в следующем акте регуляции, как снимающем указанный эффект, следовало бы ожидать влияния из-за предела корней. Возможно, что эффект ингибирования одновременно служит сигналом для возникновения регуляторного взаимоотношения на более высоком уровне организации корень—побег. В таком допущении следовало бы ожидать существования стимулирующего диапазона длины побегов [PI] для каждого значения общей длины корней [KI]. Первый приближенный ответ на этот вопрос можно получить построением гривой Гаусса (для каждого значения [KI]) распределения числа проростков с аргументом [PI] (табл. 2 и рис. 8).

Как видим, проростки, имеющие равнозначную корневую систему, практически могут иметь побеги различного размера, несмотря на то, что для каждого значения [KI] существует оптимальный диапазон [PI], в пределах которого наблюдается максимальное число распределения [Pmax] проростков.

Как известно, аллометрический коэффициент органов и частей растений является одним из показателей как морфологических особенностей, так и особенностей их взаимоотношений. Между тем, при исследовании растений на различном структурном уровне наблюдается некоторая

флюктуация в значении $\frac{[K_1]}{[P_1]} = K$, лимитированном в различных пределах (вероятно, предел отклонения связан со степенью организованности отдельных подсистем организма). В этой связи большой интерес представляет вопрос о соотношении корень/побег.

Таблица 2

Числовое распределение четырехдневных проростков кукурузы в зависимости от длины корней и побегов.
Общее количество проростков 1500 шт. Цифры в квадратах с жирными линиями — координаты $[P_1]$ и $[K_1]$ максимального распределения.

Длина побегов $[P_1] \pm 2$ мм	Длина корней $[K_1] \pm 5$ мм и значение $K = \frac{[K_1]}{[P_1]}$															
	35	k	45	k	55	k	65	k	75	k	85	k	95	k	105	k
8	6	4,37	4	5,60	3	6,88										
13	25	2,70	23	3,46	12	4,23	3	5,00								
18	24	1,95	47	2,50	39	3,06	26	3,62	7	4,17	1	4,73				
23	20	1,52	45	1,95	87	2,39	54	2,83	15	3,26	4	3,70	1	4,14		
28	10	1,25	14	1,61	87	1,95	63	2,32	36	2,68	8	3,04	2	3,40	1	3,75
33	1	1,06	26	1,36	45	1,67	49	1,71	53	1,97	37	2,23	4	2,89	4	2,75
38	3	0,92	9	1,18	21	1,45	22	1,51	35	1,74	34	1,98	9	2,50	6	2,45
43			8	1,04	14	1,28	14	1,36	26	1,56	30	1,77	16	1,98	6	2,18
48			3	0,94	7	1,15	14	1,24	23	1,41	20	1,61	26	1,79	15	1,98
53					3	1,05	6	1,12	3	1,30	9	1,46	16	1,64	12	1,81
58							4	1,12	3	1,30	9	1,46	16	1,64		
63							3	1,03	6	1,20	8	1,35	7	1,50	9	1,67
68									1	1,10	5	1,25	3	1,40	7	1,54
73											1	1,16	6	1,30	1	1,44
78													1	1,22	3	1,34
83													1	1,14	1	1,27

Интересно, что аллометрическое значение корень/побег в ходе развития растений не остается постоянным, и оно в значительной мере определяется режимом питания и других факторов [10, 18]. Поэтому не случайно, что взаимоотношение корень/побег через K в литературе характеризуется в очень приближенных значениях его (>1).

Различие в значениях K можно наблюдать среди проростков гибридных форм кукурузы (табл. 2) даже в контролируемых условиях прорастания и в пределах одинакового значения $[K_1]$.

Из табл. 2 видно, что максимальное число распределения проростков для каждого значения длины корней занимает не одну, а две, в основном соседние клетки $K_{\max}$ и $K_{\max}^*$, т. е. охватывает почти 5-миллиметровый участок длины побегов. Характер изменения этого участка, связанный с длиной корней и побегов, иллюстрируется в изоболограмме (рис. 8). Этот графический метод впервые разработан [19] для исследования антагонизма лекарственных веществ. Некоторыми исследователями метод изоболограммы внедрен в изучение других систем, в частности для идентификации механизмов торможения активности ферментов при ингибировании его [20] и т. д.

Как показывает изоболограмма, значение $K_{\max}^*$ находится в линейной зависимости от длины корней и побегов и является постоянной величиной, т. е. $K_{\max}^* \approx 2 \approx \text{const}$. Кроме этого

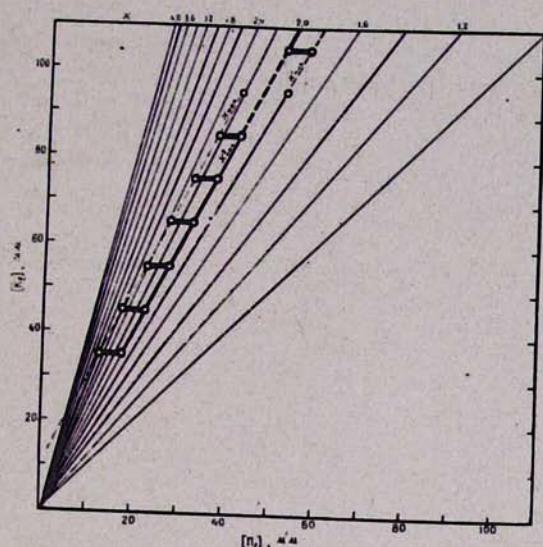


Рис. 8. Изоболограмма распределения 5-миллиметрового участка $[\Pi]$ вершины кривых, приведенная на рис. 9 по соотношению $\frac{[K]}{[\Pi]} = k$.

Жирные линии параллельно к оси абсцисс ограниченные кружочками показывают 5-миллиметровые участки длины побегов, соответствующие максимальному числу распределения проростков. Наблюдается однозначная линейная зависимость $K_{\max}$ от $[\Pi]$

$$\boxed{[\Pi]_{\max} = 0,5[K]} \quad 1.0, \quad \text{а} \quad K'_{\max} = \frac{[K]}{[\Pi]_{\max} - 5} \neq \text{const.}$$

$$\frac{[K]}{[\Pi]_{\max}} = \frac{[K]}{[\Pi]_{\max} - 5}$$

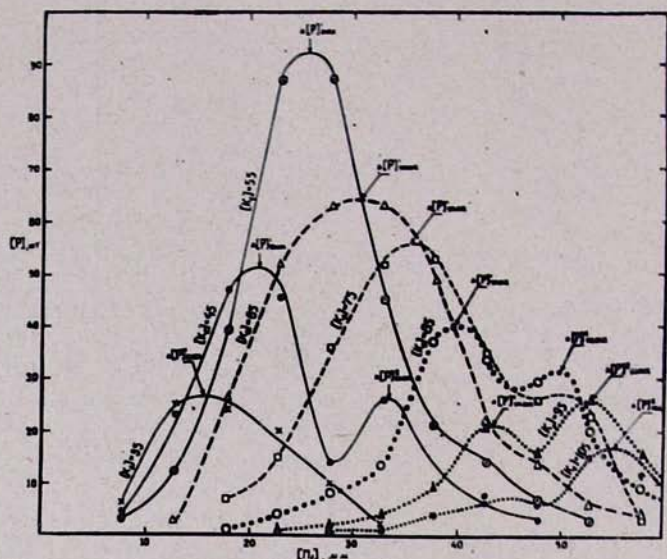
после некоторого видоизменения, а за-

$\frac{[K]}{[\Pi]_{\max}} = \frac{[K]}{0,5[K] - 5}$ тем упрощения можно установить отрезок $[\Pi]$ максимального распределения проростков для каждого значения длины корней.

$$\boxed{[\Pi]_{\max} = 0,5[K] - 5} \quad 1.1$$

Вместе с этим линейная зависимость k от указанных переменных является дискретной. Видимо, физиологическая норма проростков определяется не только отношением корень/побег, но и их абсолютной величиной, являясь как бы отражением физиологического состояния организма. Вероятно, после определенного значения $[K]$ (в данном случае 85 мм) растение переходит в физиологическом отношении в неравновешенное состояние, которое проявляется в том, что линия $K_{\max}$ прерывается, а $K'_{\max}$ приобретает более низкое значение. При этом в состоянии $[K] = 95$ мм наблюдается два ярко выраженных максимума, которые как бы отражают переход от одного стационарного состояния в другое. Конечно, максимальное распределение проростков в двух участках $[\Pi]$ проявляется не сразу (рис. 9) и наблюдается во всех значениях $[K]$. Только у проростков, имеющих небольшие корни, в результате наличия второго участка максимального распределения про-

ростков $[P]_{\max}$ односторонне искажается нормальная форма кривой распределения проростков. С увеличением длины корней $[P]_{\max}$ становится более заметным и основное число проростков постепенно концентрируется в более высоких значениях $[П]$. При этом первый пик $[P]_{\max}$ постепенно сглаживается и в конечном итоге ($[K] = 105$ мм) второй пик $[P]_{\max}$ становится преобладающим как одно из проявлений нового стационарного состояния.



$$\Delta[P]_{\max}' = \operatorname{tg} A ([Kl]_1 - 28) \text{ или же } \Delta[P]_{\max}' \% = \frac{\operatorname{tg} A ([Kl] - 28)}{\Sigma[P] \cdot 10^{-2}} \quad 2.0,$$

а в пределах $55 < [Kl] < 108$ соответственно

$$\Delta[P]_{\max}' = \operatorname{tg} C (108 - [Kl]_2) \text{ или же } \Delta[P]_{\max}' \% = \frac{\operatorname{tg} C (108 - [Kl]_2)}{\Sigma[P] \cdot 10^{-2}} \quad 2.1$$

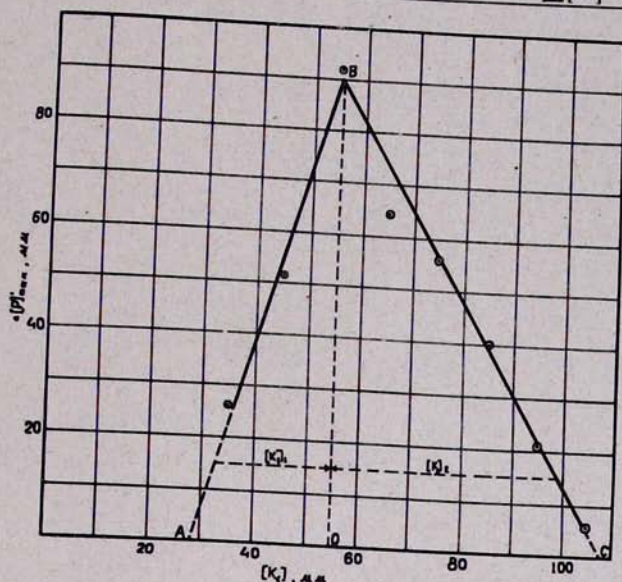


Рис. 10. Графическое изображение функциональной зависимости числа максимального распределения проростков $\Delta[P]_{\max}'$ и длины корней $[Kl]$.

В данном масштабе, где общая сумма проростков $\Sigma[P] = 1500$ шт, $\angle A = 73^\circ 17'$, а $\angle C = 60^\circ 30'$

$$\Delta[P]_{\max}' \% = \frac{3,33([Kl] - 28)}{15}, \text{ при } 28 < [Kl] < 55;$$

$$\Delta[P]_{\max}' \% = \frac{1,767(108 - [Kl]_2)}{15}, \text{ при } 55 < [Kl] < 108.$$

Таким образом, для каждого значения $[Kl]$ существует определенный оптимальный предел длины побегов, выше которого число распределения проростков снижается, и это, по-видимому, косвенно указывает на то, что функция побегов в системе регуляции ростовых процессов не ограничивается эффектом, снижающим автономное ингибирование корней (как вначале можно было думать).

Прямой ответ на этот вопрос можно получить путем определения функции суточного роста корней и длины побегов для каждого значения $[Kl]$ контрольных проростков. В этом плане суточный рост корней определяется в течение трех дней. Однако в работе иллюстрируются лишь данные второго определения, так как после указанного срока в результате появления новых параметров полярных частей проростков вышеуказанная зависимость несколько искажается. Для получения достоверных координат опытный диапазон $[Pl]$ в каждой приведенной кривой представлен значительно короче, чем в эксперименте.

Как видно, для всех приведенных кривых (рис. 11, А, Б, В, Г; рис. 12 А, Б и В) характерно в основном два участка абсцисс: стимулирующий $[PI]_s$ и ингибирующий $[PI]_i$. Кроме этого, в более низких значениях $[PI]$ функциональной зависимости между ростом корней и дли-

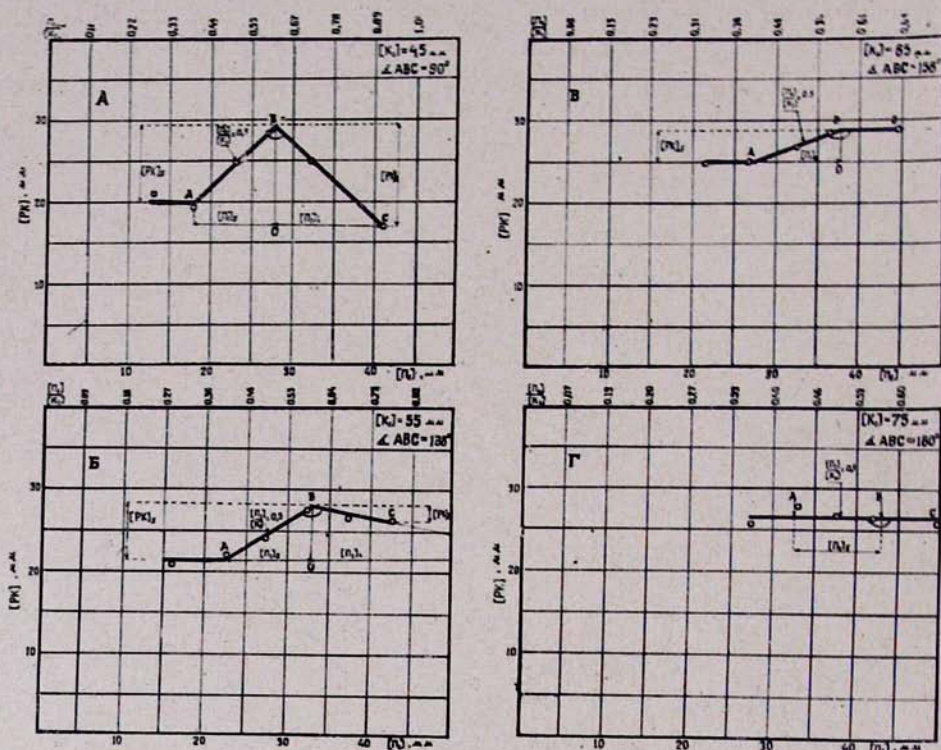


Рис. 11. Функциональная зависимость между длиной побегов $[PI]$ и суточным ростом корней $[PK]$ в различных значениях длины корней (в пределах $45 < [KI] < 75$).

Как видно, во всех приведенных кривых $[PI]_s = [PI]_O - [PI]_A = 10$ мм, а ордината $\frac{[PI]_D}{[KI]} = 0,5$ соответствует $[PI]_A + \frac{[PI]_s}{2}$.

ной побегов не наблюдается. Поэтому указанный участок кривых (в пределах $45 < [KI] < 75$) выражается линией, параллельной оси абсцисс. Уровень суточного роста корней в низких значениях $[PI]$ положительно изменяется и находится в сильной зависимости от значения $[KI]$. Видимо, этот факт несколько закрепляет выдвинутую в настоящей работе гипотезу о том, что по мере увеличения корней развиваются и постепенно доминируют автономные факторы, определяющие два альтернативных эффекта—стимулирующий и угнетающий (по схеме Б, рис. 1). При этом в результате деятельности надземных частей растений эффект стимуляции проявляется лишь после устранения угнетающего фактора.

Влияние надземных частей проростков на рост корней в пределах ЕА (рис. 11А) выражено в виде плато и не имеет количественного отпобег — корень не ограничивается длиной побегов отношение тора. Увеличение суточного роста корней [РК] в отрезке [П]s свиде-

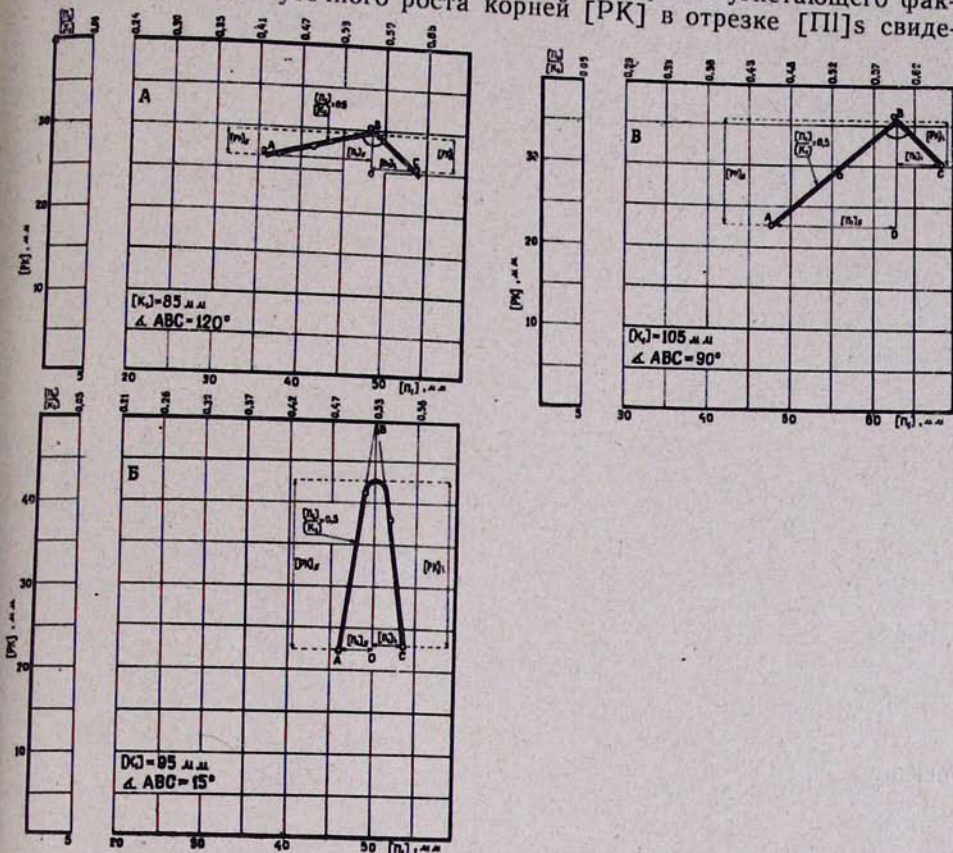


Рис. 12. Функциональная зависимость между длиной побегов [П] и суточным ростом корней [РК] в различных значениях длины корней (в пределах $85 < [K] < 105$).

Как видно, в сравнительно высоких значениях корней [П]s $\neq 10$ мм, а соответствующие ордината $\frac{[П]D}{[К]} = 0,5$ с $\frac{[П]A}{2} + \frac{[П]s}{2}$ нарушается.

тествствует о том, что в процессе регуляции имеет место и явление, связанное с истинной стимуляцией, уровень которой определяется крутизной линии АБ. По мере удлинения корней постепенно уменьшается $\angle A$ и в результате, когда длина корней достигает 75 мм, график функции [РК] и [П] выражается сплошной линией, параллельной оси абсцисс. Возможно, это связано с тем, что уровень «стимуляции» и уровень истинной стимуляции для двух соседних участков [П] становятся однозначными.

Хотя и с увеличением размеров корней значение [П]А и [П]О не остается постоянным (рис. 11), стимулирующий участок длины побегов (в пределах $[K] \leq 85$) не изменяется.

$$[П]s = [П]О - [П]А = \text{const} \approx 10 \text{ мм}$$

$$\boxed{[\Pi]D = [\Pi]O - 5 \text{ мм}} \quad 3.0 \text{ и } \boxed{[\Pi]D = [\Pi]A + 5 \text{ мм}} \quad 3.1$$

При этом каждое увеличение длины корней на 10 мм приводит к смещению $[\Pi]s$ на +5 мм. В результате этого отношение $\frac{[\Pi]D}{[K]i}$ в начальный период роста корней кукурузы остается константной величиной. В различных значениях $[K]i < 85$

$$\frac{[\Pi]D}{[K]i} = \text{const} \approx 0,5 \quad \boxed{[\Pi]D = 0,5[K]i} \quad 4.0.$$

После внесения значения $[\Pi]D$ через $[K]i$ (уравн. 3.0 и 3.1) можно определить $[\Pi]A$ и $[\Pi]O$ как пределы стимулирующего участка длины побегов (для каждого значения длины корней в вышеуказанных его пределах).

$$\boxed{[\Pi]O = 0,5[K]i + 5} \quad 3.2 \text{ и } \boxed{[\Pi]A = 0,5[K]i - 5} \quad 3.3$$

Таким образом, максимальное распределение числа проростков для каждого значения длины корней охватывает отрезок длины побегов, в пределах которого осуществляется рост стимулирующего эффекта (см. уравн. 1.0, 1.1 и 3.2, 3.3).

В последующих графиках (рис. 12) при $[K]i \geq 85$, вновь восстанавливается $\angle A$. В указанных пределах длины корней проростки в основном находятся в физиологическом отношении в двух отличающихся участках $[\Pi]i$ — рост, стимулирующий $[\Pi]s$ и ингибирующий $[\Pi]i$.

Если суточный рост корней в координатах «В» в предыдущих графиках изменяется в зависимости от его длины незначительно, то в более высоких значениях $[K]i$ (рис. 12Б) в результате резкого увеличения $\angle A$ высота $[PK]s$ приобретает максимальное значение. В этом случае нарушается прежнее значение $[\Pi]s$ и функциональная зависимость $[\Pi]O$ и $[\Pi]A$ от $[K]i$.

Очевидно, как стимулирующий, так и ингибирующий участки кривых являются отражением двух альтернативных звеньев роста регулирующей системы и включение каждой из них контролируется морфофизиологическим состоянием побегов при отклонении его от «физиологической нормы». Отрицательный эффект, связанный с длиной побегов в отрезке $[\Pi]i$ (рис. 11), определяется крутизной ВС. Однако этот эффект постепенно ослабевает по мере увеличения корней и почти исчезает в пределах $65 < [K]i < 75$ (рис. 11, В, Г), выше которого он вновь восстанавливается. По всей вероятности, отрицательное воздействие побегов в их более высоких значениях $[\Pi]O > 0,5 [K]i + 5$ является концентрационным эффектом стимулирующего фактора.

По мере прорастания семян кукурузы чувствительность корней по отношению к побегам не остается однозначной: это проявляется в отрезке абсциссы $[\Pi]s$, отражающей стимулирующий эффект, а в отрезке $[\Pi]i$ — эффект ингибации. При этом соответственно меняется величина $\angle B$, которая в конечном итоге отражает отношение $[\Pi] \rightarrow [K]i$ в двух активных участках длины побегов, и степень чувствительности корней по отношению к побегу. Следовательно, $\angle B$ одновременно может служить показателем различного проявления целостности систем корень — побег и состояния физиологического равновесия проростков.

В известных пределах длины корней постепенно уменьшается их чувствительность к регуляторной деятельности побегов, затем эта чувствительность в сравнительно высоких значениях $[KI]$ (который охватывается «первый» период регуляции (рис. 13). При этом можно заметить, что угол, отражающий чувствительность корней по отношению к

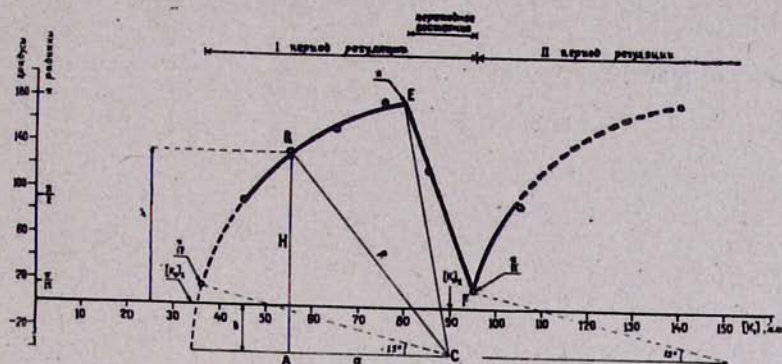


Рис. 13. Чувствительность различного размера корней в отношении регуляторной деятельности побегов.

Жирными пунктирами показана гипотетическая линия. Видимо, для каждого периода регуляции величина $[KI]$ и $[KI]_2$ является постоянной. Для первого «периода» регуляции $[KI]_1 \approx 34 \text{ мм} = \text{const}$, $[KI]_2 \approx 90 \text{ мм} = \text{const}$, $R = K([KI]_2 - [KI]_1) = 112 \text{ мм}$ (где K является масштабным коэффициентом), $a = K([KI]_2 - [KI]) = 180 - 2[KI]$. Чувствительность корней выражается $\frac{1}{h}$.

побегам, выраженный через h , находится в функциональной зависимости от длины корней

$$h = f([KI]) \quad 5.0$$

Если в $\triangle ABC$ $R^2 = a^2 + H^2$ или

$$H^2 = R^2 - a^2 \quad 5.1,$$

кроме этого, $R = K([KI]_2 - [KI]_1)$ (K является коэффициентом масштаба).

$$a = K([KI]_2 - [KI]); \quad a h = H - \delta.$$

$$h = K(\sqrt{R^2 - (2(90 - [KI]))^2} - \delta) \quad 5.2$$

В процессе роста, когда переменная $[KI]$ стремится в 80 мм, значение h приближается к верхней границе (180°):

$$\lim_{[KI] \rightarrow 80} h = 180 \quad 5.3 \quad \text{или же} \quad \lim_{[KI] \rightarrow 80} 2(\sqrt{112^2 - (180 - 2[KI])^2} - 20) = 180.$$

При этом $\angle ABC$ (рис. 11) удобно выразить в радианах, а так как

$\overline{AC} = \frac{\pi}{180}$, то соответственно $h = \frac{K\pi}{180} (1 - R^2 - (2(90 - [KI]))^2 - \delta)$, а чувствительность корней $\frac{1}{h}$. После достижения $[KI] = 80$, значение h резко падает и соответственно этому увеличивается чувствительность корней (линия EF, рис. 13).

В этом случае $E = h_{\max} = \frac{1}{\pi}$, а нижняя точка вышеуказанной линии является как бы началом нового «периода» регуляции. Таким образом, восстанавливается исходная чувствительность корней $\frac{12}{\pi}$ и функциональная зависимость между указанными параметрами с несколько различающимся отношением побег → корень от прежнего. При этом весьма вероятно, что $h = F([KI])$.

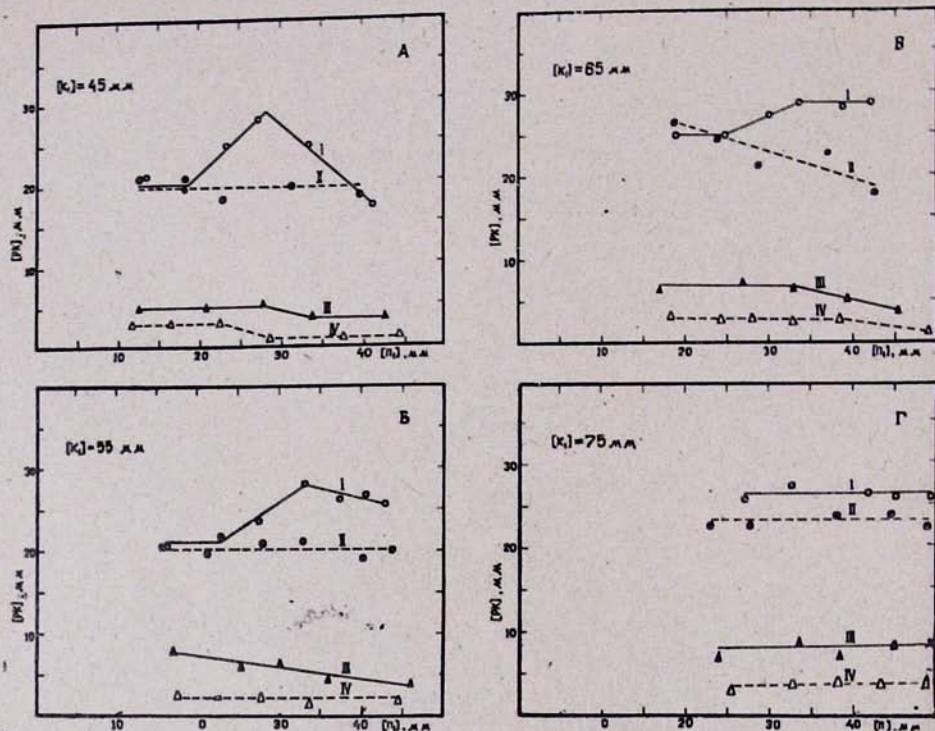


Рис. 14. Функциональная зависимость между длиной побегов и суточным ростом $[PK]$ питательных и изолированных корней (в пределах $45 < [KI] < 75$).

I—рост корней контрольных проростков, II—рост корней после удаления побега, III—рост корней после удаления эндосперма, IV—рост изолированных корней (после удаления эндосперма и побега). Учет суточного роста проведен через сутки после удаления частей проростков по вариантам опыта.

Таким образом, в процессе диахронного увеличения полярных частей проростков кукурузы происходит периодическая смена одного физиологического состояния состояния другим. При этом для каждого внутреннего состояния целостного организма характерны определенные морфо-генетические параметры и величины отношения побег → корень.

В качестве регулирующих сигналов, поступающих из надземных частей растений, можно допустить различные внутренние изменения. Один из возможных механизмов данного процесса может быть связан с полярным перемещением определенных продуктов метаболизма побегов со специфичной физиологической активностью в отношении корней. При этом можно ожидать либо прямое действие ФАВ (в физиологическом отношении активных веществ) на меристематические клетки корней, либо действие через индукционный механизм дифференцированных клеток с иницированием синтеза ФАВ специфичной для меристематических клеток корней. Если ФАВ поступающие из побега не затрагивают индукционный механизм корней, то удаление побегов должно сказаться на их росте.

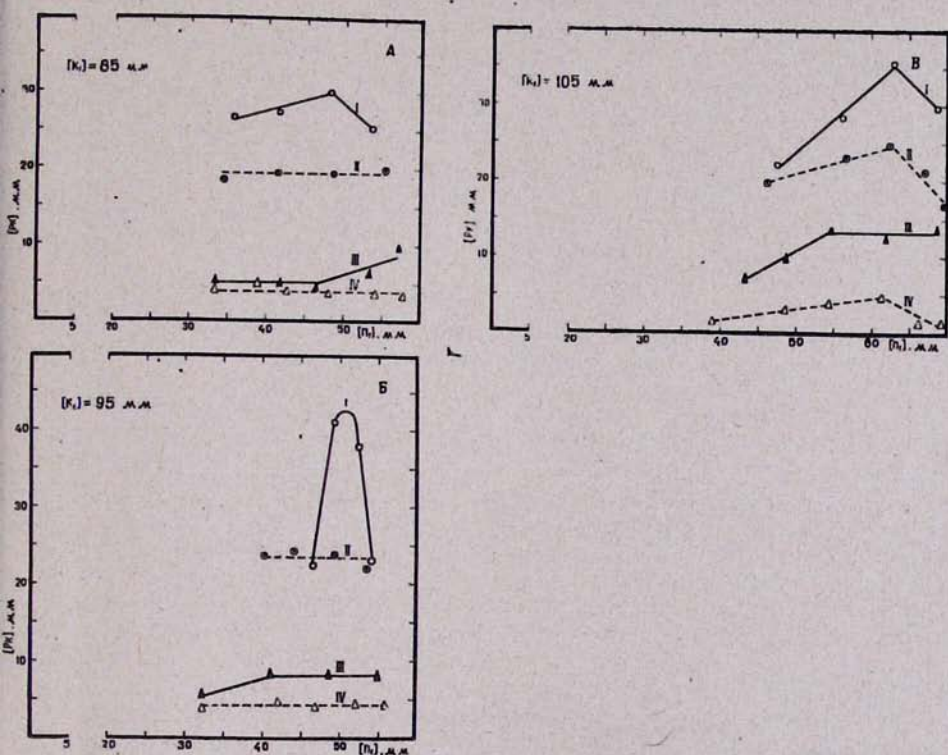


Рис. 15. Функциональная зависимость между длиной побегов и суточным ростом $[PK]$ интактных и изолированных корней в различных значениях длины корней (в пределах $85 < [K_1] < 105$ мм).

I—рост корней контрольных проростков. II—рост корней после удаления побега. III—рост корней после удаления эндосперма. IV—рост изолированных корней (после удаления эндосперма и побега). Учет суточного роста корней проведен через сутки после удаления частей проростков по вариантам опыта.

Результаты хирургических опытов показали, что стимулирующее действие побегов снимается после удаления их лишь в определенных значениях длины корней ($45 < [Kl] < 95$ мм), даже при сохранении нормального трофического режима (рис. 14 А, В, Г и рис. 15 А, Б). В результате в указанных пределах $[Kl]$ функция суточного роста корней от $[Pi]$ (в течение вторых суток после удаления надземных частей проростков) составляет сплошную линию, параллельную оси абсцисс.

В условиях же недостаточного питания суточный рост корней значительно сокращается. При этом в определенных пределах длины корней ($45 < [Kl] < 65$ мм) стимулирующий эффект побегов исчезает как при удалении надземных частей проростков, так и при сохранении их. Интересно, что вместе с этим в более высоких значениях $[Pi]$ даже как бы имитируется ингибирующий эффект побегов. Это дает основание полагать, что регуляторное взаимоотношение побег-корень не ограничивается концентрационным эффектом ФАВ и при изучении интимного механизма роста регулирующих систем кукурузы можно подсказать существование различных сигналов как в диапазоне $[Pi]_s$, так и в диапазоне $[Pi]_i$ (рис. 11, А).

В более высоких значениях длины корней ($[Kl] < 105$ мм) активный в физиологическом отношении диапазон $[Pi]$ сохраняется даже после удаления надземных частей проростков кукурузы. Этот интересный процесс можно наблюдать как в условиях нормального питания, так и в неудовлетворительном трофическом режиме (рис. 15). В связи с этим возникает ряд интересных вопросов, которые требуют специальных опытов. При этом особый интерес представляют вопросы: связано ли явление это с поступлением стимулирующих сигналов, отличающихся от предыдущих, затрагивает ли этот сигнал индукционный механизм синтеза новых ФАВ клетками корней?

Возможные пути регуляции линейного роста корней проростков кукурузы

Регуляция ростовых процессов корней этиолированных проростков кукурузы является одним из звеньев общей системы регуляции организма, определяющая, в конечном итоге, оптимальное аллометрическое значение корень/побег, которая, видимо, осуществляется по схеме «В» (рис. 1). При этом имеющие место процессы истинной стимуляции, ингибирования и устранения ингибирующего фактора строятся на потенциальной возможности меристематических клеток к самостоятельному воспроизведению. В сложном процессе регуляторной функции чередуется состояние «суммативности» и целостности на уровне полярно расположенных частей растений. В этой системе можно выделить 4 основных момента регуляции, для каждого из которых, видимо, характерна определенная сигнальная система и, следовательно, определенный механизм действия на меристематические клетки корней. Ниже приводится гипотетическая схема регуляции линейного роста корней кукурузы (рис. 16).

Рост клеток корней в длину в начальный период прорастания семян кукурузы осуществляется на базе потенциальной возможности меристематических клеток к самовоспроизведению (ПВК). При прорастании семян кукурузы, как известно, впервые появляются корни, с увеличением размеров которых несколько усиливается темп роста клеток. Таким образом, первый акт регуляции—стимулирование ростовых процессов корней связано с положительным автономным эффектом корней

(+эффект [К]). При дальнейшем увеличении корней автономный их эффект становится отрицательным (—эффект [К]). Отрицательный эффект, связанный с величиной корней, наглядно выявляется в редких случаях, когда рост побегов в течение этого времени сильно отстает, или же при искусственном их удалении. В большинстве случаев побег за это время достигает таких размеров, при которых приобретает определенную регуляторную активность и включается в сложную систему регуляции. В таком случае не только не проявляется отрицательный эффект корней, но в еще большей мере стимулируется линейный рост корней (+эффект [П]). В случае же еще большего увеличения размеров побега полярно поступающий сигнал для линейного роста корней становится отрицательным (—эффект [П]).

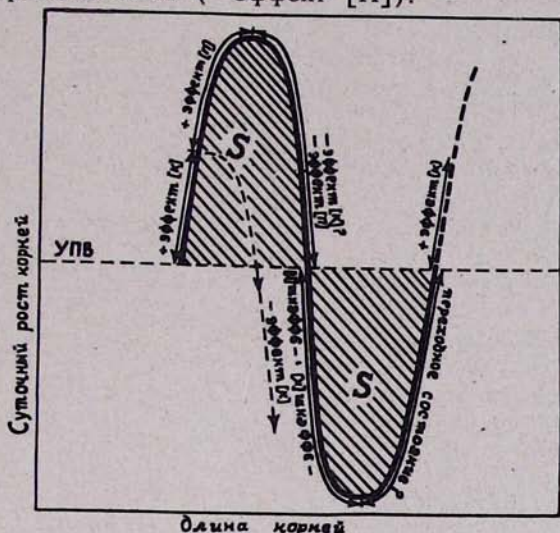


Рис. 16. Гипотетическая схема регуляции линейного роста корней этиолированных проростков гибридной кукурузы.

УВП—уровень потенциальной возможности меристематических клеток к самовоспроизведению. [К]—эффект, связанный с деятельностью корней. [П]—эффект, связанный с деятельностью побегов. В схеме допускается возможность ингибирования ростовых процессов как через два последовательных отрицательных эффекта [К] и [П], так и через суммирование указанных эффектов. Вопрос о сущности переходного состояния организма, в результате которого вновь восстанавливается нормальный рост корней, остается открытым.

Видимо, когда все возможности восстановления нормального роста корней (в пределах одного «периода» регуляции) исчерпываются, растение претерпевает какие-то внутренние изменения (переходное состояние), в результате которых вновь восстанавливается автономный и полярный эффект регуляции в новых морфо-генетических параметрах.

В приведенной схеме отражены возможные эффекты, связанные с деятельностью полярных частей растений, которые могут входить в состав одного «периода» регуляции, определяющей скорость роста корней и оптимальное аллометрическое значение корень/побег в условиях опыта. Так как соотношение скорости роста корней и побегов у различных одновозрастных проростков кукурузы бывает неоднозначным, то вряд ли можно ожидать строгой последовательности указанных в схеме эффектов при формировании отдельных индивидов. Более того, морфо-

генетическое событие в некоторых случаях может развиваться таким образом, что необходимость отдельных эффектов в некоторых периодах регуляции может стать излишней. Кроме того, весьма вероятно, что среди несинхронно прорастающих семян имеют место разнообразные отклонения от приведенной (рис. 16) формы кривой. Однако любые отклонения (если они не являются летальными) ограничиваются в пределах площади S. Поэтому можно считать, что приведенная схема является генотипическим отражением систем регуляции линейного роста корней и проявление всех ее эффектов в пределах одного индивида является необязательным.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиол. морфогенеза раст., IV—Тотипотентность раст. клетки и культура тканей. Изд. «Наука», М., 1962, 82—95.
2. Бреслер В. М. Тр. Моск. общ. исп. прир., 28, 1968, 234—242.
3. Гродзинский Д. М., Ходос В. Н., Рожко И. И. Тр. Моск. общ. исп. прир., 28, 1968, 78—83.
4. Жакоб Ф., Моно Ж. Регул. механизмы клетки, изд. «Мир», М., 1964, 15—56.
5. Моно Ж., Жакоб Ф. Регул. механизмы клетки, М., 1964, 447—497.
6. Боннер Д. Ж. Молекулярная биол. разв., изд. «Мир», М., 1967, 127—173.
7. Уоддингтон К. Морфогенез и генетика, изд. «Мир», М., 1964, 15—56.
8. Тарусов Б. Н. Тр. Моск. общ. исп. прир., 28, 1968, 273—276.
9. Мезия Д. Митоз и физиол. клеточного деления, изд. ИЛ, М., 1963.
10. Синот Э. Морфогенез раст., изд. ИЛ, М., 1963, 115—137.
11. Завадский М. М. Противоречивое взаимодействие между органами в теле развивающегося животного, М., 1941.
12. Зинovieва Е. Г. ДАН СССР, 118, 4, 1958, 694—697.
13. Кулин Е. Т. ДАН СССР, 2, 1960, 78—81.
14. Горский В. М. О причинах возрастания резистентности *Paramecium caudatum* к повреждающим агентам при агрегации, автореф. канд. дисс., Рига, 1964.
15. Кулин Е. Т. Тр. Моск. общ. исп. прир., 28, 1968, 106—111.
16. Захваткин А. А. Сравнительная эмбриол. низших беспозвоночных, М., 1949.
17. Смирнов А. М. Рост и метаболизм изолированных корней в усл. стерильной культуры. Автореф. дисс. на соиск. учен. степ. д. б. н., М., 1967.
18. Roberts R. H., Struckmeyer B. E. Plant Physiol. 21, 1946, 332—344.
19. Massey V. Biochem. J., 53, 67, 1953.
20. Уэбб Л. Ингибиторы ферментов и метаболизма, изд. «Мир», М., 1966, 186—188.

Գ. Գ. ԳԱԲՐԻԵԼՅԱՆ

ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ԱՃՄԱՆ ԻՆՔՆԱԿԱՐԳԱՎՈՐՈՒՄԸ ԵԳԻՊՏԱՅՈՐԵՆԻ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՎԱՂ ՇՐՋԱՆՈՒՄ

Ա. մ. փ. ռ. փ. ռ. մ.

Աճը բույսերի կարևոր հատկություններից մեկն է, որի ինքնակարգավորման էությունը մնում է դեռևս չբացահայտված: Աշխատանքում քննարկվում են այն հիմնական փաստերն ու դրույթները, որոնք կարող են հանդիսանալ հետազոտման ուղեցույց: Որպես աշխատանքային հիպոթեզ առաջ է քաշված կանոնավորման սխեման՝ երեք հնարավոր սկզբունքներով:

Հետազոտման աշխատանքները տարված են եգիպտացորենի սերմնա-

բույսերի վրա, նրա երկու բեռական մասերի (արմատի և ընձյուղի) մակարդակով: Արմատների աճը կարգավորող սիստեմում բացահայտված է նախ իրենց ավտոնոմ ազդեցությունը, ապա և ընձյուղ → արմատ բեռական փոխազդեցությունը: Տրված է նաև արմատների աճման և սերմնաբույսերի տարբեր մորֆոգենետիկ ցուցանիշների միջև գոյություն ունեցող քանակական կապը:

Ստացված արդյունքների հիման վրա հնարավոր է եղել կառուցելու եզրայտացորենի արմատային աճը ինքնակարգավորող սիստեմի հիպոթեզային սխեման իրեն հնարավոր քանակական տարբերակների համար. ըստ որում առանձնացված են այդ սիստեմում դրական ապա բացասական ավտոնոմ էֆեկտները, ինչպես և դրական ու բացասական էֆեկտները՝ կապված ընձյուղի զործունեության հետ: