

Г. Х. МОЛОТКОВСКИЙ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ОБРАТИМОСТИ ПОЛЯРНОСТИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Идея обратимости полярности растений принадлежит к числу важных в теоретическом и практическом отношении проблем современной фитофизиологии. Она возникла на заре становления научных представлений о природе явления полярности у растений [31].

Сущность процесса обратимости полярности несматривая на давность постановки этой проблемы остается еще далекой от своего полного разрешения. Существует три взгляда на этот процесс. Одни исследователи стоят на точке зрения обратимости полярности. По их данным полярность растения можно изменять, нарушать, преодолевать [6—8, 23, 25, 27, 29]. Нарушением полярности они считают тот факт «...если орган, заложившись в обратно полярной ориентировке, дальше развивается в нормальный» [8].

Представители другого направления не считают появление корешка на верхушке побега за преодоление полярности, поэтому фактически отрицают возможность обратимости полярности у растений [26, 28]. Лунденгорд [28] признает фактом преодоления полярности тот случай, когда на верхушке пазушного побега корни будут образовываться скорее, чем на его естественном основании.

Представители третьего направления считают возможным направленное изменение полярности эмбриональных клеток, но отрицают обратимость полярности дифференцированных старых клеток [11, 12]. Полной обратимостью полярности следовало бы считать такой процесс, когда надземная часть — побег «обратился» бы в корень, а корень в побег при культуре растения в обратном положении к горизонту. Однако такого явления не наблюдается ни в природе, ни в опыте.

Таким образом, само существование трех направлений в науке для объяснения обратимости полярности у растений является показателем несовершенства наших знаний в этой области фитофизиологии.

Растение—сложная полярная система. Органы его надземной части формировались в условиях воздушно-световой, а подземной части—водно-почвенной среды. Они разнокачественны, полярно противоположны. Первая—автотрофное, а вторая—гетеротрофное образование.

В соответствии с постоянным действием гравитационных сил и электромагнитных полей надземная часть растения ориентирована вверх, к свету, а подземная—к центру Земли и растет в условиях темноты. Геотропический знак побега—отрицательный, а корня—положительный.

Вдоль главной оси побега снизу вверх усиливаются листостебельные и ослабевают корневые тенденции; в корне, наоборот, к его верхушке усиливаются корневые и постепенно слабеют листостебельные способности.

сти [18]. Качественное различие между полюсами вдоль продольной главной оси растительного организма и его органов, клеток (асимметричная полярность) и количественное различие вдоль поперечной оси (дисимметричная полярность) [19] является характерной особенностью живой материи этого организма. Это различие вдоль главной оси определяется полярностью (противоречивостью) листостебле- и корнеобразовательных способностей [18].

Вследствие своей асимметро-дисимметричной структуры живая материя организма растения отличается подвижной динамичностью и пластичностью у одного (ростовая зона) и сравнительной устойчивостью, консерватизмом у другого полюса (неростовая зона) отдельных органов и метамеров.

При выращивании растения в обратном положении к центру Земли наблюдается образование корней на верхушке стебля и стебля—на корне. В наших опытах с растениями кок-сагыза зафиксированы случаи одновременного формирования листочков на противоположных полюсах его корневых черенков, выращиваемых в обратном положении [11, 13].

На корнях черного паслена, удерживаемого в обратном положении, росли и развивались цветущие и плодоносящие побеги [16]. Такое же явление отмечено у черемухи, направленной верхушкой вниз, а корнем—вверх. Образовавшиеся на корнях побеги отличались более мощным ростом, чем материнское растение в нормальном положении, иной формой листьев и поздним цветением. Сходное явление наблюдалось у масличной судзы, канатника, душистого табака и других растений, направленных верхушкой побега вниз, а корнем вверх [14, 15].

В этом положении обращение поляризации организма как целого происходит за счет первичной поляризации вновь образующихся эмбриональных клеток ростовых зон и отдельных участков этих клеток в старых тканях органов растения. Доказано, что при делении клеток образуются две: материнская и дочерняя, последняя является аполярным образованием [12, 21, 22, 24].

В начальной фазе развития вновь образовавшаяся дочерняя клетка не адаптирована к внешней среде, а поэтому аполярна, недифференцирована как целое. Полярно дифференцированы отдельно взятые ее структурные компоненты. Под влиянием постоянно действующих гравитационных, электромагнитных сил, а также других факторов дочерние аполярные клетки поляризуются после выхода из состояния покоя. При этом структура и функция у эмбриональных клеток стебля перевернутых растений раздваивается на зоны (полюсы): листостеблевую и корневую соответственно новому положению в пространстве.

Первично (prius) поляризованная эмбриональная клетка стебля, находящегося в обратном положении, будет обращена своим корневым полюсом к центру Земли, а листостеблевым полюсом—в обратном направлении. То же явление поляризации аполярных клеток, но в обратном направлении будет наблюдаться у корня, направленного вверх.

Будучи поляризованными, дочерние клетки из округло-радиальных

по форме становятся вытянутыми, принимают форму асимметро-дисимметричных образований. Первично поляризованная эмбриональная клетка, вступая в фазу деления, образует новую дочернюю аполярную клетку, которая далее поляризуется в сходном направлении с материнской клеткой, т. е. образует два полюса: корневой и листостеблевой. В свою очередь, она дает начало новой аполярной дочерней клетке, дифференцирующейся по типу исходной клетки, и т. д.

В дальнейшем корневые полюса первично поляризованных клеток станут отправными точками образования корня, а листостеблевые — адвентивной почки, которая будет развиваться в новое омоложение, генеративно свободное растение, что и наблюдалось нами в опытах с коксагызом и черным пасленом [11, 16], М. Х. Чайлахяном и Т. В. Некрасовой с лимоном [23] и А. Ф. Ефейкиным с томатом [4].

Однако это явление нельзя рассматривать в плане «преодоления» полярности, ее «обратимости», как это мыслят некоторые из упомянутых авторов. В данном случае происходит первичная (prigius) поляризация аполярных вначале эмбриональных клеток, а не их «переполяризация», «обратимость» их структуры.

Еще меньше оснований говорить об изменениях полярности структуры старых, дифференцированных в определенных направлениях клеток, тканей, органов. Хорошей иллюстрацией развиваемого положения являются эксперименты Н. И. Дубровицкой [2] по укоренению черешков листа бегонии. У укорененных черешков листа бегонии она наблюдала «макро- и микроморфологические изменения в направлении стеблевых структур»; резкое увеличение числа сосудов в пучке, утолщение черешка на всем его протяжении, сильное развитие либриформа и древесной паренхимы в сосудисто-волокнистых пучках и т. п. В то же время в укорененном черешке даже после продолжительной культуры заметны признаки неукорененного черешка: уголковая колленхима, дорзивентральное строение, склеренхимные волокна и т. д.

Укорененный черешок приобретает структуру, промежуточную между листовым черешком и стеблем данного вида растения. Следовательно, полной обратимости и изменения полярности данного органа не происходит. Наблюдается его обновление в направлении образования новых структур этого или другого органа, сориентированных в противоположном направлении по отношению к старым структурам.

Итак, наблюдающееся образование побега на корне перевернутого растения и корня на верхушке его побега ни в коем случае не свидетельствует о реальной переполяризации структурных элементов его противоположных полюсов. Она является мнимой переполяризацией, так как образующиеся противоположного знака органы берут начало от аполярных клеток организма и как относительно автономные структурные образования направляют свое развитие в противоположную сторону от исходного маточного организма (рис. 1).

К такому метаморфозу органа более подходит термин «нарушение» полярности, чем термин «обратимость», так как старая структура оста-

ется жесткой и не поддается полному изменению в обратном направлении соответственно действию факторов среды. Ибо мерой устойчивости и изменчивости полярности служит возраст клеток и длительность воздействия условий среды.

Выяснение физиологической природы обратимости полярности усложняется тем, что она поставлена в основу не только полярности процессов роста, но и развития растительных организмов [12, 17, 18]. В основе обратимости этих процессов есть то общее, что как первый, так и второй осуществляется через дифференцировку апюлярных эмбриональных клеток меристематических тканей.

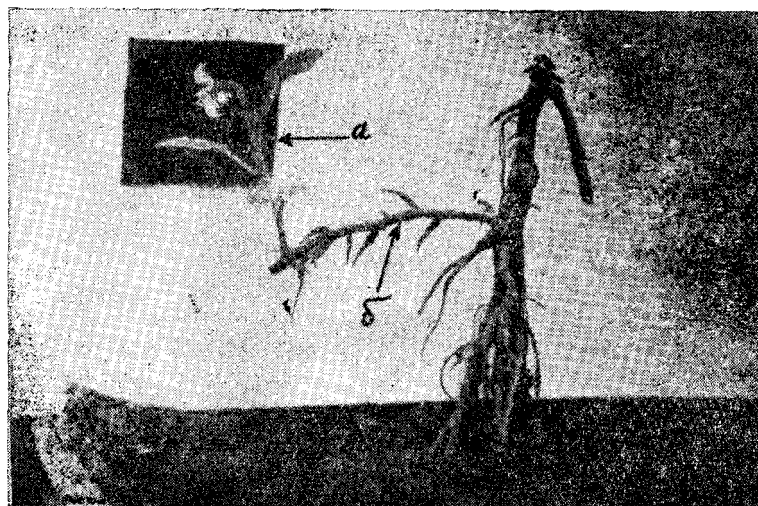


Рис. 1. Цветущий побег (а), образовавшийся на корне черного паслена (б), растущего в перевернутом положении: корнем вверх, а побегом вниз.

По вопросу обратимости онтогенеза растений существуют также разные взгляды. Одни авторы считают процесс индивидуального развития растений необратимым [1, 9]; другие рассматривают онтогенез как вполне обратимый процесс [3, 6, 5, 20]; Третьи же полагают, что возможна частичная потеря яровизированности при прохождении стадий развития. Обратимость отсутствует при полном завершении прохождении стадий яровизации и световой [10].

Согласно теории стадийности развития, эти изменения передаются при делении от материнской к дочерней клетке. При этом дочерняя клетка становится стадийно более старой. С этим взглядом не согласуется однако ежегодное появление весенних приростов у древесных пород, начинающих свое развитие с вегетативной фазы. Учитывая необратимость процесса стадийного развития, они должны были бы продолжать развитие и цветение, прерванное состоянием покоя зимой, сразу же весной при формировании новых приростов. Но этого не наблюдается, так как вновь образующиеся в распускающихся почках дочерние клетки—омоложенные, стадийно свободные, «чистые» образования и сызнова начи-

нают свое стадийное развитие [5, 12]. Отмеченные противоречия теории стадийности развития требуют своего разрешения.

Приведенные ранее данные по обратимости полярности роста позволяют на той же основе объяснить обратимость процесса полярности развития растений. Образующиеся при делении дочерние аполярные клетки являются стадийно свободными и не адаптированными к среде на первых фазах своего развития структурными образованиями.

Определенный комплекс условий, действуя на них в процессе развития растения как целого, вызывает изменения, обуславливающие образование генеративных органов. Если заменить этот комплекс факторов другим, то из аполярных генеративно (стадийно) свободных эмбриональных клеток точек роста стебля будут формироваться только вегетативные органы. Следовательно, определенная группа клеток, тканей и органов растения вновь будет начинать свое развитие. Происходит процесс, который называют «обратимостью» развития растения.

Воздействуя определенным комплексом условий среды на аполярные эмбриональные клетки точек роста стебля, можно ускорять переход растения в генеративную фазу развития, как равно из генеративной переводить в вегетативную фазу.

Таким образом, раздвоение структуры и функции протоплазматического содержимого органов, метамеров и клеток на листостебле- и корнеобразовательные зоны определяет «обратимость» онтогенеза растений. Она осуществляется путем первичной (исходной) поляризации, дифференцировки в новом направлении вновь образующихся аполярных эмбриональных клеток меристематических тканей. Первично поляризованные клетки развиваются далее в нормальные той же или иной природы органы или растение в целом. В этом главная сторона «обратимости» полярности развития растений.

Поскольку первичной поляризации подвергаются и молодые аполярные клетки, сохраняющиеся отдельными очагами среди старых клеток, тканей, то происходит обновление последних, без замены их молодыми структурами.

В связи с тем, что у молодых аполярных клеток происходит первичная поляризация, а у старых—частичное обновление структуры, то необходимость в терминах «обратимость» и «преодоление» полярности, как не отражающих сущность происходящего изменения полярности, отпадает.

Поэтому более правильным будет говорить о нарушении полярности растения как целого путем направленной первичной поляризации аполярных меристематических клеток и обновлении тканей старых органов растения. Меняя комплекс условий среды, действующей на аполярные молодые клетки точек роста стебля и других органов, представляется возможным управлять развитием и изменять природу растения.

Գ. Խ. ՄՈԼՈՏԿՈՎՍԿԻՅ

**ՐՈՒՅՍՆԵՐԻ ԶԱՐԳԱՅՄԱՆ ԲԵՎԵՌԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՀԵՏԱԴԱՐՁՈՒԹՅԱՆ
ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԲՆՈՒՅԹԸ**

Ա մ փ ո փ ու մ

Երբ բույսերը աճեցվում են Երկրի կենտրոնի նկատմամբ հակառակ դիրքով, ապա նկատվում է արմատների առաջացում ցողունի զազաթային մասում և ընձյուղների առաջացում՝ արմատների վրա: Կոկ-սազը բույսի նկատմամբ մեր կատարած փորձերի ընթացքում նկատվել է միաժամանակ տերևների ձևափոքում հակառակ դիրքի աճեցված, նրա արմատային կտրոնների հակադիր բեռններում: Սև մոմի հակառակ դիրքով աճեցված արմատների վրա աճեցին ու զարգացան ծաղկող և պտղաբերող ընձյուղներ: Նման երևույթ նկատվել է նաև պերիլայի, հոտավետ ծխախոտի և այլ բույսերի մոտ, որոնց ցողունի զազաթը շրջված է եղել դեպի ներքև, իսկ արմատները՝ վերև:

Այդ դեպքում օրգանիզմի վերաբերմունքը բեռնականության նկատմամբ որպես ամբողջություն տեղի է ունենում բույսերի օրգանների հին հյուսվածքների նոր կազմակերպված սաղմնային բջիջների աճման գոտիների և այդ բջիջների առանձին տեղամասերի նախնական բեռնականության հիման վրա: Նոր առաջացած դուստր բջիջը զարգացման սկզբնական շրջանում հարմարված է արտաքին միջավայրին, այդ պատճառով էլ տարաբեռն (ապուլյար), որպես ամբողջություն՝ չբեռնացված: Բեռնյալ դիֆերենցված են նրա կառուցվածքի կոմպոնենտները առանձին վերցրած: Մշտապես ներգործող զրավիտացիոն, էլեկտրամեխանիկական ուժերի և այլ գործոնների ազդեցության տակ տարաբեռնային դուստր բջիջները հանգստի վիճակից դուրս գալուց հետո բեռնացվում են: Այդ դեպքում շուտ տված բույսի ցողունի սաղմնային բջիջները հանգստի վիճակից դուրս գալուց հետո բեռնացվում են: Այդ դեպքում շուտ տրված բույսի ցողունի սաղմնային բջիջների կառուցվածքը և ֆունկցիան բաժանվում են տերևացողունային և արմատային գոտիների (բեռնների) նոր դիրքին ու տարածությանը համապատասխան:

Հակառակ դեպքում գտնվող ցողունի նախնական (prius) բեռնացված սաղմնային բջիջը իր արմատային բեռնով պետք է ուղղված լինի դեպի Երկրի կենտրոնը, իսկ տերևացողունային կենտրոնով — դեպի հակառակ կողմը: Տարաբեռն բջիջների բեռնացման այս նույն երևույթը, սակայն, հակառակ ուղղությամբ կնկատվի այն արմատների մոտ, որոնք ուղղված են դեպի վերև: Սակայն այս երևույթը չի կարելի դիտել բեռնակայնության «հաղթահարման» պլանով, նրա «դարձելիության» տեսակետից, ինչպես դատում են մի շարք հեղինակներ: Տվյալ դեպքում տեղի է ունենում սկզբում տարաբեռն սաղմնային բջիջների նախնական (prius) բեռնացում և ոչ թե նրանց «վերաբեռնացում», նրանց կառուցվածքի «հետադարձություն»: Ավելի քիչ հիմք կա խոսելու հին, որոշակի ուղղությամբ դիֆերենցված բջիջների, հյուսվածքների, մայրական օրգանիզմի օրգանների բեռնականության փոփոխության մասին: Ահա թե ինչու օրգանների նման մետամորֆոզն ավելի հարմար է անվանել բեռնականության «խախտում» քան «հետադարձություն» քանի որ հին ստրուկտուրան մնում է հաստատուն և միջավայրի համապատասխան գործոնների ազդեցության տակ յրիվ վերափոխման չի ենթարկվում:

ЛИТЕРАТУРА

1. Авакян А. А. Биология развития сельскохозяйственных растений. Госиздатсельхозлит., М., 1960.
2. Дубровицкая Н. И. Регенерация и возрастная изменчивость растений. Изд. АН СССР, М., 1961.
3. Ефейкин А. К. Ботан. журн., **42**, 3, стр. 337—362, 1957.
4. Ефейкин А. К. Ботан. журн., т. **46**, 2, стр. 174—182, 1961.
5. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван. Изд. АН Армянской ССР, 1959.
6. Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм. В кн. Тимирязев К. А. Сочинения, VI, прилож. 3, 1950.
7. Кренке Н. П. Хирургия растений, Изд. Новая деревня, М., 1928.
8. Кренке Н. П. Изв. АН СССР, серия биол., 3, стр. 326—358, 1940.
9. Лысенко Т. Д. Селекция и теория стадийного развития. Сельхозгиз, М., 1935.
10. Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений, стр. 484, Сельхозгиз, М., 1958.
11. Молотковский Г. Х. ДАН СССР, т. LII, 6, стр. 555—556, 1946.
12. Молотковский Г. Х. Уч. зап. Черновицкого госуниверситета, т. I, в. 1, серия биол., стр. 5—32, 1948.
13. Молотковский Г. Х. и Голубев А. А. Наук. зап. Чернівецького ун-ту, т. VII, в. 2, серия биол., стор. 85—89, 1950.
14. Молотковский Г. Х. ДАН СССР, т. LXXVIII, 4, стр. 795—798, 1951.
15. Молотковский Г. Х. ДАН СССР, т. LXXI, 1, стр. 105—108, 1951.
16. Молотковский Г. Х. Бюлл. глав. бот. сада, в. 18, стр. 95—97, 1954.
17. Молотковский Г. Х. Укр. бот. журн., т. XVI, 4, стр. 19—31, 1959.
18. Молотковский Г. Х. Полярность развития растений. Изд. Львовского университета, 1961.
19. Молотковский Г. Х., Молотковский Ю. Г. Бот. журн., т. 46, 4, стр. 469—487, 1961.
20. Реймерс Ф. Э. Физиология роста и развития репчатого лука. Изд. АН СССР, М.—Л., 1959.
21. Синнот Э. Морфогенез растений. Издат. иностр. литературы, М., 1963.
22. Синюхин Н. М. Изв. АН СССР, серия биол., 5, стр. 91—98, 1952.
23. Чайлахян М. Х., Некрасова Т. В. Физиол. растений, т. I, 1, 29—36, 1954.
24. Элленгорн Я. Е. и Светозарова В. В. Журн. общ. биол., т. XI, 5, стр. 359—368, 1950.
25. Czaja A. Th. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft Bd. **49**, 1, s. 67, 1935.
26. Kny L. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. VII, 4, s. 234—151, 1889.
27. Küster E. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 22, 2, s. 222—238, 1904.
28. Lundegårdh H. Arch. für Entwicklungs mech. Bd. 37, s. 566—579, 1913.
29. Nemeš. Bandluch der biolog. trb. Abt. XI, 2, 5—42, 1924.
30. Winkler H. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 35, s. 449—469, 1900.
31. Vöchting H. Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn, 1878.