

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

## СОРОКАЛЕТНИЕ ИСКАНИЯ В ОБЛАСТИ ГОРМОНАЛЬНОЙ ТЕОРИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ\*

Прежде чем приступить к повествованию о наших сорокалетних исканиях в области гормональной теории развития растений, хотелось бы упомянуть о двух обстоятельствах. Во-первых, эти искания перемежались и переплетались со многими исследованиями, посвященными другим проблемам и вопросам. Во-вторых, сегодня речь пойдет не о всем комплексе работ в области гормонального развития растений, а о тех экспериментальных находках и теоретических догадках, которые определили целые этапы в данном направлении.

Как это часто бывало и с другими, решающим образом на направление мыслей и мои интересы повлияла еще в бытность мою студентом Ереванского государственного университета книга-учебник «Физиология растений» нашего замечательного ученого в области физиологии растений и вирусологии профессора Д. И. Ивановского. С захватывающим интересом я читал в этой книге весь раздел о тропизмах, о том, как одностороннее раздражение светом или силой земного тяготения действует на проростки растений, как оно передвигается и как растения «запоминают» это раздражение. И еще более впечатляющим было краткое, но весьма яркое изложение смелой гипотезы Юлиуса Сакса о листообразующих, корнеобразующих и цветообразующих веществах растений.

*Первые опыты по фототропизму.* Совершенно естественно, что когда появилась возможность и пришло время сделать первые экспериментальные попытки в области физиологии растений, то это был фототропизм растений. А время пришло после того, как была пройдена годичная стажировка по селекции и генетике хлопчатника на Туркестанской селекционной станции в Ташкенте под руководством профессора Г. С. Зайцева, после того, как были проведены в последующие два года, уже в Армении, опыты с применением минеральных удобрений в различных районах Араратской долины под руководством профессора П. Б. Калантаряна.

Итак, уже во время пребывания моего ассистентом на кафедре ботаники Закавказского зооветеринарного института в Ереване, которой руководил профессор И. Л. Бедеян, были начаты опыты по изучению

\* Доклад на заседании Отделения биологических наук Академии наук АрмССР 25 апреля 1972 года в связи с 70-летием со дня рождения.

влияния света разного качества на фототропизм проростков гороха и колеоптилей овса. Результаты вполне подтвердили известные данные германского физиолога Блау и других ученых, но дальнейшему углублению работы в этом направлении мешало отсутствие необходимых условий для проведения опытов.

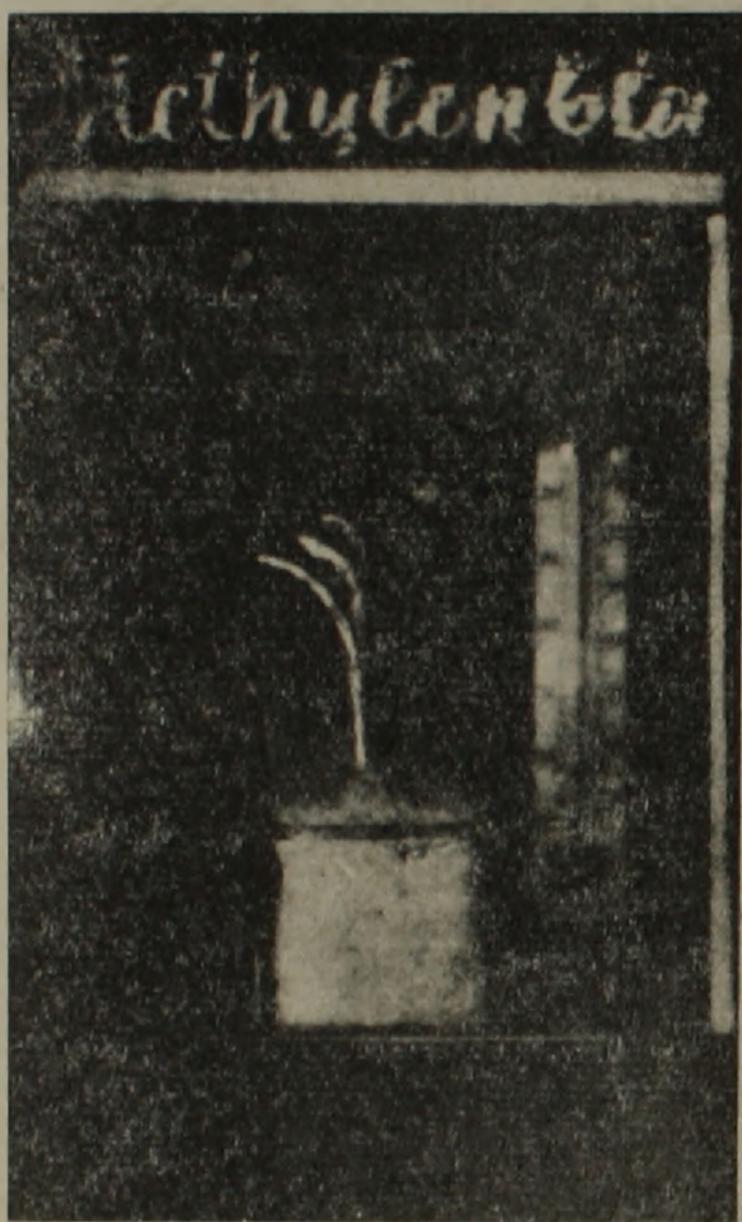


Рис. 1. Опыт по фотопериодизму с проростками гороха. Проростки изогнулись по направлению к сине-фиолетовым лучам, проникающим с одной стороны через щель в кабинке (Фото 1930 г.).

При наблюдениях за этими опытами всегда сильное впечатление оставляла несоизмеримость яркости света с производимым эффектом: в камерах, хорошо освещенных боковым узким пучком красного света, проростки не изгибались к свету и стояли вертикально; в темных же камерах, куда сквозь прорезь проникали сине-фиолетовые лучи, они интенсивно изгибались к этим лучам. Выходило, что растения «смотрели» на свет не таким «глазами» как мы.

Заведующий кафедрой растениеводства профессор Н. А. Троицкий, заглядывая в нашу комнату и наблюдая за проводимыми мною опытами, написал профессору Н. Г. Холодному письмо с просьбой принять меня на некоторое время на стажировку в свою лабораторию, однако Н. Г. Холодный был в то время болен, и встретились мы с ним только спустя 10 лет, в 1938 году под Киевом, в Староселье, куда я приехал по его приглашению. К этому времени уже была опубликована наша кни-

га «Гормональная теория развития растений», а на страницах журнала «Успехи современной биологии» появилась статья самого академика Н. Г. Холодного по поводу этой книги. Наша длительная беседа оказала значительное влияние на мои последующие поиски.

*Фотопериодический импульс цветения растений.* Однако в 1929 г. нужно было найти институт или лабораторию, где велись бы исследования по тропизмам. В Ленинграде такой лаборатории не оказалось, и когда спустя два года я был принят в аспирантуру Академии наук СССР в ЛАБИФР (Лаборатория биохимии и физиологии растений), то на первый вегетационный сезон был откомандирован в Отдел физиологии растений ВИР (Всесоюзного института растениеводства) и под руководством Н. А. Максимова, тогда члена-корреспондента, а впоследствии академика, начал изучение различной физиологической природы яровых и озимых растений в Детскосельской лаборатории.

Здесь параллельно изучению влияния продолжительности дневного освещения и температуры мною были предприняты опыты по изучению специфичности гормональных веществ, влияющих на процессы роста у яровых и озимых пшениц. Если эти вещества специфичны, то можно было допустить и их соответственное влияние — поэтому опыты ставились так, что верхушки coleoptилей яровой пшеницы насаживались на декапитированные coleoptили озимой, и наоборот. Передвижение ростово-

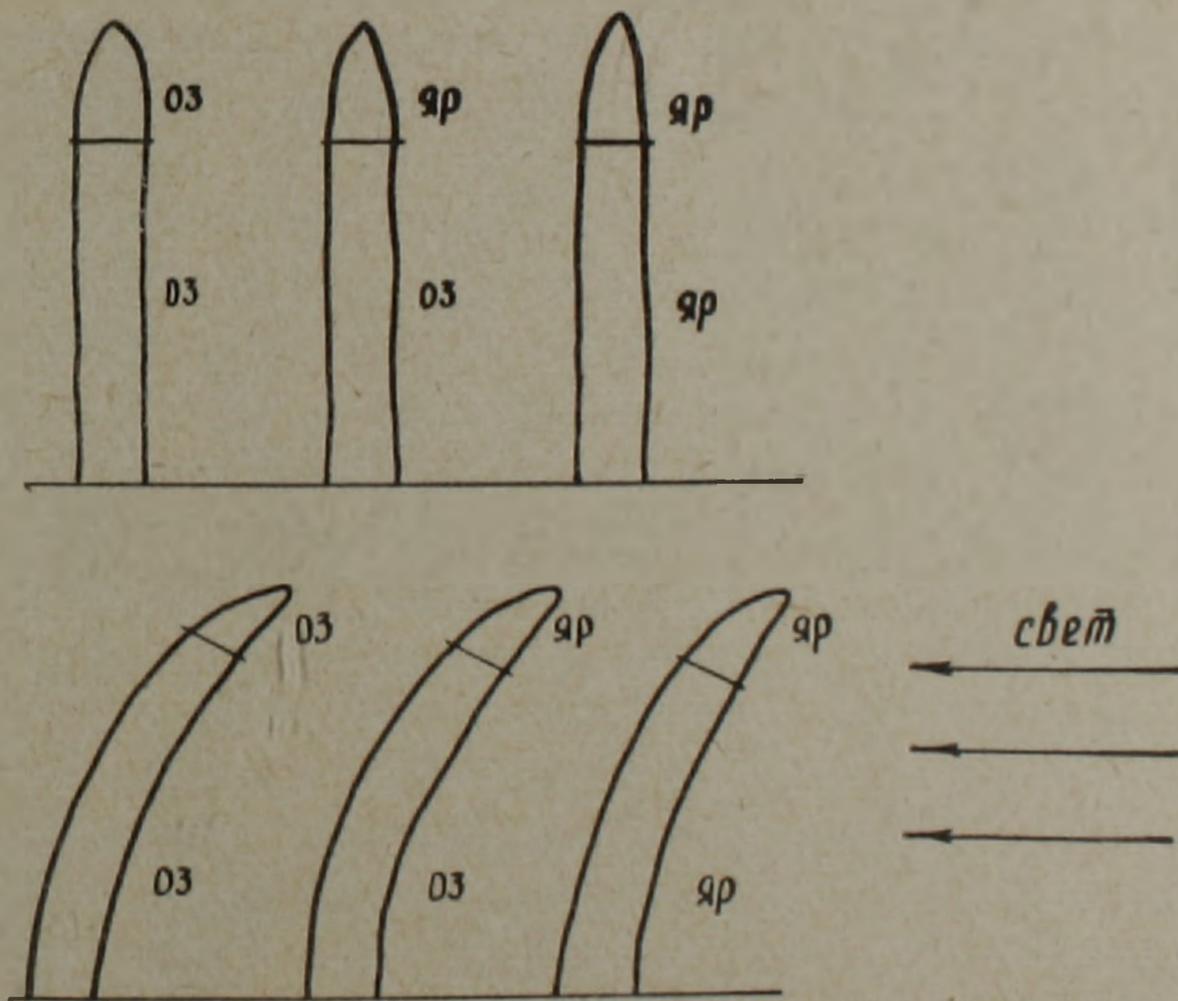


Рис. 2. Опыт с насадкой верхушки coleoptиля яровой пшеницы на декапитированный coleoptиль озимой пшеницы (в центре). Слева и справа контрольные экземпляры. Фототропические изгибы дали все coleoptили за счет ростовых гормонов, передвигающихся из накопленных верхушек (Схема 1932 г.).

го гормона из верхушек coleoptилей яровой пшеницы в декапитированные coleoptили озимой пшеницы доказывалось фототропическим изгибом, происходящим за счет ростового гормона; но проростки озимой

пшеницы, получившие ростовые гормоны от яровой, формировывались в обычные озимые кустящиеся растения, как и контрольные. Была предпринята попытка влиять не только ростовыми гормонами, но и всем набором веществ, перетекающих из одних половинок зерновок в другие.

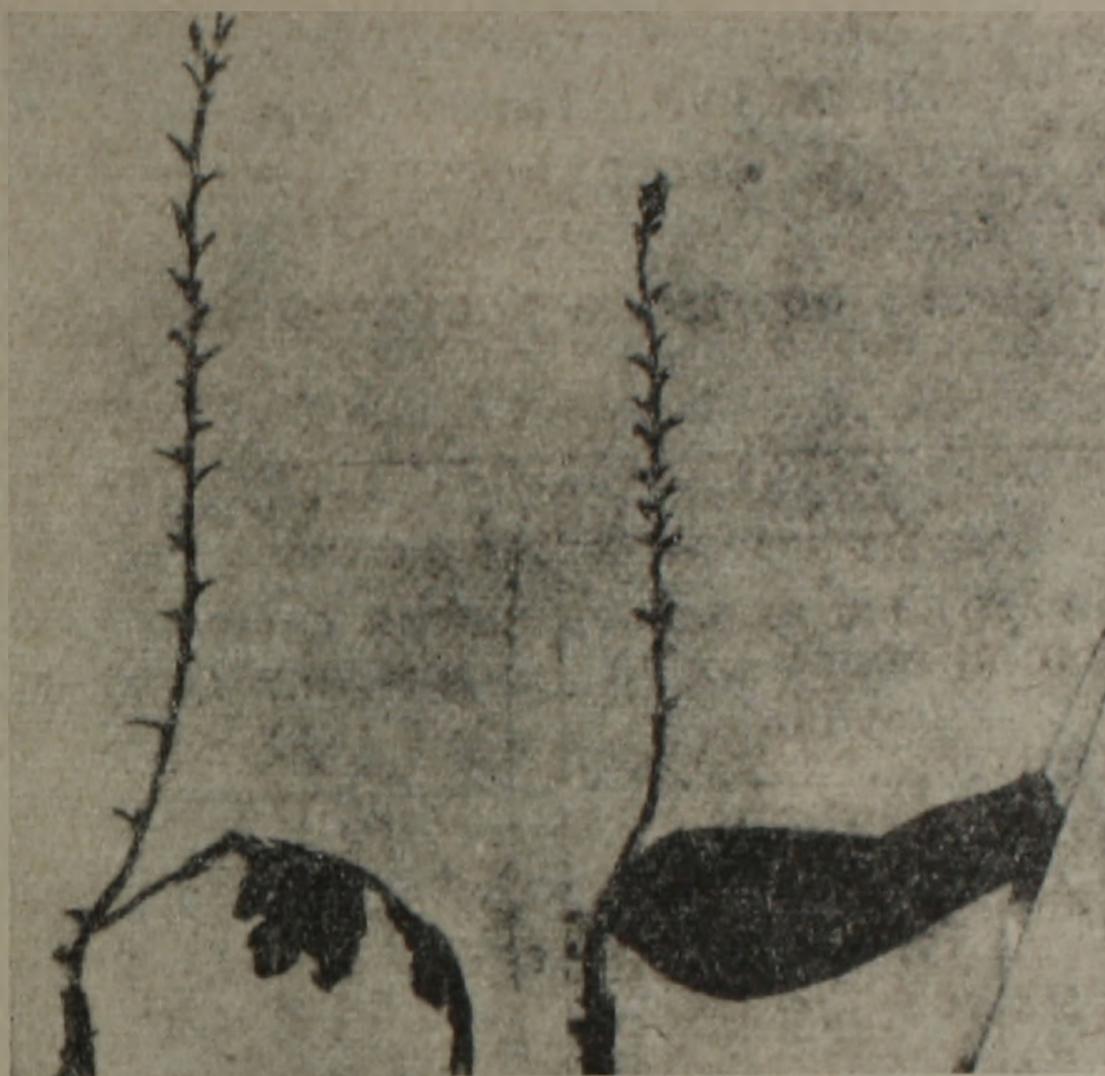
Все эти опыты дали отрицательные результаты и остались только в дневнике их автора. Подходы оказались явно неоправданными. Правда, другие опыты дали положительные результаты и доказали возможность яровизации озимых форм растений светом. В последующие два года работа проводилась уже под руководством академика А. А. Рихтера на Каменном острове по световому управлению яровых и озимых растений, по их ранней диагностике по физиологическим признакам и по изучению пластидных пигментов в связи с длиной дня.

После переезда ЛАБИФР в Москву и постройки оранжереи оказалось возможным начать опыты по фотопериодизму. И опять стал вопрос о приложении методов фототропизма к явлению фотопериодизма, открытому американскими учеными Гарнером и Аллардом. Известно, что обезглавленные колесоптилы, лишаясь светочувствительной верхушки, не реагируют на односторонний свет. В наших опытах удаление разного числа листьев, которые рассматривались как светочувствительные органы, у фотопериодически реагирующих видов — ячменя и проса — приводило к закономерной задержке цветения. Но при этом одновременно наступала и задержка ростовых процессов, и подавление жизнедеятельности проростков. Сила аргументации подобных опытов была невелика.

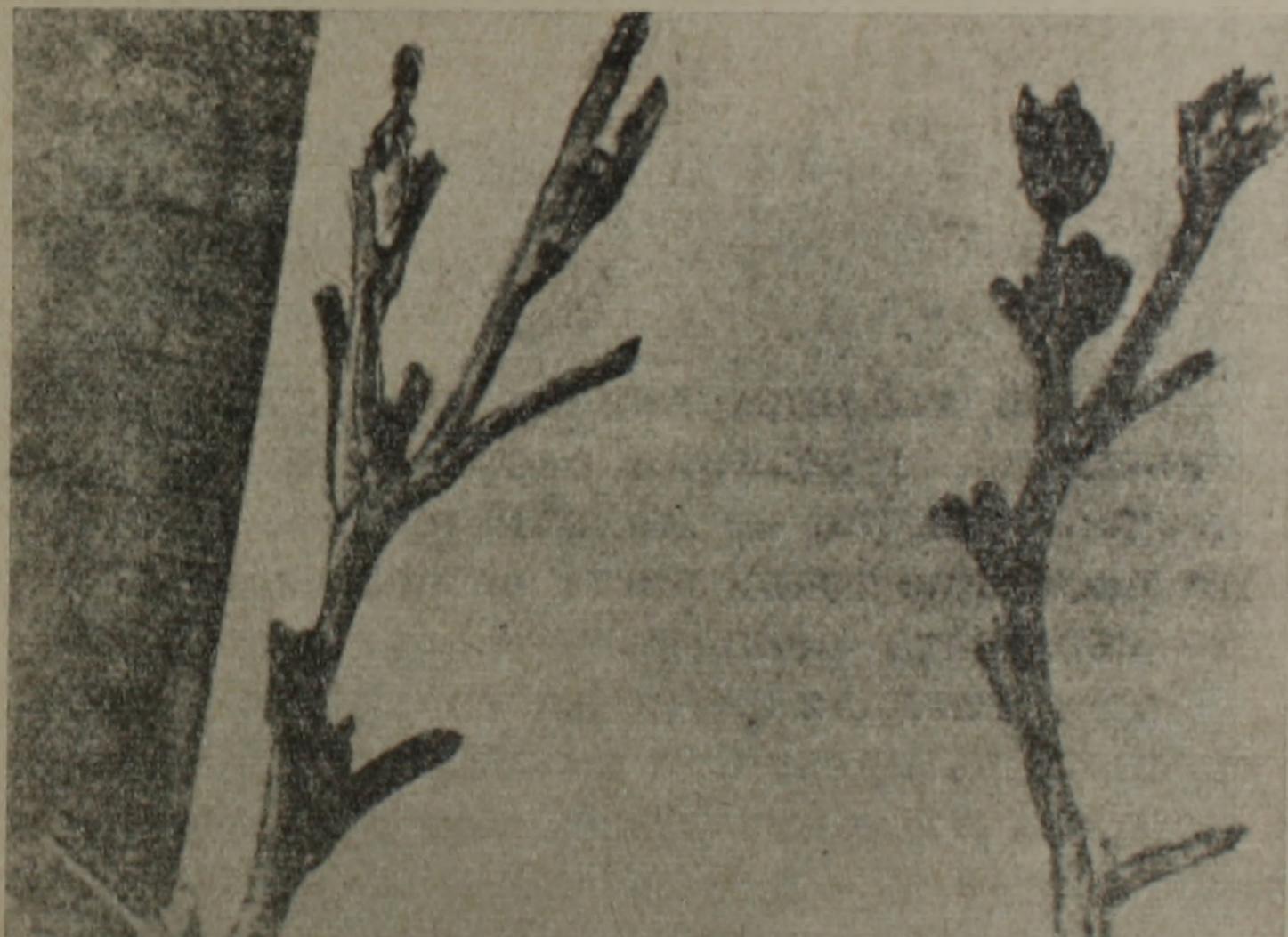
Тогда возникла мысль о постановке такого опыта, в котором на растении, весьма чувствительном к действию короткого дня — на хризантеме крупноцветной — оставлялся только один лист как возможный светочувствительный орган, а на расстоянии от него только одна стеблевая почка, к которой было возможно передвижение светового импульса. Опыт дал положительный результат: в случае, когда лист находился на коротком 10-часовом дне, происходила передача фотопериодического импульса к цветению, и стеблевая почка разворачивалась сначала в бутон, а затем в цветок; при длинном 18-часовом дне возникновение и передвижение импульса к цветению не наблюдалось, и стеблевая почка оставалась в вегетативном состоянии.

Это было самое начало дальнейшей большой многолетней экспериментальной работы.

*Флориген как комплекс гормонов цветения.* В следующем вегетационном сезоне 1936 года вся оранжерея Института физиологии растений была полна опытами с хризантемами, поставленными с различными целями, но по единой системе: листья как рецепторы фотопериодического воздействия, побеги как индикаторы на это воздействие. Основным опытом с хризантемой принесли решающие доказательства того, что фотопериодическое воздействие воспринимается только листьями (но не стеблевыми почками), а затем передается в стеблевые почки, которые в

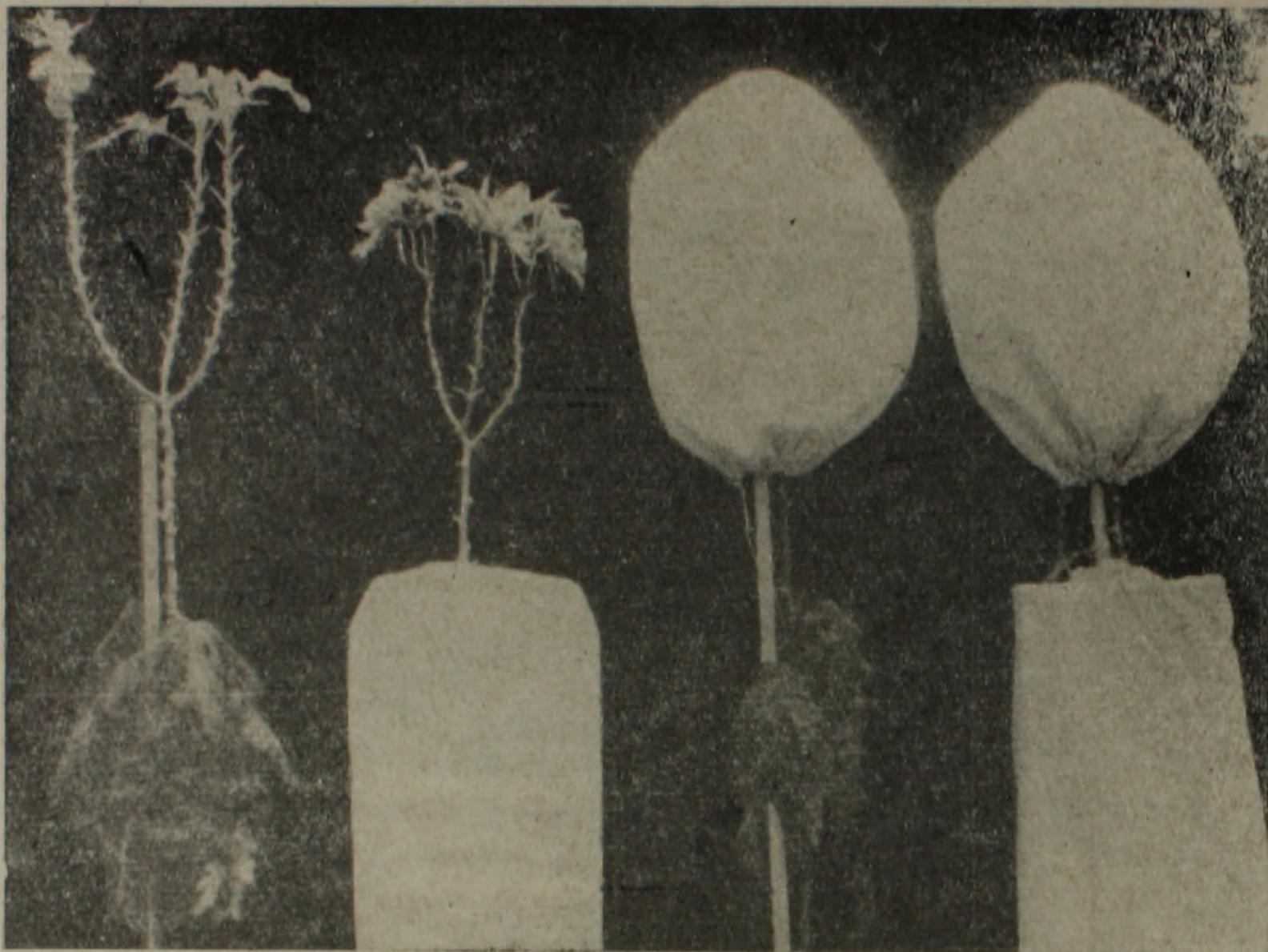


А



Б

Рис 3 Передвижение фотопериодического импульса цветения из листа в верхушечную почку побега крупноцветной хризантемы. А. Слева лист на длинном дне, справа лист на коротком дне. Б. Слева побег вегетирует, справа побег бутонизирует. (Фото 22.X.1935 г.).



А



Б

Рис. 4. Значение листьев в восприятии фотопериодического воздействия и их влияние на цветение побегов у хризантемы крупноцветной. А. Растения с футлярами. Б. Растения без футляров. Слева направо: побеги и листья на длинном дне, побеги на длинном, листья на коротком дне; побеги на коротком, листья на длинном дне; побеги и листья на коротком дне (Фото 19.X.1936 г.)

зависимости от природы притекающего из листьев импульса развиваются в цветочные органы или остаются в вегетативном состоянии.

Были и многие другие опыты с хризантемой, а также опыты с прививками цветущих и нецветущих растений периллы краснолистной, топианмбура и подсолнечника, которые показали, что цветение вегетирующих привоев, не способных к этому при существующей длине дня, можно индуцировать за счет веществ, перетекающих из листьев цветущих подвоев. Вот тогда и возникло предположение о специфической гормональной природе перетекающего из листьев импульса. А поскольку аналитические определения показали, что передвигающиеся вещества не ауксины и что определенное соотношение углеводов к азотистым соединениям не соответствует наступлению цветения, то возникло представление о флоригене как комплексе гормонов, образующихся в листьях и обуславливающих зацветание растений.

В дальнейшие три-четыре года проводились исследования по изучению направления, скорости и путей передвижения гормонов цветения в различных органах растений, а также по передвижению этих веществ при прививках вегетирующих и цветущих растений. В эти годы в лаборатории начали работать выпускники Московского государственного университета.— Л. Ярковая, Л. П. Жданова и Г. А. Самыгин, а научный сотрудник Р. Х. Турецкая вела работу по изучению органогенеза, в частности процессов образования корней на черенках растений.



Рис. 5. Гормональная концепция флоригена. Растения короткодневного, нейтрального и длиннодневного видов цветут при той длине дня, при которой в их листьях образуется флориген, т. е. комплекс гормонов, необходимых для цветения. Д—длинный день, К—короткий день (Схема 1937 г.).

В опытах этих лет обилие матерчатых футляров, надеваемых на отдельные органы и части растений и разнообразных по форме и величине, было так велико, что стенная газета ИФР (Института физиологии растений) «Тимирязевец» поместила объявление об открытии новой модной портняжной мастерской по изготовлению изделий различных фасонов, а на рисунке, прилагаемом к этому объявлению сотрудники лаборатории были изображены в качестве подмастерьев за шитьем и глажкой, а сам заведующий в качестве главного закройщика.

На этом бурном этапе становления гормональных представлений о цветении растений были у нас и счастливые, и драматические события. Не касаясь драматических, скажу, что к счастливым мы относим посещения нашей оранжереи таких выдающихся ученых, как академики В. Л. Комаров, Д. Н. Прянишников, Н. И. Вавилов, Л. А. Орбели, В. Н. Любименко, профессора Д. А. Сабинин, А. Л. Смирнов и другие, беседы с которыми способствовали нашей дальнейшей работе. Особенно запомнились встречи с Н. И. Вавиловым, который в свободные вечера, проходя в свою оранжерею, заходил к нам на огонек.

*Гормональная регуляция цветения в целом растении.* Великая Отечественная война 1941—45 гг., временная эвакуация Института и новые запросы жизни и практики изменили направление наших работ. Были начаты и на протяжении ряда лет проводились исследования по изысканию сырьевых источников витамина С во вновь организованной нами лаборатории физиологии растений Ботанического института Армянского филиала Академии наук СССР; по разработке практических приемов ускорения корнеобразования у черенков вегетативно размножаемых с помощью регуляторов роста пород на кафедре физиологии и анатомии растений Ереванского государственного университета; по изучению влияния азотистых удобрений на рост, развитие и плодоношение растений; по симбиозу бобовых растений и клубеньковых бактерий на кафедре физиологии растений и микробиологии Армянского сельскохозяйственного института; по взаимоотношениям растений-хозяев и цветковых паразитов. В этих работах принимали участие научные сотрудники этих учреждений—Н. М. Меликян, В. О. Казарян, А. А. Меграбян, Н. А. Карапетян, А. Гаспарян и другие.

Однако со второй половины 40-х годов мы вернулись к основному направлению работ. Лист является рецептором фотопериодического воздействия, не только вызывающего образование цветков, но и, наоборот, задерживающего его. С этим фактом мы столкнулись еще в самых первых опытах, но сейчас он стал привлекать все большее внимание. Эффект задержки у растений красной периллы проявлялся не только, когда на одном и том же растении оставлялись листья, содержащиеся на различной длине дня, но также если на одном и том же листе создавались зоны различного фотопериодического режима. Казалось, что возникает какой-то барьер, тем более, что при замене зоны длинного дня зоной непрерывной темноты задержка снижалась. Разрешение вопроса о барьере, о возможной взаимной инактивации веществ, стимулирующих и задерживающих цветение на транспортных путях, разрешился в опытах с расщеплением стебля на две половинки от основания до верхушки. При этом выяснилось, что инактивации веществ при передвижении их по стеблю не происходит, и их эффект проявляется только в стеблевой почке. Скорость же закладки цветочных зачатков зависит от того, какие вещества скорее перетекают в меристематические ткани стеблевой почки—гормоны цветения или вещества, задерживающие цветение.

Новая ситуация возникала при сохранении на одном растении двух

супротивных листьев — одного на коротком, другого на длинном — и двух побегов в их пазухах. В этом случае наступала строгая локализация — побег в пазухе короткодневного листа периллы красной цвел, тогда как побег в пазухе длиннодневного листа оставался вегетативным. Эта локализация легко нарушалась: при удалении длиннодневного листа и побега в пазухе короткодневного листа гормоны из короткодневного листа легко перетекали в противоположный побег на длинном дне. Таким образом, был выяснен механизм саморегуляции целого растения, в основе которого лежит система: донор, лист—рецептор, побег.

Применяя радиоактивный углерод при экспозиции листьев на длинном и коротком дне в опытах с периллой, проведенных вместе с Р. Г. Бутенко, мы впервые, не имея возможности выделить гормоны цветения, видели следы их передвижения из листьев в побеги. Выяснилось также, что у длиннодневных видов—рудбекии, шпината, горчицы и других—тормозящее цветение действие короткодневных листьев значительно слабее, чем у короткодневных видов—хризантемы, периллы и других—тормозящие действия длиннодневных листьев, что вещества, ингибирующие цветение, не являются специфически антиметаболическими веществами и что они не одинаковы для длиннодневных и короткодневных видов.

Стало возможным попытаться создать схематическую картину регуляции цветения в целостном организме с вычленением роли отдельных органов растения. Существенным в этом плане явилось положительное решение спорного вопроса о способности изолированных от растения листьев к восприятию фотопериодического воздействия. Как общее заключение на этом этапе исследований было выдвинуто представление о том, что в регуляции цветений, точнее образования цветочных органов, принимают участие все органы растения—листья, определяющие сам процесс зацветания, стеблевые почки, замедляющие или ускоряющие цветение, и корни, влияющие на рост цветочных стеблей, у розеточных растений предшествующий образованию цветков.

*Природа гормонов цветения.* После установления общей картины гормональной регуляции цветения растений во второй половине 50-х и в 60-е годы в острой форме стал вопрос о природе гормональных веществ цветения, их связи с общим метаболизмом и о природе веществ, задерживающих цветение. В это время в лаборатории работали старшие научн. сотрудники А. Н. Бояркин по разработке методов определения регуляторов роста, Н. Т. Кахидзе и Е. А. Бритиков по физиологии опыления и оплодотворения, Р. Х. Турецкая по органогенезу в связи с динамикой ауксинов. В лабораторию пришли новые выпускники Московского государственного университета и Тимирязевской Сельскохозяйственной Академии — Т. В. Некрасова, Н. П. Аксенова, Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова, Л. П. Хлопенкова, В. Н. Ложникова, В. Г. Кочанков, Л. И. Янина; позднее В. И. Кефели, Э. Л. Миляева, С. А. Голяновская, И. А. Фролова, В. З. Подольный и другие. В лабораториях науч-

ных учреждений Армении начали работу М. М. Саркисова, Н. Л. Каладжян, Р. Ш. Арутюнян, К. Г. Азарян, И. А. Гукасян и другие.

Исследования велись в двух основных направлениях: 1) изучение трофических факторов—азотно-углеводного обмена, окислительно-восстановительных процессов, дыхания, анаэробнозиса и динамики содержания пигментов; 2) изучение гормонов и физиологически активных веществ—ауксинов, витаминов, метаболитов обмена нуклеиновых кислот и других соединений. Не останавливаясь на этих исследованиях, хочу сказать, что они позволили синтезировать два направления в изучении внутренних процессов зацветания растений, источниками которых были, с одной стороны, гипотеза Сакса, с другой—теория Клебса, и которые длительное время развивались параллельно и без какой-либо тенденции к сближению. Решающее значение для более правильного понимания роли гормональных факторов в цветении растений имело открытие гиббереллинов. Первые полграмма гиббереллина  $A_3$  или гибберелловой кислоты были присланы нам в конце 1956 года американским профессором Антоном Лангом, и испытание его на шестнадцати видах, различающихся по характеру фотопериодической реакции, показало, что, действительно, как это уже намечалось в опытах Ланга и других зарубежных авторов, гиббереллин одинаково стимулирует рост, но по-разному действует на цветение длиннодневных и короткодневных видов. У длиннодневных видов—рудбекии, табака Сильвестрис, шпината и других—он вызывает цветение на коротком дне, но вместе с тем не может вызвать цветения у короткодневных видов—хризантемы, периллы, проса и других—на длинном дне. Встала проблема соотношения флоригена и гиббереллина.

Специальные исследования показали, что гиббереллины, собственно, составляют одну, первую группу веществ в комплексе флоригена, влияющих на образование и рост стеблей, тогда как вторую группу составляют вещества, влияющие непосредственно на образование цветочных органов. Они были названы антезинами. При этом выяснилось, что короткодневным видам на длинном дне для цветения не хватает антезинов, и они образуются на коротком; длиннодневным видам на коротком дне не хватает гиббереллинов, и они образуются на длинном; нейтральным видам хватает и антезинов и гиббереллинов как на длинном, так и на коротком дне.

Схема, построенная на совокупности биологических реакций, требовала прямых доказательств в двух направлениях. Первое пришло сразу—с помощью этанола и ацетона были получены природные гиббереллины из вегетирующих на длинном дне растений короткодневного вида—табака Мамонт, введены в вегетирующие на коротком дне растения длиннодневного вида—рудбекии, и в результате суммирования двух групп веществ—гиббереллинов от табака и антезинов в рудбекии—началось цветение рудбекии на коротком дне.

Второе, в обратном направлении—получение природных антезинов из розеточных растений длиннодневного вида (рудбекии), находящихся



-  Флориген = гиббереллины + антезины, необходимые для цветения.
-  Гиббереллины-гормоны, необходимые для образования стеблей.
-  Антезины-гормоны, необходимые для образования цветков.

Рис. 6. Гормональные факторы цветения растений, Г—гиббереллины, А—антезины, Д—длинный день, К—короткий день. Цветение растений наступает только при наличии двух групп гормонов—гиббереллинов и антезинов (Схема 1958 г.).

на коротком дне, и введение их в вегетирующие на длинном дне растения короткодневного вида (табака Мамонт) до сих пор не доказано. И это находит объяснение в том, что учение о гиббереллинах получило большое развитие—известны структуры, физико-химические свойства и функции свыше 35 гиббереллинов. Об антезинах же мы пока что делаем только различные предположения.

Представленная схема дала новое понимание прежних моделей, которые раньше находили однозначное обоснование. Индукция к цветению или ее отсутствие у длиннодневного вида (рудбекии) связано с изменениями в содержании гиббереллинов. Во всех наших опытах с влиянием длины дня, с индукцией, реакцией прерывания светом, содержанием растений в темноте и на свету результаты непосредственных определений полностью совпадали с эффектом препаратов гиббереллинов, вносимых извне. Было прочно установлено, что гиббереллины являются важнейшим звеном в гормональной регуляции цветения растений.

Большой размах работ с гиббереллинами был связан не только со значением этого вещества в познании процессов гормональной регуляции роста и развития, но и с теми перспективами, которые открывались в связи с этим в практике растениеводства.

Помню, что, когда у нас в стране только налаживалось производство гиббереллинов, нам удалось получить разрешение Президента Академии наук СССР того периода времени академика А. Н. Несмеянова на приобретение на валюту 3 кг английского гиббереллина (поистине астрономического количества для такого активного вещества):

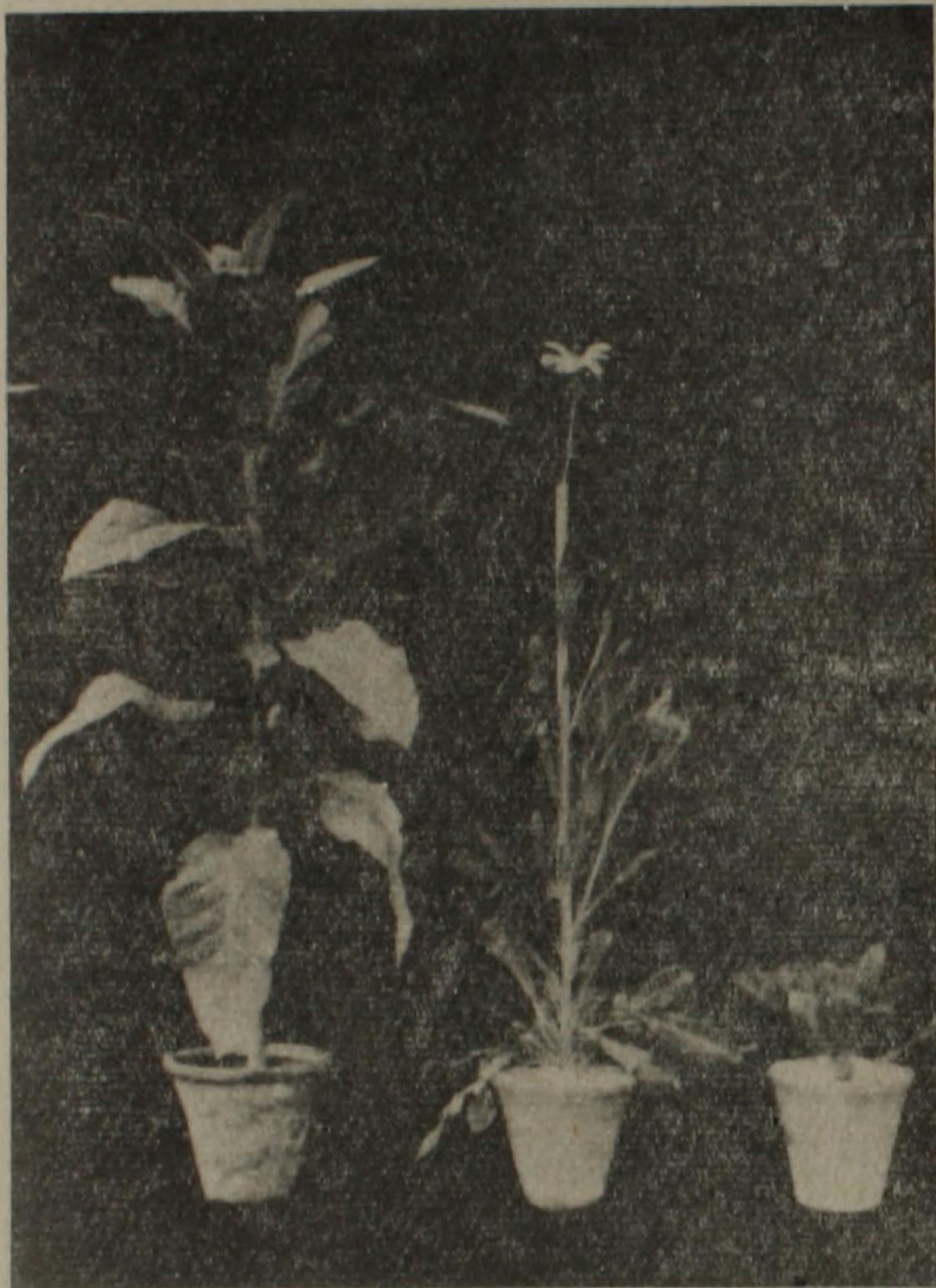


Рис. 7. Цветение длиннодневного вида—рудбекии на коротком дне после обработки экстрактом эндогенных гиббереллинов из листьев короткодневного вида—табака Мамонт, находившегося на длинном дне (в центре). Слева—табак Мамонт на длинном дне, справа—рудбекия на коротком дне (Фото 18.IX.1959 г.).

а спустя некоторое время мелкие порции гиббереллина вместе с краткой инструкцией были разосланы в сотни научных и опытных учреждений нашей страны.

Индукция к цветению или ее отсутствие у короткодневных видов связана с изменениями содержания веществ типа антезинов, но о природе их мы судим лишь по биологическим реакциям. За последние годы появились сообщения о получении этих веществ в виде флоритеновой кислоты или в виде липидов, выделенных из экстрактов листьев цветущих растений. Все эти сообщения не получили дальнейшего решающего подтверждения. Однако многочисленные косвенные факты принципиального значения вселяют в нас уверенность в том, что открытие антезинов—дело недалекого будущего.

*Бикомпонентная гормональная система и загадка фотопериодизма.* В последние годы в нашей лаборатории были получены новые данные, свидетельствующие о наличии двух самостоятельных групп гормо-

нов цветения, т. е. в пользу существования бикомпонентной гормональной системы. Они были получены в опытах с прививками бриофиллума и в опытах с передвижением гормонов в растениях периллы. Бриофиллум относится к числу длинно-короткодневных видов, обладающих двухступенчатой фотопериодической реакцией—растения зацветают только в том случае, если сначала находятся на длинном, а затем на коротком дне; на постоянном длинном или постоянно коротком они не цветут. С нашей точки зрения, это означает, что сначала на длинном дне идет образование гиббереллинов, а затем на коротком—образование антезинов и, когда содержание тех и других достигает определенного уровня, начинаются процессы, ведущие к зацветанию. Если это так, то следовало ожидать, что при прививке, в которой подвой находится на длинном дне, а привой на коротком дне, побеги, находящиеся между ними, должны цвести за счет гиббереллинов, поступающих из листьев подвоя, и антезинов, поступающих из листьев привоя. Прививки, сделан-



Рис. 8. Схема прививок бриофиллума. Слева направо: контрольная—привой, побеги и подвой на длинном дне; опытная—привой на коротком, побеги и подвой на длинном дне; опытная—привой и побеги на коротком, подвой на длинном дне; контрольная—привой, побеги и подвой на коротком дне (Схема 1970 г.).

ные по такой схеме, дали положительные результаты и показали, что последовательная экспозиция растений во времени—с длинного на короткий день—может быть заменена одновременной экспозицией в пространстве, т. е. при прививке длиннодневного и короткодневного компонентов. В опытах с красной периллой изучалось передвижение гиббереллинов и веществ типа антезинов по целому растению. На одних растениях изучали передвижение гормонов из нижних листьев в верхние побеги, на других—из верхних листьев в нижние побеги; на половине растений делалось кольцевание стебля между листьями и побегами. При изучении передвижения гиббереллинов листья смачивались раствором его, а на побегах-индикаторах отмечалась ростовая реакция; при

изучении передвижения антезинов листья покрывались футлярами на короткий день, а на побегах-индикаторах отмечалось образование цветков. Выяснилось, что гиббереллины свободно и быстро передвигаются вверх как по флоэме, так и по ксилеме, тогда как вниз их передвижение замедлено; антезины передвигаются свободно и быстро вверх и вниз и только по флоэме. Таким образом, было доказано различие в направлении и путях передвижения гиббереллинов и антезинов.

Вместе с тем в других опытах было показано, что вещества, ингибирующие цветение длиннодневных видов—абсцизовая кислота, ретардант ССС и другие—не влияли на задержку зацветания короткодневных видов. Такое различие в природе ингибиторов цветения соответствует различию в природе гормонов, определяющих зацветание—у длиннодневных ими являются гиббереллины, у короткодневных—антезины.

Представление о бикомпонентной системе гормонов цветения позволило подойти к решению загадки фотопериодизма растений—почему

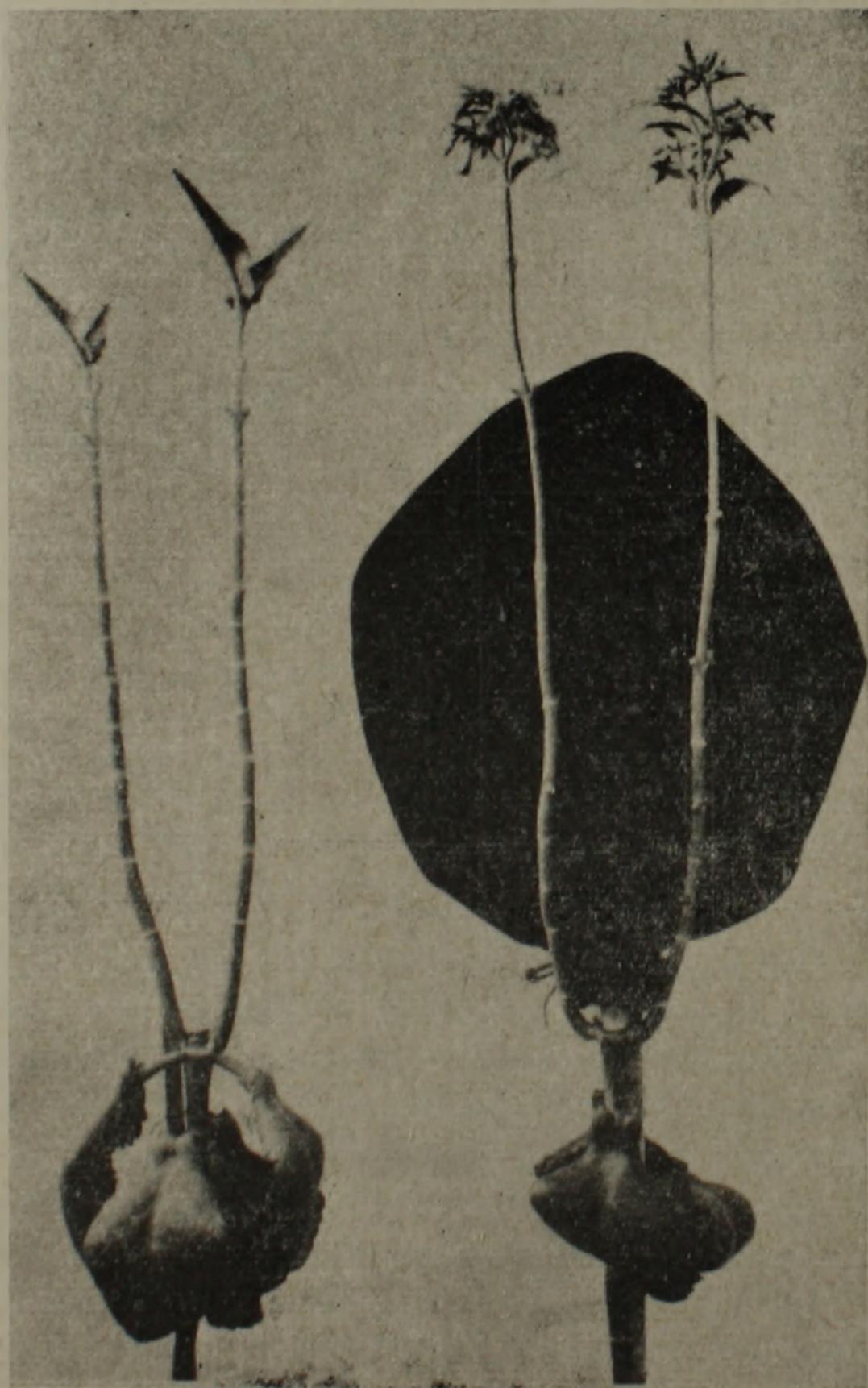


Рис. 9 (объяснение см. на стр. 17 под рис. 9Б).

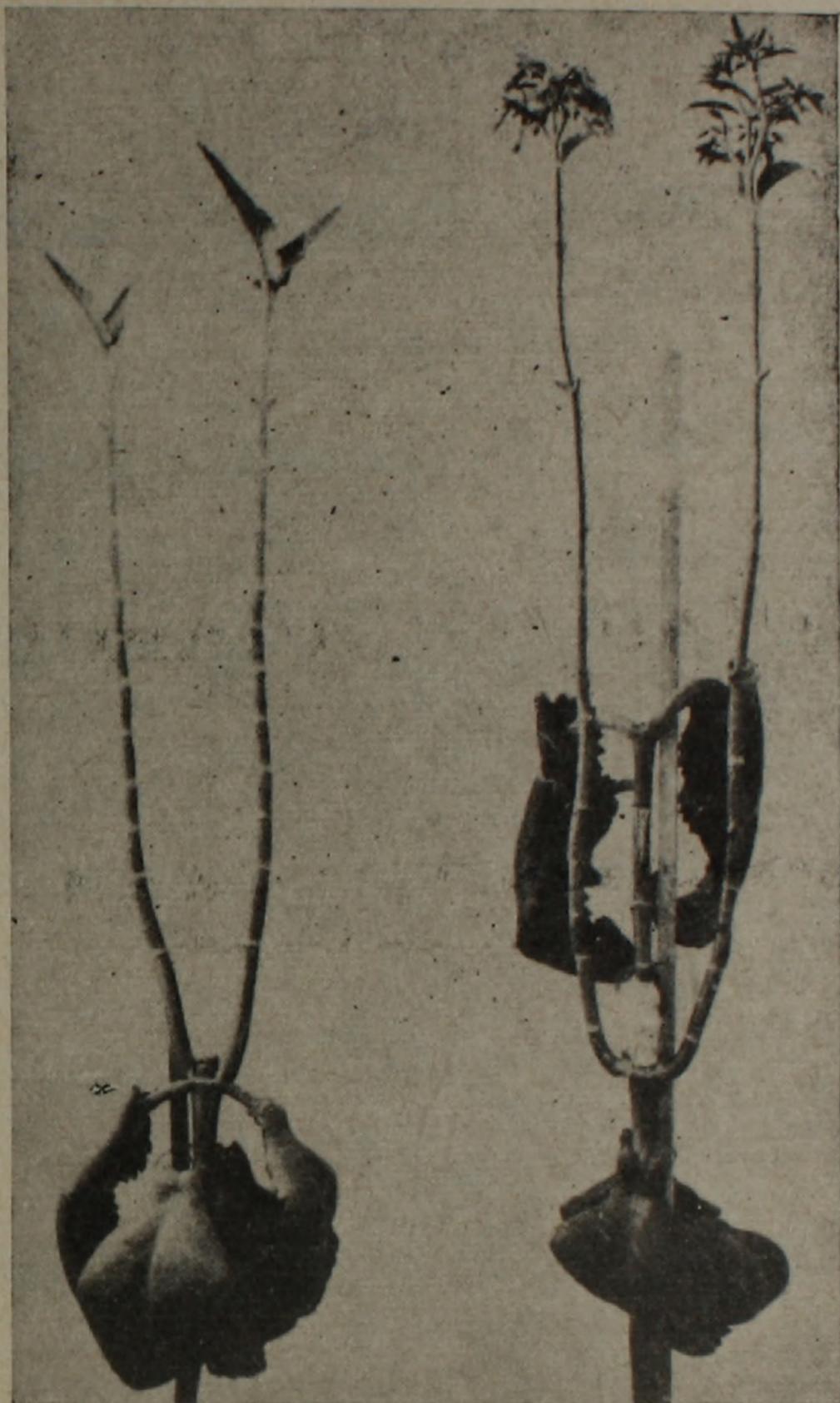
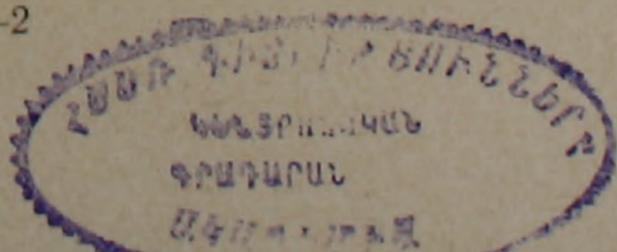


Рис. 9. Цветение срединных побегов бриофиллума на длинном дне под влиянием веществ, одновременно поступающих из короткодневного привоя и длиннодневного подвоя\* (справа). В контрольной прививке с листьями на длинном дне вегетативный рост побегов (слева). А. Опытная прививка с футляром, Б—без футляра (Фото 30.XI. 1970 г.).

растения длинного дня цветут на длинном дне, а растения короткого дня на коротком дне.

Б. выяснилось, что цветение как главный артерий фотопериодической реакции зацветания различен у длиннодневных и короткодневных видов. При этом у длиннодневных утрачена наследственно фиксированная способность к синтезу гиббереллинов на коротком дне, и эта утрата восполняется образованием их на длинном дне; у короткодневных видов утрачена способность к синтезу антезинов на длинном дне, и эта утрата восполняется их образованием на коротком дне. Образование гормонов у представителей разных фотопериодических видов складывается по-разному — у нейтральных видов имеется полностью автономная регуляция; у длиннодневных и короткодневных видов в от-



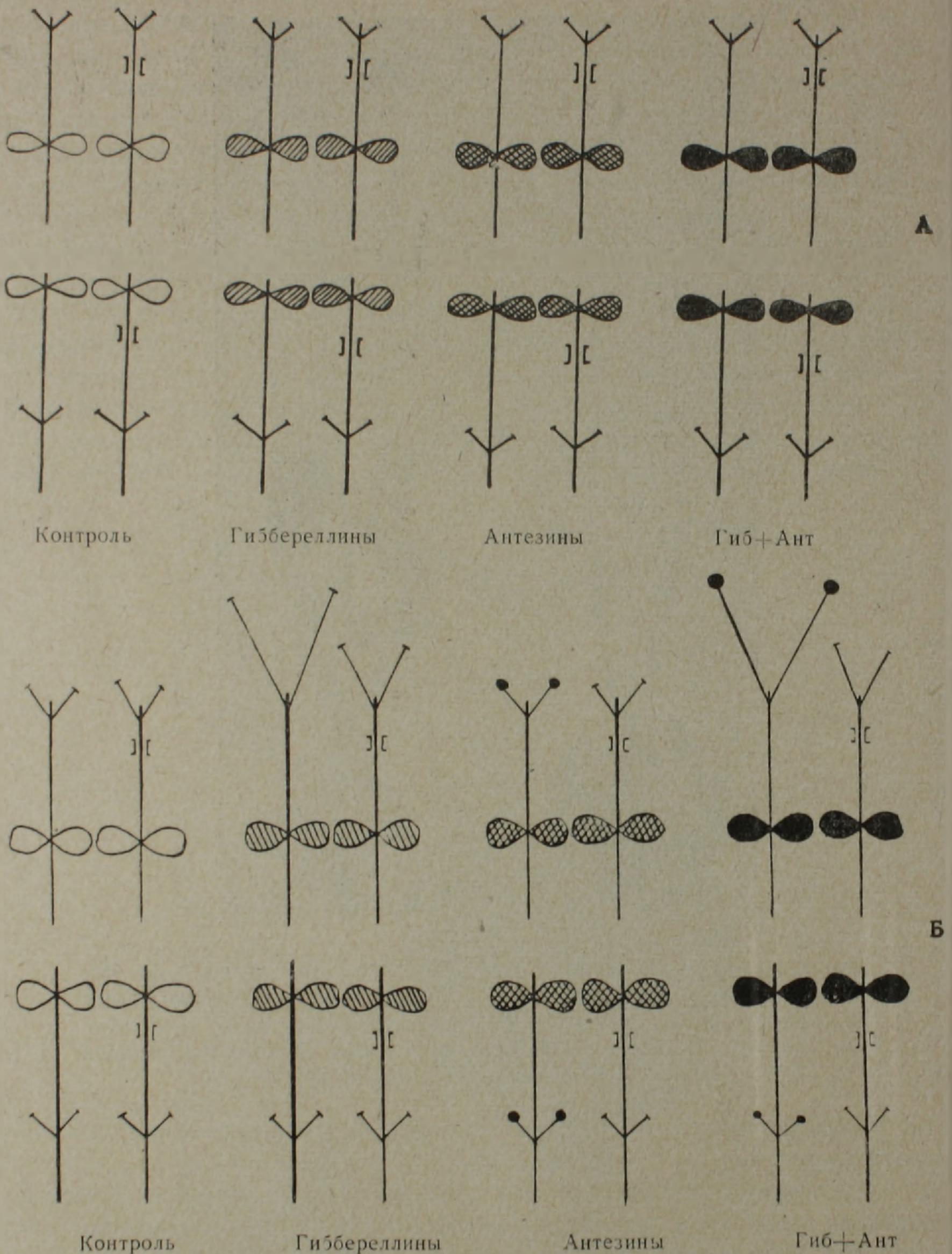


Рис. 10. Передвижение гиббереллинов и веществ типа антезинов. Верхний ряд—передвижение гормонов из нижних листьев в верхние побеги; нижний ряд—передвижение гормонов из верхних листьев в нижние побеги. 1, 2—контроль; 3, 4—передвижение гиббереллинов; 5, 6—передвижение антезинов; 7, 8—передвижение гиббереллинов и антезинов одновременно. А. Состояние побегов в начале опыта. Б. Состояние побегов в конце опыта (Схема 1971 г.).

ношении одной группы гормонов автономная и в отношении другой— фотопериодическая регуляция; у длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных видов—только фотопериодическая регуляция.

*Листовая и каллусная модели цветения.* Фотопериодическая реакция цветения растений осуществляется в две фазы: листовую и стеблевую. Основой изучения процессов фотопериодизма и цветения растений длительное время являлась листовая модель, которой широко пользовались при изучении процессов, протекающих в листьях. За последние годы, помимо изучения листовой фазы, началось изучение стеблевой фазы, т. е. процессов, происходящих в стеблевых почках и в тканях, прилегающих к ним.

Эти исследования велись в аспекте выяснения локусов действия гиббереллинов и антезинов. Полученные данные свидетельствуют о последовательном действии сначала гиббереллинов на модулярную зону, а затем веществ типа антезинов на центральную зону апекса. Вместе с тем были использованы пробирочные культуры изолированных почек, с по-



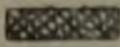
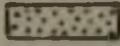
-  Гиббереллины-гормоны, необходимые для образования стеблей.
-  Антезины-гормоны, необходимые для образования цветков.
-  Флориген = гиббереллины + антезины, необходимые для цветения.

Рис. 11. Фотопериодическая и автономная регуляция цветения растений. Д—длинный день, К—короткий день, Г—гиббереллины, А—антезины. У короткодневного вида гиббереллины имеются в результате автономной регуляции, антезины возникают в результате фотопериодической, у нейтрального вида гиббереллины и антезины имеются в результате автономной регуляции; у длиннодневного вида антезины имеются в результате автономной регуляции, гиббереллины возникают в результате фотопериодической (Схема 1970 г.).

мощью которых исследовалось влияние физиологически активных соединений на развивающиеся миниатюрные растеньица. Наконец в лаборатории была разработана, как наиболее перспективная, каллусная модель цветения на трех видах табака—нейтрального табака Трапезонд,

длиннодневного Сильвестриса и короткодневного Мамонта. Разработка этой модели была начата американским физиологом Фолке Скугом, затем французским ученым Полем Шуаром: на нейтральном виде, табаке Висконсен 38 и нами была расширена на трех видах табака.

Не касаясь условий культуры каллусов, укажем на основные факты. Каллусы, полученные на отрезках стеблей нейтрального вида табака Трапезонд, взятых с цветущих растений, давали начало бутонам и цветкам, тогда как взятые с вегетирующих растений давали только вегетативные почки. Каллусы, полученные на отрезках стеблей короткодневного вида Мамонт и длиннодневного вида—Сильвестрис, взятых как с цветущих, так и вегетирующих растений, давали вегетативные почки. Из всех этих культур пока что наиболее перспективной представляется культура каллусов нейтральных видов, дающих «вегетативные» и «цветочные» каллусы и, следовательно, дающих возможность для морфогенетических и биохимических исследований, которые уже начаты.



ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СТЕБЕЛЬНЫХ КАЛЛУСОВ

Рис. 12. Сочетание результатов изучения процессов фотопериодической регуляции на листовой модели и изучения процессов автономной регуляции на каллусной модели цветения. Верхний ряд—воспроизведение схемы 1970 года (рис. 11); нижний ряд—морфогенез каллусов отрезков стеблей. Каллусы нейтрального табака Трапезонд с цветущих растений на длинном и коротком дне дают цветочные почки (в центре); короткодневного табака Мамонт с вегетирующих растений длинного дня и цветущих короткого дня одинаково дают вегетативные почки (слева); длиннодневного табака Сильвестриса с цветущих растений длинного дня и вегетирующих короткого дня дают одинаково вегетативные почки (справа) (Схема 1972 г.).

Таким образом, в наших руках в настоящее время и листовая модель для изучения процессов фотопериодической регуляции, и каллусная модель для изучения процессов эндогенной или автономной регуляции. Попытка объединения результатов исследований, проведенных с помощью этих двух моделей, приведена на последней схеме 1972 года. Она дает схематическое объяснение тому, что каллусы фотопериодически чувствительных Мамонта и Сильвестриса, взятых с цветущих растений, остаются в таком же вегетативном состоянии, как и каллусы с вегетирующих растений, тогда как в случае Трапезонда они ведут себя адекватно состоянию растений, с которых взяты. Каллусы с отрезков стеблей с цветущих растений Трапезонда обладают эндогенной способностью к образованию обеих групп гормонов, тогда как каллусы с цветущих растений Мамонта обладают такой же способностью только в отношении гиббереллинов, а у Сильвестриса только в отношении антезинов.

Одновременное и комплексное изучение фотопериодической и автономной регуляции цветения сейчас особенно необходимо в связи с последними достижениями биологической науки: фотопериодической регуляции—потому что гормоны являются индукторами, влияющими на определенные звенья наследственного механизма; автономной регуляции—потому что эти звенья как раз и определяют тот или иной ход работы наследственного механизма.

В этой связи позволю себе закончить свое повествование аналогией, которая, не имея силу прямого аргумента, помогает нам яснее представить себе картину взаимоотношения факторов внешней среды и факторов генетических. Как на пианино при полном наборе клавиатуры искусные руки пианиста приводят в движение определенные клавиши и их сочетания, и рождается и звучит красивая мелодия, так и в геноме растений внешние факторы, а затем и внутренние эффекторы приводят в действие определенные гены и их сочетания, и растения ведут свою жизненную симфонию.

В заключение хочу поблагодарить своих учителей как Университетского периода, так и более поздних этапов научной работы, обратиться к их светлой памяти. Хочу поблагодарить своих помощников и товарищей по работе, работавших со мной в разные периоды научной жизни, работающих со мной и теперь—без них я не смог бы представить изложенной мною истории научных исканий.

Институт физиологии растений  
им. Тимирязева АН СССР

Поступило 12.XII 1972 г.