

БОТАНИКА

А. Е. Кожин

Современные представления о физиологической сущности процессов стадийного развития однолетних растений

С точки зрения физиолога, теория стадийного развития растений в современном ее состоянии, говоря словами М. Г. Холодного (1933), „представляет в настоящее время не более чем простое описание взаимоотношений между совершающимися в растительном организме явлениями развития и комплексом воздействий, исходящих из окружающей его внешней среды“.

Познание внутренней сущности явлений стадийного развития, которая может быть вскрыта только глубоким анализом этих явлений методами современной физиологии—дело, конечно, длительной и разносторонней работы многих исследователей. В процессе этой работы, особенно в самом начале изучения проблемы, исследовательская мысль, как всегда, ищет ответов на поставленные вопросы, создавая различные гипотезы о наблюдаемых в эксперименте явлениях, о их внутренней сущности.

В настоящей статье автор ставит своей целью критически рассмотреть представления исследователей развития растений о физиологической сущности процессов этого развития.

Теория стадийного развития растений в ее первоначальном виде устанавливала, как известно, две стадии развития—яровизации и световую. Большинство последующих работ исследователей посвящено, главным образом, подробному изучению этих же двух стадий у различных растений.

Новое в теорию стадийного развития было внесено началом изучения предполагаемой третьей стадии—стадии гаметогенеза или спорогенной. Наиболее полно гаметогенез как стадия освещен в работах Сапегина. Морфологическое и анатомическое изучение хода развития колоса пшеницы привели этого исследователя к установлению нижней границы спорогенеза сначала по резкому перелому в ходе органобразования, а затем и физиологически, на основании различий в реагировании растений в этой стадии на окружающую среду, по сравнению со световой (Сапегин, 1938, 1939, 1940, 1941, 1942).

Сапегин считает, что весь процесс развития однолетнего растения протекает в четыре стадии. „По своему морфологическому содержанию, говорит он, стадия яровизации является вегетативной, световая стадия—споролистной, колосковой, третья стадия—половой, спорогаметогенной; остается еще четвертая стадия—эмбриогенная, зародышевая—семенная“.

Еременко (1936, 1938, 1939) различает еще промежуточный период в развитии однолетников, приходящиеся между стадиями яровизации и световой. В этом периоде, по Еременко, происходит формирование листовой пластинки, поэтому потребность в определенном фотопериоде еще не проявляется; дифференцировка зачаточного колоса также еще отсутствует.

В последнее время Модилевский (1943) опубликовал статью по анализу фаз развития зародыша у растений, в которой он приходит к выводу о возможности допущения не одной, а двух стадий эмбрионального развития покрытосеменных растений. На основании данных своего многолетнего изучения эмбриологических процессов у покрытосеменных растений автор рассмотрел эти процессы под углом зрения учения о стадийном развитии. Автор считает, что в развитии зародыша покрытосеменного растения наблюдаются те качественно переломные моменты, без которых невозможно дальнейшее нормальное развитие и которые отличаются друг от друга различной реакцией на окружающие условия, что служит, как известно, основной характеристикой стадии развития. Допускаемые им стадии эмбрионального развития он характеризует следующим образом: „Первая стадия—стадия накопления „сырьевого“ химического материала в весьма ограниченных количествах, однако, достаточных для последующих потребностей зародыша во второй эмбриональной стадии. Морфологически первая стадия характеризуется образованием (у злаков, по крайней мере) зародыша со всеми органами при недоконченной, однако, дифференцировке тканей этих органов. Основной физиологической чертой первой эмбриональной стадии является полное отсутствие способностей такой зерновки при отделении от материнского растения прорасть.“

Вторая стадия—стадия физиологического созревания, связана с биохимической перестройкой „сырьевого“ материала и образованием активирующих и эргастических веществ. С морфологической стороны она характеризуется окончанием развития и роста зародыша с дифференцировкой тканей зародыша и зерновки, а с физиологической—возникновением у зародыша впервые способности прорасть при обеспечении определенных условий; переход при этом к автотрофному существованию обеспечивает реализацию последующих стадий, приводящих к цветению и плодоношению“.

Далее Модилевский указывает на существование этапа экологического созревания семени, являющегося приспособлением к соответствующим экологическим условиям, когда клетки зародыша и эндо-

сперма в избытке заполняются эргастическими веществами при одновременной потере воды и замедлении жизненных процессов.

Таким образом, в схеме Модилевского весь цикл развития растения от зиготы до зиготы следующего поколения укладывается в пять стадий: „Первые две стадии—стадия накопления „сырьевого“ химического материала и стадия физиологического созревания—связаны с эмбриональным развитием организма и составляют период формирования спорофита. Далее следует период анабиоза спорофита, представляющий собой приспособление к экологическим условиям и не входящий непосредственно в цикл развития особи. Третья и четвертая стадии—стадия яровизации и световая—составляют третий период автотрофного существования спорофита. Пятая-же стадия—спорогенная—представляет собой период формирования гаметофита и зачатия спорофита следующего поколения“.

Будущее исследование решит, есть ли достаточно оснований для выделения двух эмбриональных стадий, устанавливаемых Модилевским, или эмбриональное развитие надо рассматривать протекающим в одну стадию.

Другой ряд работ по стадийности развития покрытосеменных растений был направлен на выяснение природы процессов в рамках стадий яровизации и световой. Многие из работ в вышеуказанных направлениях были посвящены выяснению физиологических процессов, происходящих в озимых растениях при пониженных температурах.

Ранние работы Гасснера объясняли физиологическую сущность процессов яровизации на основании взглядов Клебса, т. е. изменением отношения C/N в сторону увеличения количества сахаров, которое идет при низких температурах значительно быстрее, чем увеличение азотистых веществ. Позднейшие работы ряда исследователей были направлены поэтому на изучение изменений в азотисто-углеводном обмене. Эти работы, преимущественно со злаками (Platenius, 1932, Hard-Karrer and Dickson, 1934, Polster, 1938, Purvis, 1934), однако, показали весьма широкие пределы колебания отношения C/N как у растений, дающих стрелку, так и нестрелкующихся, а также одинаковость содержания углеводов в листьях растений, кустящихся при высокой температуре и колосящихся при низкой. Поэтому изменения в азотисто-углеводном обмене при яровизации после этих работ не могут рассматриваться больше как качественные сдвиги, вызывающие изменения в направлении развития озимых растений.

Другой ряд работ (Демковский, 1932, Рихтер, Ранцан и Пеккер, 1933, Савостин и Окунцов, 1934, Филиппенко, 1936, Сапожникова, 1935, Coville, 1920, Сисакян, 1936) был направлен на изучение активности ферментативного аппарата, главным образом, усиления активности гидролитических ферментов при яровизации. Отсюда делалась попытка видеть в этих процессах основной внутренний фактор, лежащий в основе качественного (стадийного) сдвига в развитии.

Несомненно прав Чайлахян, приходящий в своей статье о физиологической природе яровизации (1942) к такому заключению по поводу всех вышеуказанных работ: „Если сопоставить между собой тот факт, что все анализы растворимых углеводов и азотистых соединений, а также активности ферментов, были произведены в семенах, где большую часть исходного аналитического материала составляет эндосперм, или в зеленых листьях и побегах растений, с тем фактом, что процессы яровизации происходят у семян в зародышах, а у зеленых растений в точках роста, то станет ясным, что природу процессов яровизации объяснить на базе полученных данных по изменениям в азотисто-углеводном обмене и работе ферментативного аппарата нельзя“.

В последних своих работах по вопросу о влиянии на подготовку к цветению азотисто-углеводного обмена Чайлахян (1944) приходит к выводам, стоящим в полном противоречии со взглядами Клебса. „Цветение растений, говорит он, и процессы, подготовляющие цветение, связаны с явлениями регуляторного характера и не вытекают из того или иного соотношения питательных веществ. Однако, образование гормональных веществ у некоторых растений короткодневного типа связано с наличием большого количества азотистых соединений при относительно бедном содержании углеводов“. Эта точка зрения, коль скоро она будет подтверждена дальнейшими наблюдениями и экспериментами, существенно меняет вопрос о роли азотистого питания в развитии растения в том виде, как он трактуется в физиологии минерального питания растений.

Другим подходом к выяснению физиологической природы процессов яровизации является предположение о возможной роли в этих процессах веществ характера регуляторов развития—растительных гормонов. Предположение о роли в процессах яровизации ауксинов эндосперма семян было сделано Холодным (1936, 1937). В дальнейшем оно не нашло подтверждения. В исследованиях Чайлахяна и Ждановой (1938) по определению ростовых гормонов в зародышах семян яровых и озимых растений при пониженной температуре выяснилось, что количество этих гормонов в яровизированных зародышах даже меньше, чем у неяровизированных. К таким же отрицательным выводам приводят и опыты Тимана и Лана (Thimann and Lane, 1938). Особенно доказательны опыты Грегори и Парвис (Gregory and Purvis, 1938) и Грегори и Роппа (Gregory and Ropp, 1938) с яровизацией зародышей озимой ржи, предварительно отделенных от сухих семян. Эти опыты окончательно отвергают предположение о возможной роли ростовых гормонов эндосперма семян в яровизации растений.

Другое предположение об участии растительных гормонов в процессах яровизации было сделано Грегори и Парвис в их исследовании по обратимости яровизационного процесса (Gregory and Purvis, 1938). В этих опытах было произведено снятие эффекта ярови-

зации у озимой „Петкусской“ ржи высокой температурой (20°C), которая чередовалась с температурой яровизации (1°C) через день в течение 12 недель. Авторы высказывают предположение, что в процессе яровизации в зародыше накапливается какое-то вещество— „предшественник“ „цветообразующего“ вещества. У яровых растений образование этого вещества, по их мнению, должно зависеть от генетического фактора, а у озимых—от низких температур прорастания, т. е. происходит фенотипически.

Предположение об образовании при яровизации вещества, предшествующего образованию „цветообразующего“ гормона, было сделано еще раньше Чайлахяном (1937). „На основании фактов, говорит Чайлахян (1942), полученных при изучении природы процессов, возникающих в растениях под влиянием светового воздействия, можно было полагать, что в основе яровизации растений лежат процессы накопления специфических веществ гормонального характера, из которых в результате дальнейших химических изменений в определенных условиях длины дня возникают гормоны цветения. Нет сомнения в том, что яровизация влияет и на общий химизм растений, химический состав, динамику изменений различных веществ, ферментативный аппарат и степень его активности, но при всех этих изменениях, или вернее, в связи и на фоне их, большую роль играют гормональные вещества“. Некоторые опыты Чайлахяна со свеклой (1938, 1939, 1942) и особенно работы Мельхерса с однолетней и двухлетней беленой (Melchers, 1936, 1937), а также с петунией (1937) и табаком (1939) дали результаты, на основании которых можно с достаточным основанием заключить, что при прививках яровизированных пониженной температурой, стрелкующихся (или цветущих) розеток двухлетних форм на неяровизированные, нестрелкующиеся розетки, стрелкование последних вызывается переходом какого-то вещества гормонального типа из яровизированного растения в неяровизированное. Авторами указанных выше работ вещество это также рассматривается как отличное от гормона цветения специфическое вещество яровизации. Мельхерс (1939) предложил для этого вещества название „верналин“, считая также, что из него в дальнейшем под влиянием соответствующего фотопериода образуется гормон цветения. Подчеркивая эту связь с гормоном цветения, Чайлахян (1937) предложил назвать вещество яровизации „протофлоригеном“, т. е. предшественником цветообразующего гормона, названного им „флоригеном“.

Если принять высказанные выше предположения об образовании в озимых растениях под влиянием низких температур вещества яровизации, являющегося исходным для образования гормона цветения, то можно представить себе, в виде рабочей гипотезы, что эти явления протекают по такой схеме: у яровых растений под влиянием генетических факторов, а у озимых—пониженных температур, в точках роста, где воспринимается яровизационное воздействие, обра-

зуется вещество яровизации, которым снабжаются молодые, возникающие в точках роста листья; под влиянием фотопериода в вырастающих листьях из этого вещества образуется гормон цветения. Оба эти вещества могут транспортироваться по растению и при прививках из привоя в подвой и обратно.

Такова картина современных гипотетических представлений о физиологической природе внутренних процессов, протекающих в стадии яровизации растений.

Физиологическая сущность процессов, протекающих в световой стадии развития растений, также была предметом изучения ряда исследователей и здесь также были высказаны гипотетические взгляды на природу этих явлений. Вскоре после открытия Гарнером и Аллардом явления фотопериодизма стали накапливаться факты различного и независимого реагирования разных ветвей и побегов одного растения на различные фотопериоды (Разумов, 1931). Эти наблюдения привели затем к постановке вопроса: какие же органы растения воспринимают фотопериодическое воздействие? Разрешение этого вопроса дали работы трех исследователей, сделанные независимо одна от другой, а именно, работы Мошкова (1936), Чайлахяна (1936) и Псарева (1936). Как известно, эти исследования привели к установлению факта восприятия фотопериодического воздействия листьями и передачи этого воздействия к точкам роста растений. Этот стимул в точках роста изменяет направление дифференцировок меристемы и приводит к переходу растения от вегетативного роста к цветению и плодоношению.

На основании наблюдений и экспериментов над передачей фотопериодического стимула из листьев к точкам роста, была высказана гипотеза о выработке в листьях под влиянием определенного фотопериода какого-то вещества (или веществ), отличного от продуктов ассимиляции, имеющего характер гормона (Чайлахян, 1936, Мошков, 1936, Kuiper a. Wiersum, 1936). Для этого вещества Чайлахян, более подробно разработавший в своей монографии (1937) гормональную теорию перехода растения к цветению, как указывалось выше, предложил название „флориген“ или цветообразующий гормон. К этой гипотезе в дальнейшем присоединились и другие авторы (Melchers, 1937, Любименко и Буслова 1937).

Подтверждение гипотезы о гормональной природе вещества, передающего фотопериодический стимул к точкам роста, было дано особенно экспериментами Гамнера и Боннера (Hamner и Bonner, 1938), Мельхерса (Melchers, 1939), Обшила (Obšil, 1939) и Уайспроу (Withrow a. Withrow R., 1943).

Однако, существуют иные взгляды на физиологию перехода растения от вегетативного развития к репродуктивному.

Так, Холодный (1939, 1940), осуждая данные вышеприведенных работ, приходит к заключению, что из этих опытов вовсе не следует, что мы должны допустить существование специфического цве-

тообразующего гормона". Исходя из роли фитогормонов в явлениях роста и морфогенеза, участвующих в этих явлениях не в отдельности, а целым комплексом, он приходит к заключению, что „и переход растения от вегетативного развития к репродуктивному, поскольку он зависит от действия фитогормонов, не представляет собой исключения из общего правила; другими словами, естественно предположить, что этот переход обусловливается накоплением в листьях определенного (по качественному составу и по количественным соотношениям между отдельными компонентами) комплекса фитогормонов из числа тех, которые и в других физиологических процессах играют роль важнейших внутренних факторов“.

В сущности, взгляд Холодного на природу фактора, вызывающего цветение, не стоит в резком противоречии со взглядами авторов, принимающих существование специального гормона цветения. Ведь, разделяя эту последнюю точку зрения, нужно считать, что предполагаемый специфический гормон цветения („флориген“ Чайлахяна), образующийся в листьях в условиях определенного фотопериода, является лишь дифференциатором цветения. Вопрос же об участии этого гормона, изолированно или в комплексе с другими веществами гормональной природы, в процессах развития—это уже другой вопрос, не имеющий прямого отношения к его функции дифференцировать цветение. Биологические явления вообще чрезвычайно сложны, и с этой точки зрения, принимая существование отдельного гормона—дифференциатора цветения, нужно думать, что этот гормон действует не изолированно, а в комплексе с другими подобными ему веществами. Такая точка зрения, между прочим, принята теперь в генетике в вопросе о действии гена. Например, по поводу действия факторов половой хромосомы раздельнополых организмов Вильсон (1940) говорит: „Поддерживая взгляд, что половые хромосомы суть истинные определяющие пол факторы, мы должны остерегаться грубого представления о них как об определителях в каком-либо исключительном смысле. В отношении к полу, как и к другим наследственным тенденциям, хромосомы составляют лишь часть более крупного факториального комплекса, в который входят другие хромосомы (аутосомы), а также цитоплазматические факторы. Так как, однако, они создают видимое различие между полами, мы можем сейчас, в целях удобства, говорить о них как об „определителях пола“ или „дифференциаторах пола“... Поэтому и дифференциатор цветения, с этой точки зрения, с полным основанием может быть назван, в целях удобства, гормоном цветения и как таковой изучаться, вероятное же действие его в растении надо представлять комплексным с другими фитогормонами.“

В работе Мельхерса есть еще одно наблюдение, говорящее о значительно большей сложности процесса перехода растения из вегетативной фазы в генеративную, чем это представляется на основании положений теории флоригена. Когда на длиннодневное двухлет-

нее растение—белену в первый год ее развития были привиты стебли короткодневного однолетнего табака Мериленд Мамонт, и этот привой получал длинный день, то зацветал только длиннодневный компонент прививки—подвой белена, сам же короткодневный табак при этом не цвел. Если привой той же комбинации прививки получал короткий день, то цвели оба компонента—и привой и подвой. Второй случай легко объясняется с позиции теории флоригена. Труднее объяснить с этих позиций первый случай, который Холодный и считает косвенным подтверждением своего предположения о комплексном участии фитогормонов в явлении перехода растения к цветению. „Эти опыты, говорит он, делают весьма вероятным, что в вегетационных верхушках двухлетней расы белены на первом году их развития органы полового размножения не закладываются только потому, что им нехватает одного или нескольких звеньев из необходимого для цветения комплекса фитогормонов. С другой стороны, именно эти „лимитирующие цветение“ вещества находятся в достаточном количестве в тканях привоя—табака, откуда они и переходят в ткани подвоя. Самому привою, очевидно, нехватает каких-то других веществ, которых оно не может образовать в условиях долгого дня и которыми его не в состоянии снабдить и подвой—белена“.

Тут вспоминается и старый эксперимент Фехтинга с репой, сделанный им с целью продлить жизнь нижних почек отцветающего экземпляра этого двухлетнего растения. Пересадка почек была сделана Фехтингом на однолетние и двухлетние экземпляры репы. В результате, на однолетнем растении приросшие почки дали листовые побеги, а на двухлетнем—цветоносные побеги. Так как в этом эксперименте не ставилась цель изучения поведения этих почек в отношении перехода побегов, выросших из них, в репродуктивную фазу, и листья этих побегов не обрывались, то, следовательно, они развивались под влиянием своей собственной листвы. Листья эти получали свойственный этому растению фотопериод, и система „лист—точка роста“ побегов должна была бы поэтому вести себя одинаково как на одном, так и на другом подвое. Однако, в действительности поведение побегов было неодинаково, и отсюда также можно заключить, что двухлетний экземпляр репы передал пересаженной на него почке какое-то вещество, какого не получила почка на однолетнем экземпляре. Деятельность же листьев, развившихся из той и другой почки, должна была быть аналогичной. Проще всего, конечно, сделать предположение, что это гипотетическое вещество есть вещество яровизации—„верналин“ или „протофлориген“—что и было сделано Мельхерсом и Чайлахяном, но можно видеть в нем и компонента комплекса фитогормонов, как это представляется Холодному.

Если ко всему вышесказанному привести еще и опыты Боргстрема (Borgström, 1939), получившего цветение гороха, выращенного им из семян в полной темноте на агаре, в который прибавлялись

минеральные соли, сахара и гетероауксин, т. е. с полным исключением световой индукции в развитии, то из всего этого можно заключить, что явление перехода растения в репродуктивную фазу физиологически очень сложно, и что участие в нем фитогормонов в комплексе с дифференциатором цветения—гормоном цветения несомненно.

А. Потапенко в своем недавнем сообщении „К вопросу о физиологии фотопериодизма“ (1944) приходит к предположениям, еще более отличающимся от теории цветообразующего гормона. „Если до сих пор,—говорит он,—фотопериодические импульсы не удалось еще экспериментально отделить от обычной продукции листа, ассимилятов, то возникает вопрос, не являются ли ассимилянты (сахар и т. п.), носителями фотопериодических импульсов. Передача фотопериодической реакции из листьев в точки роста тем не менее имеют ясную гормональную природу. Противоречие исчезнет, если допустить, что гормональные импульсы транспортируются не только особыми специализированными веществами, но и обычными пластическими соединениями. Нужно думать, что и гормоны были когда-то компонентами обычного обмена веществ, т. е. строительным и топливным материалом или продуктами распада. Специализировались же они на транспортировке гормональных импульсов только в ходе эволюции“. Далее, ссылаясь на работу Смирнова (1924), показавшую, что водоросли в условиях полярного дня периодически прекращают фотосинтез при благоприятном освещении и температуре, автор выдвигает следующую гипотезу: „Фотосинтез неизбежно сопровождается явлениями потери работоспособности хлоропластов, причем восстановление их работоспособности—это процесс, требующий известного времени и затрат от растений. У растений, дающих фотопериодическую реакцию, восстановление работоспособности хлоропластов откладывается на ночь, когда функционирование их временно приостанавливается. Этим достигается максимальная продуктивность работы хлоропластов днем, т. к. она не загружается в это время восстановительными процессами. Процесс восстановления работоспособности хлоропластов происходит при известных световых условиях во время ночной фазы. Одни растения требуют выключения света (короткодневные), другие безразличны к условиям освещения в ночной фазе, если дневной период достаточно продолжителен и составляет 15—18 часов (длиннодневные).“

Характер протекания ночной фазы восстановления работоспособности ассимилирующего аппарата создает то или иное рабочее состояние хлоропластов на следующий день или даже на протяжении нескольких следующих дней (фотопериодическое последствие). То или иное рабочее состояние хлоропластов отражается на „фотопериодических“ свойствах ассимилятов, а это, в свою очередь, влияет на ход формообразовательных процессов в точках роста“.

Отрицать допустимость вышеизложенных предположений о внутренней сущности процессов, протекающих в световой стадии,

нельзя. Но вместе с тем пока нет никаких данных опытного характера, а, следовательно, и оснований, для принятия их и отказа от гормональной теории световой стадии, гораздо более обоснованной экспериментально. Гормональная гипотеза к тому же дает пока и больше возможности для изучения вопроса, т. к. „фотопериодические свойства ассимилятов“ долго еще будут недоступны современному биохимическому исследованию с его достаточно грубыми еще методами. Несомненно, однако, что ассимиляты являются материалом и для синтеза веществ гормонального характера, вырабатываемых листом. Поэтому они и их характер, а, может быть, и их тонкие „фотопериодические свойства“, могут играть некоторую роль в фотопериодической реакции растения в целом.

Известную связь между фотосинтезом и фотопериодической реакцией можно видеть и в тех данных, которые получены при изучении значения качественного состава света в фотопериодической реакции. Этот род исследований был начат работами Разумова (1933) и Мацкова (1936). В этих работах выяснилось особое значение для процессов развития растений лучей именно длинноволновой части спектра (красных и оранжевых), играющих важнейшую роль и в фотосинтезе. Именно эти лучи, по Разумову, воспринимаются растением в реакции фотопериодизма как свет, коротковолновые же (зеленые, синие и фиолетовые) как темнота.

С другой стороны, Клешнин (1943) в своем недавнем исследовании роли спектрального состава света в фотопериодической реакции приходит к выводу, что „для фотопериодических процессов имеет значение любая область видимой части спектра, важно лишь количество энергии, поглощаемой каким-то акцептором листа. „Специфическое“ действие света различной длины волны сводится лишь к тому, что различна чувствительность этого акцептора к различным длинам волн“. Этот вывод по существу не меняет положения об особой значимости для фотопериодических процессов длинноволновой части спектра, т. к. к этой именно части и проявляется, как показывают опыты, особая чувствительность предполагаемого акцептора.

При всем этом не надо, конечно, забывать то огромное различие в интенсивности света, какое необходимо, с одной стороны, в процессе фотосинтеза, с другой—в реакции фотопериодизма. Если для фотосинтеза нужна интенсивность света порядка тысяч люксов, то для процесса фотопериодизма достаточен свет в сотни, десятки и даже единицы люксов. Эта огромная разница в интенсивности света для протекания тех и других процессов дает основание заключить, что свет в фотопериодической реакции действует как катализатор, при фотосинтезе же как участвующий в реакции энергетический фактор.

Большинство работ, выявивших важное значение лучей именно длинноволновой части спектра, в фотопериодической реакции все же

позволяет видеть известную связь между явлениями фотосинтеза и фотопериодизма именно в том, что, с одной стороны, фотосинтез доставляет растению необходимый материал для осуществления фотопериодической реакции, т. е. для синтеза вещества гормонального характера, с другой—что наиболее вероятным местом, где протекают оба эти процесса в клетках растений, являются пластиды с их пигментами. Это последнее предположение было сделано Кузьменко как вывод из его работ (1937, 1939, 1940). „Имеющиеся у нас данные,—говорит он,—позволяют допускать особенное влияние именно длинноволновых участков спектра на формирование хлоропластов и пигментов в них, а также на изменение отношений между хлорофиллинами и каротиноидами. Если эти допущения получают подтверждение, то это позволит расширить значение пластид и хлорофилла не только для процессов фотосинтеза, но и для процессов индивидуального развития растений“.

Исследования развития зачаточных цветков у растений под различным фотопериодическим воздействием, произведенные у сои, периллы, дурнишника и др. растений (Borthwick and Parker, 1938, Parker and Borthwick, 1939, 1943, Long, 1939, Hamner and Bonner, 1938, Hamner, 1938, 1940) привели к ревизии одного из основных положений классической теории стадийного развития растений, именно вопроса о необратимости стадий развития. Этот вопрос и раньше подвергался критическому пересмотру, т. к. в ряде работ стали выявляться данные, противоречащие положению о необратимости стадийных изменений в меристеме точек роста растения. В нашей литературе этот вопрос затрагивается в статьях Вакулина (1937), Гавриловой (1935), Васильева (1939), Ефейкина (1939, 1940, 1941), Тетюрева (1941), Менабде (1945) и др. В отношении обратимости стадии яровизации Ефейкин приходит к заключению, что, как показали его опыты, яровизированная пшеница, подвергнутая затем действию повышенной температуры, не выколашивается и совершенно сходна с неяровизированной. К такому же результату пришел Тетюрев. Он сообщает, что „трехдневное действие температуры 30—33°C на яровизированные семена повело к массовому невыколашиванию, которое при четырехдневном действии стало полным“. „Не происходит ли, замечает он, в результате каких-то изменений в семенах возврат яровизированных растений озимой пшеницы к тому состоянию, в котором она находилась до яровизации“. Вспомним также вышеприведенные опыты Грегори и Парвис (1938) с разяровизацией петкусской ржи. Работа Ефейкина с томатами (1940) показала, что и другое утверждение о необратимости стадии яровизации—разновременное цветение черенков, взятых с разных участков стебля—зависит не от необратимого старения меристемы, а от собственного возраста ткани черенка.

В отношении обратимости световой стадии наиболее убедительные данные мы находим в исследованиях Лонга с соей Biloxi (Long,

1939). Результаты его работы показали, что стимулы от нескольких длительных периодов темноты, разделенные длинными фотопериодами, не суммируются. „Влияние двух длительных периодов темноты не сохраняется свыше 24 часов“. И даже восемь длительных периодов темноты, в 2,5 раза превышающих индукционную потребность растения, разделенные длительными фотопериодами, не вызвали цветения.

Скрипчинский в своем критическом обзоре современной литературы по световой стадии развития растения (1943) приходит к следующему выводу по вопросу обратимости стадий развития: „Результат фотопериодической индукции нельзя рассматривать как накопление какого-то необратимого изменения протоплазмы точек роста растения, как это требуется теорией необратимости стадии развития. Наоборот, процесс стадийного развития точки роста (в пределах световой стадии) представляется как некое отклонение ее от прежнего направления развития, вызванное внешним воздействием (с точки зрения гормональной теории—притоком цветообразующих гормонов). Это отклонение происходит в том случае, когда стимул достигает достаточной величины (иначе говоря, притечет достаточное количество цветообразующего гормона), и исчезает, когда стимулирующее влияние (приток гормона) устраняется. В результате этого растение возвращается к прежнему направлению развития“.

Подобно тому, как в вопросе физиологической сущности процесса яровизации теоретическая мысль исследователей искала объяснения внутренних биохимических превращений в изменениях ферментативного аппарата растения, в вопросе внутренней сущности световой стадии развития высказывались также предположения о влиянии растительных гормонов на этот ферментативный аппарат. Эти предположения мы встречаем в статьях Холодного (1936, 1939), Любименко и Бусловой (1937), Товарницкого (1938) и др. Работы биохимиков, особенно произведенные в Институте Биохимии Академии Наук СССР по методу вакуум-инfiltrации (Курсанов, 1935, 1940), проверившие на живых объектах правильность теории Опарина (1937) о синтезирующих и гидролитических функциях одного и того же фермента, дают основание видеть связь стадийных процессов в световой стадии развития с ферментативной деятельностью клеток меристемы точек роста. Скрипчинский в цитированном выше критическом обзоре литературы по световой стадии развития дает такую гипотетическую схему этой связи: „Направление развития растений, говорит он, зависит от направления активности ферментов в клетках точки роста. Деятельность же всех ферментов, имеющих в растительной клетке, направляется регулирующими веществами типа гормонов, которые вырабатываются в листьях под влиянием целого комплекса внешних условий, среди которых ведущая роль принадлежит длине дня и температуре. Определенный комплекс условий вызывает образование этих цветообразующих веществ, ко-

торые, передаваясь в точки роста, действуют на коллоидные свойства плазмы, изменяя ее адсорбирующую способность, и тем самым изменяют количество адсорбированного фермента, что, в свою очередь, приводит к нарушению соотношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ и тем самым

к иному направлению процессов развития вновь образующихся клеток. Когда же внешний стимул исчезает, образование и поступление гормонов прекращается, вследствие чего происходит обратное изменение коллоидных свойств плазмы клеток, восстанавливается прежнее соотношение между количествами адсорбированного и свободного фермента, следствием чего является восстановление исходного соотношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ и возобновление вегетативных процессов". Автор приведенной цитаты прибавляет, что указанные им связи в действительности, несомненно, более глубоки и разнообразны и что в нарисованной им схеме многое весьма гипотетично. Это, конечно, правильно.

Таковы в кратких чертах современные представления о процессах стадийного развития однолетних монокарпических растений и физиологической сущности этих процессов.

В последнее время, однако, обращают на себя особенное внимание некоторые данные, полученные исследователями, не ставившими себе в сущности специальной задачи изучения стадий развития растения, а полученные в экспериментах, преследовавших другие цели. Так, Borgström в указанной выше работе (1939) изучал влияние некоторых гормонов (фолликулина и гетероауксина) на развитие гороха в условиях, исключающих фотосинтез. Цветочные органы у растений, выросших из семени в темноте на питательных растворах и снабжавшихся гормонами, в его экспериментах образовались даже раньше, чем у контрольных растений на свету.

Затем исследователи Свалёфского института генетики в Швеции Gentcheff и Gustafsson (1940) в своей работе, имевшей целью получение материала для цитогенетических и эмбриологических исследований, выращивали на агаре с прибавлением питательных растворов, сахарозы и гормонов (фолликулина, тестостерона и ауксина), как на свету, так и в темноте, семена разных форм гороха и шпината. В этих условиях семена гороха в полной темноте переходили в стадию цветения и запаздывали с развитием цветов, сравнительно с росшими на свету, всего на пять дней. Шпинат при культуре в темноте также образовал цветочные почки.

Наконец, Spoer (1942), применив новую методику питания альбинотических семян углеводов через листья со срезанными верхушками, выращивал в темноте таким способом альбиносы кукурузы. В выводах своей работы он пишет: „Опыты показали, что альбиносы кукурузы могут быть выращиваемы в течение нескольких

месяцев на сахарозе. Они образовали листья, мужские и женские цветы, сильно редуцированные при выращивании в темноте*.

Во всех этих экспериментах весь цикл развития от семени до цветения, а иногда и плодоношения, проходил в темноте, т. е. с полным выключением световой индукции при переходе в репродуктивную фазу. Эти результаты, а также данные по обратимости стадий развития, заставляют, с нашей точки зрения, в настоящее время иначе взглянуть как на теорию стадийного развития в целом, так и на отдельные стадии этого развития, в частности, на световую стадию. Данные этих экспериментов дают основания вспомнить заключение, которое делает Клебс (1905) в своей работе по морфологии развития *Ajuga*. „Наблюдаемый в природе ход развития у *Ajuga*, говорит он, заключающийся в последовательном появлении плетей, розетки и соцветия, только частный случай, соответствующий обыкновенным условиям, встречающимся в природе. Другому сочетанию внешних условий соответствует и другой ход развития. Любая отдельная стадия может быть исключена, некоторые стадии могут быть неопределенно продолжены*. Приведенные выше эксперименты позволяют сделать аналогичное заключение и в отношении физиологии стадийного развития растительного организма. Этот ход развития, видимо, также приходится рассматривать только как „частный случай, соответствующий обыкновенным условиям, встречающимся в природе“. В сущности, эту аналогию можно предположить и априорно, т. к. в этом, конечно, надо видеть единство формы и функции, имеющих в основе одни и те же биохимические процессы. Вышеприведенные эксперименты дают также основание к пересмотру и вопроса о специфичности действия гипотетических гормонов развития растений и условий их синтеза растений.

Ботанический Институт
АН Арм. ССР

ЛИТЕРАТУРА

- Вакулин Д. Я.—Реакция обратимости у *Perilla ocimoides* в естественных условиях, ДАН СССР, 1937, 15, 263—266.
- Васильев И. М.—Принцип стадийности в индивидуальном развитии растений. Сообщение 2. Советская агрономия, 1939, № 10, 11, 76—79.
- Вильсон Э.—Клетка, 1940, т. 2.
- Гаврилова И. Ф.—Об обратимости яровизационного процесса, ДАН СССР, 1935, 1, 561—563.
- Демковский И. И.—Материалы по изучению некоторых биохимических явлений, связанных с яровизацией. Бюлл. Яровизации, 1932, № 2—3, 105—108.
- Еременко В. Т.—О промежуточном периоде развития и анатомо-морфологических признаках световой стадии у пшениц. ДАН СССР, 1936, 28, 603—608.
- Еременко В. Т.—Влияние светового режима на морфологию пшениц. Сборник памяти ак. Любименко, 1938, 89—99.

- Еременко В. Т.—Динамика формирования колоса и световая стадия развития пшениц Селекция и Семеноводство, 1939, № 10, 11, 15—17.
- Ефейкин А. К.—Действие повышенной температуры на яровизированную озимую пшеницу. ДАН СССР, 1939, 25, № 4, 308—310.
- Ефейкин А. К.—Опыт выращивания южного вырожденного картофеля в условиях средней полосы СССР, ДАН СССР, 1939, 24, № 8, 820—822.
- Ефейкин А. К.—Восстановление южного вырожденного картофеля в условиях средней полосы СССР. Сов. Бот.-ка, 1940, № 5—6, 242—251.
- Ефейкин А. К.—Влияние возраста черенка на развивающееся из него растение и вопрос о необратимом старении меристемы. ДАН СССР, 1940, 28, № 5, 453—457.
- Ефейкин А. К.—О разъяровизации яровизированной озимой пшеницы. ДАН СССР, 1941, 30, № 7.
- Клебс Г.—Произвольные изменения растительных форм, 1905.
- Клешнин А. Ф.—К вопросу о роли спектрального состава света и фотопериодической реакции. ДАН СССР, 1943, 40, 5, 237—240.
- Кузьменко А. А.—Опыты с облучением прорастающих семян светом разной длины волны. ДАН СССР, 1937, 14, № 4, 227—230.
- Кузьменко А. А.—Влияние качества света в первых стадиях развития на темпы последующего роста и развития растений. ДАН СССР, 1939, 23, № 2, 192—195.
- Кузьменко А. А.—Влияние спектрального состава света на стадийное развитие растений. Тезисы докладов совещания по физиологии растений, 1940, 42—43.
- Кузьменко А. А.—Влияние спектрального состава света на развитие растений. Сов. Ботаника, 1940, № 5—6, 202—213.
- Курсанов А. Л.—Обратимое действие ферментов в живой растительной клетке, 1940.
- Любименко Б. М. и Буслова Е. Д.—К теории фотопериодизма. II. ДАН СССР, 1937, 14, № 3, 149—152.
- Мацков Ф. Ф.—До питання про вплив спектрального складу світла на ріст і розвиток рослин короткого і довгого дня. Збірник робіт з агрофізіології Укр. інст. рослинництв, 1936, 1, 110—122.
- Менабде В. Л.—Явления обратимости стадийных изменений. Сообщения АН Груз. ССР, 1945, № 4, 268—270.
- Модилевский Е. С.—Стадийное развитие покрытосеменных растений. Успехи современной биологии, XVI, № 3, 1943, 335—346.
- Мошков Б. С.—Роль листьев в фотопериодической реакции растений. Социалистическое Растениеводство, серия А—1936, № 17, 25—30.
- Потапенко А. И.—К вопросу о физиологии фотопериодизма, ДАН СССР 1944, 45, № 2, 91—93.
- Псарев Г. М.—О локализации фотопериодического стимула у сои. Сов. Ботаника, 1936, № 3.
- Разумов В. И.—О локализации фотопериодического раздражения. Труды по прикл. бот., ген. и сел. 27, 1931, 249—279.
- Разумов В. И.—Значение качественного состава света в фотопериодической реакции. Труды по прикл. бот., ген. и сел. сер. 3, 1933, № 8, 217—249.
- Рихтер А. А., Ранцан В. А. и Пеккер М. З.—К вопросу о контроле яровизации. ДАН СССР, 1933, 2, 72—74.
- Савостин П. В. и Окунцов М. М.—К вопросу о биохимических особенностях яровизированных растений. Труды Томского Гос. Ун-та, 1934, 36, 64—82.
- Сапегин А. А.—Ход развития колоса пшеницы. ДАН СССР, 1938, 18, № 8, 191—193.
- Сапегин А. А.—Новые данные о ходе развития колоса пшеницы. ДАН СССР, 1939, 22, 364—367.
- Сапегин А. А.—Критичні періоди в розвитку колоса пшениці і їх значення для визначення строків підживлення. Сб. „И. В. Сталіну—Академія Наук УРСР“, 1940, 333—348.

Сапегин А. А.—Детерминационные периоды в развитии колоса пшеницы и их значение для предельных сроков подкормки и поливов. Известия АН СССР, серия биологическая, 1940, № 4, 451—461.

Сапегин А. А.—Органообразование при переходе в световую стадию у пшеницы и ячменя. ДАН СССР, 1941, 30, 8, 749.

Сапегин А. А.—Нижня межа спорогенної стадії у пшениці і ячменю. Доповіді АН УРСР, № 1—2, 1942.

Сапегин А. А.—Виковий стан і кількість колосків у колосі. Доповіді АН УРСР, № 1—2, 1942.

Сапожникова К. В.—Биохимический анализ яровизирующихся семян синего люпина (*Lupinus angustifolius*). Труды биол. н/и Института при Томском Ун-те, 1935 1, 238—253.

Сисакян Н. М.—К характеристике действия ферментов в живой растительной клетке в связи с яровизацией селекционного материала. Биохимия, 1936, 2, 263, 273.

Скрипчинский В. В.—Физиологическая сущность световой стадии развития в свете новейших данных. Успехи современной биологии, 1943, 16, 2, 173—20.

Тетюрев В. А.—О предельно-коротком действии повышенной температуры, нарушающей развитие яровизированной пшеницы. ДАН СССР, 1941, 30, 189—190.

Товарницкий В. И.—Фитогормоны и их значение при прорастании семян. Успехи соврем. биологии, 1938, 9, 1, 82—97.

Филиппенко И. А.—Образование биоса в яровизированных зародышах озимых пшениц. ДАН СССР, 1937, 17, 325—328.

Холодный Н. Г.—К вопросу о роли гормонов при прорастании семян. Сов. Ботаника, 1935, 2, 19—38.

Холодный Н. Г.—К теории яровизации. ДАН СССР, 1936, № 3, № 8, 391—394.

Холодный Н. Г.—Проблема химической регуляции морфогенеза и развитие растений. Природа, 1936, № 3, 79—92.

Холодный Н. Г.—Гормонизация растений. Природа, 1937, № 2, 36—47.

Холодный Н. Г.—Фитогормоны. Киев, 1939.

Холодный Н. Г.—Фитогормоны, рост и развитие растений. Советская Ботаника, 1940, № 5—6, 65—80.

Чайлахян М. Х.—Новые факты к обоснованию гормональной теории развития растений. 1, ДАН СССР, 4, № 2, 1936.

Чайлахян М. Х.—О гормональной теории развития растений. ДАН СССР, 1936, 3, № 2, 443—447.

Чайлахян М. Х.—О механизме фотопериодической реакции. ДАН СССР, 1936, 1, № 2.

Чайлахян М. Х.—Гормональная теория развития растений, 1937.

Чайлахян М. Х.—Физиологическая природа процессов яровизации растений. Успехи современной биологии, 1942, 15, № 1, 88—104.

Чайлахян М. Х.—Новые факты к анализу теории цветения растений. ДАН СССР, 44, № 8.

Чайлахян М. Х.—Азотистое питание как фактор ускорения цветения и плодоношения растений. ДАН СССР, 1944, 43, № 2.

Чайлахян М. Х. и Жданова А. П.—Образование ростового гормона в растениях в условиях различной продолжительности дневного освещения. Труды Ин-та Физиологии растений, 1938, 2, № 2, 107—124.

Coville V.—The influence of cold in stimulating the growth of plants. Journ. agric. res. 1920, 20, 151—160.

Borgström G.—Autogenesis in etiolated pea seedlings. Botaniska Notiser. Lund. 1939, 830—838.

Borthwick H. A. a. Parker M. W.—Influence of photoperiods upon the differentiation of meristems and the blossoming of Biloxi soy bean. Bot. Gazet. 1938, 99, 825—839.

- Borthwick H. A. a. Parker M. W.*—Effectiveness of photoperiodic treatments of plants of different age. *Bot. Gazet.* 1938, 100, 245—249.
- Gentcheff G. a. Gustafsson A.*—The cultivation of plant species from seed to flower and seed in different agar solutions. *Hereditas* Bd. XXVI, H. 1—2, 1940, 250—255.
- Gregory F. G. a. Purvis O. N.*—Studies in vernalization of cereals II. The vernalization of excised mature embryos and of developing ears. *Annals of botany*, 1938, 11, 237—251.
- Gregory F. G. a. Purvis O. N.*—Studies in vernalization of cereals. III. The use of anaerobic conditions in the vernalizing effect of low temperature during germination. *Annals of botany*, 1938, 11, 753—764.
- Gregory F. G. a. Ropp R. S.*—Vernalization of excised embryos. *Nature*, 1938, 142, 481.
- Hamner K. C.*—Correlative effects of environmental factors on photoperiodism. *Botan. Gazet.* 1938, 99, 615—629.
- Hamner K. C.*—Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. *Botan. Gazet.* 1940, 101, 658—687.
- Hamner K. C. a. Bonner J.*—Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. *Botan. Gazet.* 1938, 100, 388—431.
- Hard-Karrer A. M. a. Dickson A. D.*—Carbohydrat and nitrogen relations in wheat plants with reference to type of growth under different environmental conditions. *Plant physiology*, 1934, 9, 533—565.
- Kuijper J. a. Wiersum L. R.*—Occurrence and transport of a substance causing flowering in the soy bean. *Proc. Acad. Sc. Amsterdam*. 1936, 39, 1114—1122.
- Long E. M.*—Photoperiodic induction as influenced by environmental factors. *Bot. Gazet.* 1939, 101, № 1, 168—188.
- Melchers G.*—Versuche zur genetik und Entwicklungsphysiologie der Blühreife. *Biol. Zentralbl.* Bd. 56, H. 11/12, 1936, 567—570.
- Melchers G.*—Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. *Biol. Zentralbl.* 1937, 57, 568—614.
- Melchers G.*—Die Blüh hormone Berichte d. deutsch. Bot. Ges. 1939, 57, 1, 29—48.
- Obšil K.*—Zur Frage der Blüh hormone. *Planta*, 1939, Bd. 29, 468—476.
- Parker M. W. a. Borthwick H. A.*—Effect of variation in temperature during photoperiodic induction upon initiation of flower primordia in Biloxi soy bean. *Botan. Gazet.*, 1939, 101, 145—167.
- Parker M. W. a. Borthwick H. A.*—Influence of temperature on photoperiodic reactions in leaf blades of Biloxi soy bean. *Botan. Gazet.*, 1943, 104, 4, 612—619.
- Platenius H.*—Carbohydrate and nitrogen metabolism in the celery plants as related to premature seedling. *Cornell Univ. agric. exp. St. memoir*. 1932, 140, 1—60.
- Purvis O. N.*—An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day. *Annals of botany*, 1934, 48, 919—955.
- Spoer H. A.*—The culture of albino Maize. *Plant Physiology*, v. 17, № 3, 1942, 397—410.
- Thimann K. V. a. Lane R. H.*—After-effects on the treatment of seed with auxin, *Amer. Journ. of Bot.* 1938, 25, 535—543.
- Withrow A. P. and Withrow R. B.*—Translocation of the floral stimulus in *Xanthium*. *Botan. Gazet.* v. 104, № 3, 1943, 409—416.

Ա. Ե. Կոզին

ՄԻԱՄՅԱ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՍՏԱԴԻԱԿԱՆ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԷՆՈՅՑԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿԱԿՑ ՊԱՏԿԵՐԱՑՈՒՄՆԵՐԸ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Տեսութեան սկզբում հեղինակը բերում է աշխատութիւններ, որոնց մեջ հայտնում է այն միտքը, որ յարովիզացիայի և լույսային ստադիաներից բացի գոյութիւն ունեն սպորոգենային և սաղմնային ստադիաներ:

Այնուհետև հեղինակը քննադատաբար զննում է ֆիզիոլոգիական պրոցեսների բնութիւնը մասին տարբեր հայացքներ, բույսերի յարովիզացիայի ստադիայում և վեգետացիայից սեպրոգուլցիայի անցնելու ընթացքում:

A. E. Kozhin

Modern outlooks of physiological nature of the processes of phasic development of annual plants

S u m m a r y

At the beginning of this review the papers are mentioned in which not only the vernalization and light stages, but the sporogenous and embryonal one have been stated too.

Then the author critically considers various speculations about the physiological nature of the processes taking place at the stage of vernalization and at the passing of a plant from vegetative development into the reproductive one.